

Вестник Московского университета

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Основан в ноябре 1946 г.

Серия 14 ПСИХОЛОГИЯ

Издательство Московского университета

№ 4 • 2010 • ОКТЯБРЬ–ДЕКАБРЬ

Выходит один раз в три месяца

СОДЕРЖАНИЕ

К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВИЧА СОКОЛОВА (1920—2008)

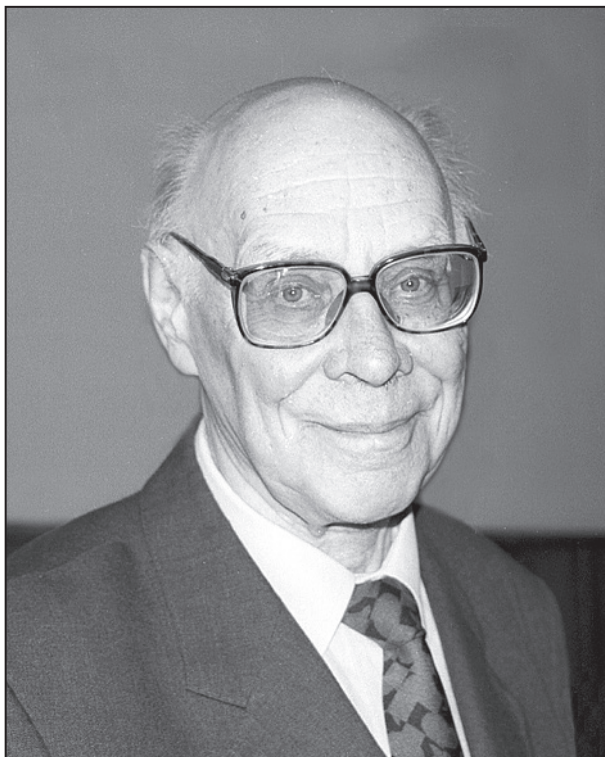
Черноризов А. М. Психофизиологическая школа Е.Н. Соколова	4
Корж Н. Н., Дубровинская Н. В. Несколько штрихов к научной биографии Е.Н. Соколова	22
Голубева Э. А. Общая и дифференциальная психофизиология: взаимовлияние научных школ Б.М. Теплова и Е.Н. Соколова	32
Аракелов Г. Г. Роль изучения простых систем в создании Е.Н. Соколовым модели концептуальной рефлекторной дуги	57
Греченко Т. Н. Нейронные механизмы памяти в работах Е.Н. Соколова	63
Данилова Н. Н. Активность мозга и ее изучение в психофизиологической школе Е.Н. Соколова	79
Латанов А. В. Сравнительная нейробиология цветового зрения животных-трихроматов: экспериментальное исследование и моделирование	110
Полянский В. Б. Школа Е.Н. Соколова и психофизиологические исследования на животных	140
Палихова Т. А. Нейроны и синапсы виноградной улитки в векторной психофизиологии Е.Н. Соколова	149
Вартанов А. В., Пасечник И. В. Феномен семантического конфликта на модели искусственно сформированных бимодальных знаков	165
<i>Указатель статей</i> , опубликованных в «Вестнике Московского университета. Серия 14. Психология» в 2010 г.	181

CONTENTS

TO THE 90TH ANNIVERSARY OF EVGENY NIKOLAYEVICH SOKOLOV (1920—2008)

Chernorizov A. M. Psychophysiological scientific school by E.N. Sokolov	4
Korzh N.N., Dubrovinskaya N.V. Some accents to E.N. Sokolov's scientific biography	22
Golubeva E. A. General and differential psychophysiology: mutual influence of Teplov's and Sokolov's scientific schools.	32
Arakelov G. G. The role of studies in simple systems for creating E.N. Sokolov's model of the conceptual reflex arc	57
Grechenko T. N. Neural mechanisms of memory in E.N. Sokolov's works	63
Daniilova N. N. Brain activity and its investigation in the psychophysiological school by E.N. Sokolov	79
Latanov A. V. Comparative neurobiology of color vision in animals-trichromats: experimental study and modeling	110
Polyanskiy V. B. E.N. Sokolov's school and psychophysiological studies on animals	140
Palikhova T. A. Neurons and synapses of the snail <i>Helix</i> in E.N. Sokolov's vector psychophysiology	149
Vartanov A. V., Pasechnik I. V. The phenomenon of semantic conflict studied on the base of artificial bimodal signs	165
<i>The Index of articles</i> published in "Moscow University Bulletin (Vestnik). Seria 14. Psychology" in the year 2010.	181

**К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВИЧА СОКОЛОВА**



(23.09.1920—14.05.2008)

А. М. Черноризов

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ШКОЛА Е.Н. СОКОЛОВА

В статье дается краткий обзор истории формирования одной из ведущих научных школ в отечественной психофизиологии — школы профессора Московского университета Е.Н. Соколова. Описываются основные этапы в развитии школы и соответствующие им научные достижения, анализируются теоретические и экспериментальные аспекты ключевых идей школы.

Ключевые слова: психофизиология, научные школы, механизмы психических процессов, состояний, индивидуальных различий, векторная психофизиология.

The article is devoted to short review of history of one of the leading scientific schools in Russian psychophysiology founded by Professor of Moscow Sate University E.N. Sokolov. The basic ideas and scientific achievements of the school are described and analyzed.

Key words: psychophysiology, scientific schools, mechanisms of mental processes, functional states, individual differences, vector psychophysiology.

Введение

Становление и развитие научно-педагогической школы психофизиологии в Московском университете неразрывно связано с именем ее основателя и руководителя — Евгения Николаевича Соколова, профессора, академика РАО, иностранного члена Национальной академии наук США и Академии наук Финляндии, лауреата «ПРЕМИИ СТОЛЕТИЯ» Международной психофизиологической организации. Е.Н. Соколов — один из ведущих представителей отечественной психофизиологии, ученый с мировым именем, активный организатор широкомасштабных психофизиологических исследований в стране и за рубежом.

К числу ведущих представителей научной школы Е.Н. Соколова принадлежат: Н.Н. Данилова, Ч.А. Измайлов, Г.Г. Аракелов, А.М. Черноризов (факультет психологии МГУ), О.С. Виноградова (Институт биофизики, г. Пущино на Оке), П.М. Балабан (Институт ВНД и нейрофизиологии РАН), Э.А. Голубева (Психологический институт РАО),

Черноризов Александр Михайлович — докт. психол. наук, профессор, зав. кафедрой психофизиологии ф-та психологии МГУ. *E-mail:* amchern53@mail.ru

Т.Н. Греченко (Институт психологии РАН), Л.Г. Воронин, В.Б. Полянский и А.В. Латанов (биологический факультет МГУ), Г.Г. Вайткявичус (Вильнюсский госуниверситет, Литва), Г.В. Парамей (Университет г. Ливерпуля, Англия).

В школе Е.Н. Соколова психофизиология, функционирующая на стыке психологии, биологии, математики и образующая «естественно-научный базис» психологии, рассматривается как наука о нейронных механизмах психических процессов, состояний и индивидуальных различий.

При этом исследования механизмов психики организуются системным образом на основе предложенной Е.Н. Соколовым методологической схемы «человек—нейрон—модель». Согласно этой схеме, изучение психических процессов человека дополняется регистрацией реакций нейронов животных, а интерпретация психических процессов и реакций отдельных нейронов достигается *построением модели из нейроноподобных элементов*. Реакции всей модели как целого должны соответствовать характеристикам психических процессов, а реакции отдельных нейроноподобных элементов — совпадать с реакциями реальных нейронов. Таким образом, основное внимание исследователей в школе Соколова сконцентрировано на изучении принципов кодирования информации в нейронных сетях, обеспечивающих реализацию психических процессов. Это привело к возникновению нового направления в психофизиологии — *векторной психофизиологии*, в рамках которой предложен универсальный ключ для интеграции явлений психики и физиологии.

1. История становления и развития научно-педагогической школы психофизиологии в Московском университете (1950—1971 гг.)

Первые психофизиологические исследования в Московском университете, которые положили начало формированию самостоятельной школы в отечественной психофизиологии, были задуманы и проведены по инициативе Е.Н. Соколова в 1950—1960-е гг. в лаборатории анализаторов при кафедре психологии философского факультета. На этом этапе в центре внимания было изучение открытого И.П. Павловым *ориентировочного рефлекса* (ОР) — безусловнорефлекторной реакции на новизну. Интерес к ОР на кафедре психологии, возглавляемой в то время А.Н. Леонтьевым, был связан с исследованиями П.Я. Гальперина, который рассматривал ориентировочно-исследовательскую деятельность как основу психических процессов. Лаборатория анализаторов тесно сотрудничала с кафедрой высшей нервной деятельности биолого-почвенного факультета МГУ, возглавляемой проф. Л.Г. Ворониным. В рамках данного сотрудничества возникло новое направление исследований, получившее в дальнейшем мировое признание, — изучение

соотношения ориентировочного и условного рефлексов методами электроэнцефалографии, электродермографии и миографии. Основным итогом многолетних исследований в этой области явилась разработка концепции «*нервной модели стимула*», объясняющей нейронный механизм генерации «сигнала новизны», инициирующего запуск ОР. В результате повторения раздражения, в том числе индифферентного, в памяти формируется его след — нервная модель. Если новый стимул не совпадает со сложившейся ранее нервной моделью, возникает сигнал рассогласования, который и запускает ОР (Соколов, 1958, 1960).

ОР был описан как сложная многокомпонентная реакция активации, обеспечивающая произвольное внимание. В этой связи были исследованы реакции депрессии альфа-ритма (Э.А. Голубева), реакции усвоения биопотенциалами мозга ритма световых мельканий (Н.Н. Данилова, В.А. Ильянок), динамика сосудистых реакций (О.С. Виноградова) и порогов чувствительности (М.Б. Михалевская, Р.П. Стеклова) при угасании и растормаживании ОР, а также в процессе выработки условного рефлекса.

Все эти данные были обобщены в ныне классической монографии Е.Н. Соколова «Восприятие и условный рефлекс» (1958), которая приобрела мировую известность и была издана в США, Англии, Японии, Аргентине и Мексике. По этой тематике в 1960 г. Е.Н. Соколов в качестве приглашенного профессора прочитал курсы лекций в Стэнфордском и Калифорнийском университетах США.

Результаты исследований ОР в лаборатории анализаторов (Е.Н. Соколов, Э.А. Голубева, Н.Н. Данилова, М.Б. Михалевская, Р.П. Стеклова) совместно с сотрудниками кафедры ВНД биологического факультета МГУ (Л.Г. Воронин, Н.В. Дубровинская, Т.Г. Бетелева, В.Б. Полянский) и Института дефектологии (О.С. Виноградова) отражены в монографиях (Виноградова, 1975; Данилова, 1985, 1992; Соколов, 1986; Соколов, Шмелев, 1983; Фомин и др., 1979) и сборниках научных трудов: «Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность» (1958), «Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности» (1959), «Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии» (1964), «Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса» (1970), «Пейсмекерный потенциал нейрона» (1975).

Исследования «нервной модели стимула» определили следующий шаг в изучении ОР: возник вопрос о том, какие именно нейроны участвуют в таком «слепообразовании». Регистрация нейронной активности различных структур мозга кролика выявила два типа нейронов: с устойчивыми и изменяющимися реакциями. Нейроны с устойчивыми реакциями, не меняющимися при повторении стимулов, были обнаружены в верхнем двухолмии, наружном коленчатом теле и зрительной коре кролика. В зрительной коре были найдены нейроны, избирательно

реагирующие на определенные значения интенсивности света. Нейроны с изменяющимися реакциями, которые обнаружили динамику, сходную с динамикой развития и угасания ОР, были открыты в гиппокампе и получили название «нейронов новизны» и «нейронов тождества» (О.С. Виноградова). Нейроны новизны реагировали на изменения стимуляции. При повторении сигналов ответы нейронов новизны подавлялись и сменялись активностью нейронов тождества. На основе сопоставления устойчивых реакций нейронов зрительной коры с пластичными перестройками реакций у нейронов гиппокампа был сделан вывод, что детекторы коры представлены на нейронах гиппокампа пластичными синапсами, уменьшающими свой вес при повторной активации соответствующего детектора. В итоге формирование «нервной модели стимула» предстало как образование «матрицы пластических синапсов», образованных детекторами на гиппокампальном нейроне (Виноградова, 1975; Соколов, 1981а). Свое дальнейшее развитие идеи о роли гиппокампа в механизмах ОР и памяти получили в работах Е.Н. Соколова и его последователей в 1970—90-е гг. (Соколов, 2003; *The neuronal mechanisms...*, 1987; Vinogradova, 2001).

С 1964 г. в лаборатории анализаторов были развернуты широко-масштабные психофизиологические исследования механизмов *памяти и обучения*. В соответствии с методологической схемой «человек—нейрон—модель» исследование начиналось с психологического изучения функций памяти и обучения и завершалось анализом нейронных механизмов. Память была проанализирована на модели угасания ОР («негативного обучения») — на макроуровне и при изучении следовых эффектов в нейронах — на микроуровне. В результате внутриклеточных исследований механизмов памяти был описан *эффект привыкания* отдельного нейрона, лежащий в основе механизма запоминания (А.Л. Ярмизина-Крылова, Т.Н. Греченко, Т.А. Палихова, Л.К. Хлудова). Были выявлены нейронные механизмы двух принципиально различных *типов обучения*: обучения, зависящего от организации информации, и обучения, зависящего от организации ответного действия (стимул-зависимый и эффект-зависимый типы обучения соответственно). Результаты данного цикла работ были обобщены в сборнике научных трудов «Пейсмекерный потенциал нейрона» (1975) и монографиях Е.Н. Соколова (1969, 1981а), освещены в циклах лекций, прочитанных им в Московском, Кембриджском, Оксфордском, Софийском и Будапештском университетах, а также на кафедре психологии Массачусетского технологического института.

Логическим продолжением исследований в сенсорной психофизиологии и психофизиологии памяти и обучения явилось формирование в 1960-х гг. нового направления психофизиологических исследований — изучения *исполнительных механизмов поведения*. В рамках этого

направления были получены уникальные данные о свойствах особых нервных клеток у беспозвоночных — *командных нейронов*, управляющих отдельными фрагментами поведения и даже целостными поведенческими актами (Г.Г. Аракелов, Е.Д. Шехтер, Л.К. Хлудова, Т.А. Палихова, Т.Н. Греченко, Е.Г. Литвинов, П.М. Балабан). Командные нейроны, обнаруженные позднее и в нервной системе позвоночных животных, по-видимому, входят в состав механизмов *принятия решения* (Аракелов, 1984).

В результате обобщения многолетних исследований механизмов восприятия, памяти, обучения и движений Е.Н. Соколовым была предложена универсальная схема организации механизмов поведения в виде «*модели концептуальной рефлекторной дуги*». Модель уточняет представления В.М. Сеченова и И.П. Павлова о свойствах и строении рефлекторной дуги (сенсорный вход, кора, реакция) и включает блоки рецепторов, преддетекторов, детекторов, модулирующих нейронов, командных нейронов, премоторных нейронов, мотонейронов и мышц.

В январе 1971 г. на базе лаборатории психофизиологии при факультете психологии МГУ по инициативе и при активном участии декана факультета профессора А.Н. Леонтьева, профессоров А.Р. Лурии, П.Я. Гальперина и Е.Н. Соколова была создана кафедра психофизиологии.

2. Основные направления исследований и достижения школы Е.Н. Соколова в области фундаментальной психофизиологии (1971—2009 гг.)

Многолетние комплексные психофизиологические исследования мозговых механизмов психики, проводившиеся в Московском университете на основе подхода «человек—нейрон—модель», позволили сформулировать общие принципы организации систем мозга в виде модели «концептуальной рефлекторной дуги» и разработать на ее основе векторную концепцию переработки информации в нейронных сетях.

2.1. Базовая парадигма психофизиологического исследования в школе Е.Н. Соколова: «человек—нейрон—модель». В соответствии с подходом «человек—нейрон—модель» (Соколов, 1986, 2003; Sokolov, 1998; Sokolov, Izmailov, 1983) психофизиологическое исследование начинается с анализа психофизических (человек) и поведенческих (животное) данных, а также вегетативных и электроэнцефалографических (ЭЭГ) реакций на макроуровне. Основная задача этого этапа — выявление и количественное описание функциональных зависимостей между сенсорным входом (сигнал) и моторным выходом (реакция, в том числе речевая) в условиях строгого контроля параметров стимуляции. Аналогичный

подход используется в психофизиологии при регистрации вегетативных реакций, вызванных потенциалов мозга и изменений суммарной электрической активности мозга с целью вскрытия физиологических механизмов субъективных явлений. Однако ни вегетативные, ни ЭЭГ-показатели не имеют прямого отношения к реализации собственно субъективных явлений. Наиболее тесно с возникновением субъективных явлений связаны реакции нейронов высших отделов мозга. Как объединить данные, полученные на макроуровне (поведение, психофизика, ЭЭГ), с результатами регистрации реакций отдельных нервных клеток на микроуровне? Интеграция этих данных в рамках школы Соколова достигается построением модели в виде системы связанных между собой нейроноподобных элементов. К модели предъявляются два жестких требования: вся она в целом должна воспроизводить закономерности макроуровня, а реакции каждого нейроноподобного ее элемента должны соответствовать реакциям реальных нейронов. Таким образом, весь ход психофизиологического исследования можно представить схемой: человек (макроуровень) — нейрон (микроуровень) — модель (интеграция макро- и микро- уровней). После создания модели начинается ее проверка, уточнение и модификация на основе экспериментов, подсказанных моделью как формой «рабочей гипотезы». Обобщенную модель информационных процессов в нейронных сетях можно представить в виде модели концептуальной рефлекторной дуги (Соколов, 1986, 2003; Sokolov, Izmailov, 1983).

2.2. Обобщенная модель информационных процессов в сенсорных и исполнительных системах мозга — модель концептуальной рефлекторной дуги (МКРД) (Соколов, 1986, 2003; Sokolov, Izmailov, 1983). Первый блок МКРД — блок рецепторов, выделяющих определенную категорию входных сигналов. Второй — блок преддетекторов, образующих слой интернейронов между рецепторами (первый блок) и детекторами (третий блок). Детекторы, селективно возбуждающиеся разными входными сигналами, образуют своеобразную нейронную карту (экран) отражения свойств (признаков) внешней среды. Карты детекторов параллельно проецируются на командные нейроны (четвертый блок), управляющие моторными реакциями через блоки премоторных нейронов (пятый блок). Блоки мотонейронов и эффекторов (шестой и седьмой блоки) образуют механизм реализации реакций. Командные нейроны и мотонейроны, а также входы детекторов к командным нейронам находятся под контролем модулирующих нейронов (восьмой блок МКРД). Параллельный путь модуляции сенсорного потока представлен проекцией детекторных карт на нейроны новизны и тождества. События, представленные на детекторных картах, записываются в нейронах долговременной памяти. Удержание следа в кратковременной памяти также реализуется при участии специализированных нейронов. На ко-

мандных нейронах сходятся пути от детекторов, нейронов долговременной и кратковременной памяти. Модулирующие нейроны определяют приоритеты срабатывания командных нейронов.

Все перечисленные 8 блоков образуют, в терминологии И.П. Павлова, первую сигнальную систему. У ряда животных и человека к 8 блокам первой сигнальной системы добавляется еще один — блок «сигнала сигналов», являющийся основой второй сигнальной системы. Последняя представлена в мозге специальными нейронами, реализующими символическую функцию, когда сигнал-символ выступает заместителем группы событий, представленных на нейронах долговременной памяти.

2.3. Разработка нового направления исследований в школе Е.Н. Соколова — векторной психофизиологии. Термином «векторная психофизиология» можно кратко охарактеризовать суть новой научной концепции в современной психофизиологии (Соколов, 1986, 1995, 2003). Эта концепция объединяет в рамках единой непротиворечивой системы понятий «детекторную» и «ансамблевую» теории кодирования сенсорной информации. Более того, согласно этой теории, векторный принцип кодирования распространяется и на нейронные механизмы исполнительных и модулирующих механизмов, что позволяет объяснить удивительную согласованность во взаимодействии сенсорных процессов и поведенческих реакций (Соколов, 2003).

Векторная психофизиология — это раздел психофизиологии, который основан на данных о векторном кодировании информации в нейронных сетях, организованных и функционирующих по принципам МКРД. Суть основных идей векторного подхода состоит в следующем (Вайтквявичус, Соколов, 1989; Соколов, 1986, 2003; Sokolov, 2000). Внешний сигнал представлен в нервной системе определенной комбинацией возбуждений нейронного ансамбля — *вектором возбуждения* (ВВ). Важнейшей операцией, реализуемой в нейронных сетях, является нормировка ВВ, в результате чего сигналы кодируются разной его *ориентацией*. Нормировка ВВ означает, что все множество сигналов в нервной системе может быть представлено на поверхности *сферы*, размерность которой определяется числом независимых элементов нейронного ансамбля. Различия между сигналами измеряются в сферической модели евклидовыми расстояниями между концами соответствующих ВВ. Принцип векторного кодирования может быть распространен и на *управление исполнительными механизмами поведения* — реакциями вегетативной нервной системы и моторными реакциями (включая движения речевых мышц). Управление реакциями осуществляется комбинациями возбуждений, генерируемых командными нейронами. Командный нейрон передает управляющий ВВ на ансамбль премоторных нейронов, которые через мотонейроны определяют компоненты вектора поведенческой реакции. Важнейшими элементами нейронной сети, участвующими

в обработке информации, служат *нейроны-модуляторы*, изменяющие коэффициенты синаптических связей между нейронами. Важной формой адаптивного поведения является условный рефлекс. Процесс его выработки связан с трансформацией синаптических контактов между элементами нейронного ансамбля, кодирующими сигнал на входе, и командным нейроном, управляющим данной реакцией. Этот набор синаптических связей образует *вектор синаптических связей* (ВСС). В ходе выработки условного рефлекса ВСС становится коллинеарным ВВ. Реакция командного нейрона, равная скалярному произведению ВВ и ВСС, достигает при этом максимума. Соответственно вероятность вызова условной реакции на подкрепляемый раздражитель достигает максимума. Вероятность вызова реакции на дифференцировочный раздражитель определяется скалярным произведением вызываемого им ВВ и сформированного ВСС. Таким образом, исследование вероятностей условных реакций открывает возможность расшифровки принципов кодирования сигнала нейронным ансамблем.

Наиболее убедительные экспериментальные данные, подтверждающие основные положения векторной психофизиологии, получены при изучении зрительного восприятия (цвета, формы, движения) и зрительно управляемого поведения (Измайлов и др., 1989; Соколов, 2003). Так, в психофизических исследованиях *цветового зрения человека* с использованием методов многомерного шкалирования обнаружено, что воспринимаемый цвет определяется направлением фиксированного по длине четырехкомпонентного ВВ. Спектральные характеристики координат отдельных ВВ соответствуют спектральным характеристикам возбуждений четырех типов нейронов: двух цветоопponentных (красно-зеленых и сине-желтых) и двух ахроматических (яркостных и темновых). Субъективное различие между цветами равно модулю разности их ВВ. Три угла цветовой гиперсферы соответствуют субъективным характеристикам цвета: цветовому тону, светлоте и насыщенности. Вместе с тем исследования условных реакций на цветовые стимулы у обезьян и рыб, обладающих цветовым зрением, показали, что все множество различаемых этими животными цветов также можно представить точками на поверхности сферы в четырехмерном пространстве. Таким образом, векторная модель цветового зрения, реконструированная по схеме «человек—нейрон—модель», подтверждает справедливость принципов векторного кодирования сигналов в сенсорных и исполнительных системах мозга. Исследования цветового зрения с позиций векторной психофизиологии открывают новые перспективы перед методами многомерного анализа (многомерное шкалирование, факторный анализ), которые из формальных процедур редукции данных становятся приемом, позволяющим на основе психофизических (поведенческих) данных раскрывать нейронную организацию исследуемой функции.

Согласно векторной психофизиологии, «векторный код» задействован и в процессе *ассоциативного обучения* (Соколов, 2000). Существуют две формы декларативной памяти — образная и семантическая. При формировании условного рефлекса память реализуется в тех пластичных синаптических контактах командного нейрона, по которым он получал возбуждения. При переучивании веса синапсов принимают новые значения. Это соответствует свойствам процедурной памяти. *Образная долговременная декларативная память* связана с формированием так называемых «гностических единиц» — нейронов, фиксирующих отдельные события. Возбуждение гностических единиц долговременной памяти в отсутствие внешнего воздействия приводит к возникновению представления, соответствующего этому событию. Декларативная память, регистрируя события, затем устойчиво их сохраняет. Собственные векторы этой матрицы образуют базис пространства декларативной памяти, в котором следы эталонов представлены точками. Сравнение пространства декларативной памяти с перцептивным пространством тех же стимулов, но воспринимаемых непосредственно, показывает их изоморфизм. След каждого эталона связан со следовым ВВ, который может сопоставляться с афферентным ВВ, приводя к субъективной оценке различия следа и актуально действующего стимула. Изоморфизм пространства декларативной памяти и пространства преддетекторов означает, что геометрическая модель экрана декларативной памяти, получаемая методом многомерного шкалирования, также должна иметь вид сферической поверхности. *Кратковременная (рабочая, оперативная) память* хранит след события в легко доступной для различных когнитивных операций форме. Исследование кратковременной памяти основано на разном по длительности отставлении тестового стимула от эталона при оценке различия между ними. Матрица субъективных различий между эталоном и отставленным по времени тест-стимулом позволяет построить пространство краткосрочной памяти, которое практически совпадает с пространством непосредственного восприятия этих стимулов. ВВ краткосрочной памяти может сопоставляться с ВВ тест-стимула, что приводит к генерации оценки их различия. *Семантическая память* — форма декларативной памяти — хранит связи групп элементов образной памяти с другим ее элементом, являющимся символом этой группы. Элементы группы образуют значение символа. При подаче стимула-символа происходит активация элементов символизируемой группы. Возбуждение этих элементов образует ВВ образной декларативной памяти. При подаче другого стимула-символа возбуждается другой ансамбль элементов долговременной памяти, образующих другой ВВ. Абсолютная разность величин этих ВВ определяет семантическое различие этих стимулов-символов. Если ВВ, генерируемые стимулами-символами, совпадают, то такие символы являются

синонимами. Предъявляя испытуемому пары стимулов-символов для оценки различия их значений, можно получить матрицу субъективных семантических различий и на ее основе построить семантическое пространство, изоморфное тому пространству памяти, на основе которого определяются значения символов. Каждый стимул-символ представлен в семантическом пространстве ВВ образной памяти. Стимулы-символы сами могут составлять группы, представленные символами высшего порядка. Изоморфизм перцептивных, мнемических и семантических пространств является еще одним доказательством павловского принципа взаимодействия сигнальных систем и открывает новые возможности в раскрытии мозговых механизмов первой и второй сигнальных систем (Соколов, 2004).

Векторный принцип кодирования информации обнаруживается и в *реакциях вегетативной нервной системы*, в частности в механизмах вегетативной регуляции сердечного ритма (Данилова, 1985, 1992, 2006 а, б). Комбинации возбуждений симпатической и парасимпатической систем образуют векторное пространство. Разным рефлексам — ориентировочному и пассивно-оборонительному — соответствуют разные траектории изменений в этом векторном пространстве и соответственно разные реакции изменений сердечного ритма. Спектральный анализ обнаруживает разные по частоте колебания сердечного ритма, что предполагает четырехкомпонентную структуру: два дыхательных модулятора, сосудистые колебания и гуморальные осцилляции. Четырехмерная векторная структура обнаруживается и при изучении кросс-спектров дыхания и сердечного ритма. При этом вклад сосудистого и гуморального компонентов в сердечный ритм и дыхание увеличивается с ростом личностной тревожности и информационной нагрузки. Модуляторы сердечного ритма коррелируют с различными ритмами ЭЭГ (Данилова, 1985, 1992).

Векторный подход к кодированию внешних сигналов, обучению и управлению реакциями открывает возможность интеграции нейронных механизмов и психологических закономерностей в единой непротиворечивой модели исследуемого психологического процесса. Результаты огромного числа исследований, выполненных в рамках векторного подхода, отражены в курсе лекций, прочитанных Е.Н. Соколовым в 1996 г. в Университете Вашингтона (Сент-Луис, США), докладах на XXVI Международном психологическом конгрессе (Канада, 1996), на 13-м (Турция, 2006) и 14-м (Россия, 2008) Международных психофизиологических конгрессах. Данные, полученные при изучении зрительного восприятия, эмоций, памяти, обучения и семантики с позиций векторной психофизиологии, обобщены в ряде монографий и программных статей (Соколов, 1986, 1995, 2003; Соколов, Шмелев, 1983; Sokolov, Boucsein, 2000; Sokolov, Izmailov, 1983).

2.4. Когнитивная психофизиология. В последние годы на кафедре психофизиологии интенсивно развивается новое направление, активно поддержанное Е.Н. Соколовым и связанное с изучением роли *высокочастотной ритмической активности мозга* (гамма-ритма) в нейронных механизмах, модулирующих процессы кодирования информации на сенсорном и исполнительном уровнях (Данилова, 2007). На основе применения комплекса методов, измеряющих активность узкополосных гамма-осцилляторов по многоканальной ЭЭГ человека, а также определения его источников в структурах мозга с помощью дипольного анализа и использования томографических магнитно-резонансных срезов мозга обследуемых лиц показано, что кратковременные вспышки гамма-ритма представляют собой особую высокочастотную форму активации локальных нейронных сетей мозга. Гамма-ритм как универсальный механизм активации включен во все сенсорные и когнитивные процессы. Экспериментальные результаты, подтверждающие это положение, получены в отношении восприятия, произвольного и непроизвольного внимания, процессов памяти. Показано, что мозг использует множество разночастотных и узкополосных гамма-осцилляторов. Каждый из них характеризуется острой и избирательной настройкой на определенную частоту. Узкополосные гамма-осцилляторы, переходя в режим генерации частотно-специфической активности, создают условия для избирательной активации мозга и тем самым обеспечивают выполнение сенсорных, моторных и когнитивных функций специализированных нейронных сетей (Данилова, 2006а, б; Данилова и др., 2005; Данилова, Ханкевич, 2001; Соколов, 2003). В настоящее время проверяется гипотеза об участии гамма-ритма в работе механизма, кодирующего субъективные и перцептивные различия.

2.5. Психофизиология стресса и стрессоустойчивости. К 1990 г. на кафедре сформировалось новое направление фундаментальных исследований, связанное с изучением стресса и стрессоустойчивости в норме и патологии. В исследованиях используется оригинальный экспериментальный подход, основанный на комплексном использовании электрофизиологических, биохимических и психологических показателей (Аракелов, 1995). В рамках данного направления показано, что стресс лежит в основе регуляции уровня бодрствования и через это влияет на протекание всех психических процессов. Выявлено, что стресс — это не только состояние (уровень бодрствования), но и реакция на различные стрессоры. При этом комплекс стрессовых реакций однотипен и не зависит от природы стрессора (психологического, физического или иного). С учетом этого значимым для психологии становится не изучение собственно механизма самого стресса (это задача физиологии), а изучение роли стрессоров в возникновении различных стрессовых состояний вплоть до возникновения патологических состояний. По результатам

исследований предложены методы профилактики и лечения стрессовых расстройств у здоровых людей и больных с психосоматическими расстройствами. Удалось показать, что нормализацию уровня бодрствования стрессированных людей легче всего добиться путем использования элементов восточных практик релаксации и методов биологической обратной связи (Аракелов и др., 1997; Аракелов, Глебов, 2005; Аракелов, Шишкова, 1998; Шишкова, 2003). Данные, полученные при изучении психофизиологии стресса, и данные современных нейронаук приводят к уточнению предмета психофизиологии и определению ее как науки о иммуннонейроэндокринных механизмах психики.

2.6. Разработка методологических оснований психофизиологии.

В рамках школы Е.Н. Соколова много внимания уделяется разработке общеметодологических проблем современной психофизиологии как науки о нейронных механизмах психических процессов и состояний. Новизна и продуктивность практикуемого в школе методологического подхода состоит в предложении рассматривать психофизиологию как органическую составную часть нейронауки, развивающуюся на стыке (пересечении) психологии, нейрофизиологии и математики. Результаты методолого-экспериментального анализа современной психофизиологии в рамках такого подхода отражены в книгах «Психофизиология» (Соколов, 1981 б), «Теоретическая психофизиология» (Соколов, 1986), «Психофизиология» (Данилова, 2007), «Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд» (Соколов, 2003), «Основы психофизиологии» (под ред. Ю.И. Александрова, 2006). В настоящее время готовится к печати последняя книга Е.Н. Соколова «Очерки по психофизиологии сознания». Знаком признания и высокой оценки вклада кафедры психофизиологии в разработку методологических проблем современной психофизиологии послужило избрание Е.Н. Соколова председателем секции «Психология» на Международном конгрессе по методологии, логике и философии науки, проходившем в Москве в 1987 г.

3. Основные направления исследований и достижения школы Е.Н. Соколова в области прикладной психофизиологии

Основные темы прикладных исследований на кафедре психофизиологии связаны с разработкой и совершенствованием методов «биологической обратной связи», «детекции скрываемых знаний», диагностики и коррекции функциональных состояний (Г.Г. Аракелов, Н.Н. Данилова, С.А. Исайчев). Эти направления, сформированные в ответ на запросы со стороны практической психологии, являются относительно новыми для школы Е.Н. Соколова, традиционно ориентированной на фундаментальную науку. Однако в полном соответствии с принципом «нет хорошей практики без хорошей теории» знания, полученные в

фундаментальных исследованиях, оказались востребованными в прикладных разработках. На основе изучения механизмов функциональных состояний и их роли в регуляции поведения животных и психической деятельности человека и с привлечением векторной теории кодирования информации разработан комплекс новых психофизиологических методов объективной оценки функциональных состояний. В частности, эти методы предполагают построение и анализ векторного пространства сердечного ритма и семантического эмоционального пространства (Данилова, 1992). Применение этих методов позволяет объективно оценивать индивидуальную тревожность субъекта и определять его стрессоустойчивость, выявлять нарушения механизмов регуляции функциональных состояний, не обнаруживаемые по другим физиологическим показателям и результатам психологического тестирования. Построение и анализ векторного пространства сердечного ритма плода человека предложены в качестве неинвазивного метода изучения пренатального развития, предсказывающего возможные отклонения в поведении ребенка в постнатальный период.

С привлечением данных фундаментальной психофизиологии экспериментально обоснован новый эффективный способ объективной психофизиологической диагностики и коррекции стрессовых состояний. На метод получено положительное заключение патентной экспертизы Института государственной патентной экспертизы РФ. Использование этого метода в клинике нервных болезней для профилактики и лечения дистрессовых расстройств оказалось (для случая больных с диагнозом «пограничное состояние») даже более эффективным, нежели традиционные фармакологические способы лечения (Аракелов, 1995).

4. Особенности организации педагогической деятельности в научной школе Е.Н. Соколова

Основной принцип подготовки специалистов в рамках школы — «обучение через исследование». Это означает, что с самого начала своей специализации студент включается в выполнение реальной научно-исследовательской работы. Специализация осуществляется также через спецпрактикум и систему специальных курсов, посвященных обсуждению актуальных проблем современной психофизиологии. По инициативе Е.Н. Соколова в 1995 г. на кафедре психофизиологии был разработан и внедрен в процесс обучения новый спецпрактикум «Основы нейронауки», представляющий собой базу для профессионального обучения через исследование и направленный на приобретение современных знаний из разных областей нейробиологии и психофизиологии. Одной из важных перспективных задач такого междисциплинарного практикума является создание на факультете психологии (или в МГУ)

научно-педагогической базы для открытия новой специальности — в области нейронауки. Подготовка таких специалистов широкого профиля рассчитана на объединение усилий со стороны разных факультетов МГУ (психологического, биологического, физического, химического, фундаментальной медицины и механико-математического) и научно-исследовательских учреждений (Институт ВНД и нейрофизиологии РАН, Институт психологии РАН).

5. Общественное признание вклада научной школы Е.Н. Соколова в развитие отечественной и мировой психологии

Мировая и отечественная наука по достоинству оценивает вклад представителей отечественной психофизиологической школы в развитие современной психофизиологии. В 1984 г. за выдающийся вклад в развитие теории рефлекторных механизмов работы мозга Е.Н. Соколов был награжден Золотой медалью им. И.П. Павлова. В 1988 г. Американская ассоциация психофизиологических исследований вручила Е.Н. Соколову специальный диплом «За выдающийся вклад в психофизиологию», которым награждаются ученые, чьи труды носят фундаментальный характер и оказывают заметное влияние на развитие науки. В 1998 г. на проходившем в Италии IX съезде Международной ассоциации психофизиологов Е.Н. Соколову была вручена самая престижная награда этой ассоциации — «ПРЕМИЯ СТОЛЕТИЯ-1998».

В этом же году активная научно-педагогическая деятельность Е.Н. Соколова была отмечена присуждением ему «Премии им. М.В. Ломоносова» и звания «Почетный профессор Московского университета». Монография проф. Н.Н. Даниловой «Функциональные состояния: механизмы и диагностика» (1985) в 1986 г. была отмечена премией, дипломом и медалью Минвуза СССР «За научную работу» в высшей школе.

Научно-исследовательская деятельность школы Соколова поддержана российскими и зарубежными фондами — РФФИ, РГНФ, «Университеты России», ISF, Fogarty (США), ERNF (США), INTAS. За период с 1994 по 2009 г. представителями школы выполнены работы более чем по 70 российским и зарубежным грантам и научно-исследовательским программам (договорам).

6. Научные связи психофизиологической школы Е.Н. Соколова с научными центрами в России и за рубежом

При реализации своих научных программ представители школы Соколова активно взаимодействуют с российскими и зарубежными научно-исследовательскими центрами и университетами. Кафедра

психофизиологии является инициатором и организатором ряда научно-исследовательских проектов, реализуемых на межфакультетском уровне в Московском университете. Так, в 1995—1996 гг. по инициативе и при непосредственном участии Е.Н. Соколова в МГУ им. М.В. Ломоносова был создан Центр магнитно-резонансной томографии и спектроскопии, открывающий новые перспективы для развития отечественной нейронауки и проведения экспериментальных исследований на мировом уровне. В 1997 и 2003 гг. сотрудники кафедры на конкурсной основе получили возможность проводить исследования на базе этого центра. На протяжении многих лет кафедра сотрудничает с лабораторией нейрофизиологических основ психики ИП РАН, механико-математическим факультетом (кафедры дискретной математики и теории интеллектуальных систем) и биологическим факультетом МГУ (кафедра высшей нервной деятельности) в области исследований зрительного восприятия и разработки искусственных органов чувств роботов с элементами искусственного интеллекта.

В период с 1985 по 2009 г. кафедра психофизиологии выступила инициатором ряда международных научных исследовательских проектов в области психофизиологии: «Соотношение фазического и тонического ориентировочного рефлексов» (совм. с Университетом Нового Уэльса, Австралия), «Цветовой образ» (совм. с Институтом зрения Университета г. Эйндховена, Нидерланды), «Механизмы цветового зрения» (совм. с Университетом г. Сиэтл, США и Университетом г. Сент-Луис, США), «Механизмы цветового и яркостного контраста» (совм. с Институтом зрения Университета г. Эйндховена, Нидерланды и кафедрой психологии Университета г. Хельсинки, Финляндия), «Психофизиологические механизмы восприятия лиц и эмоций» (совм. с государственным университетом г. Вупперталь, Германия). В 1975 г. по инициативе и при участии кафедры осуществлен перевод и организовано издание книги К. Прибрама «Языки мозга», а в 1998 г. — фундаментальной монографии известного финляндского ученого, иностранного члена РАН Ристо Наатанена «Внимание и функции мозга».

Заключение. Перспективы развития научной психофизиологической школы в Московском университете

Перспективы фундаментальной психофизиологии в МГУ им. М.В. Ломоносова критическим образом связаны с привлечением в эту область науки современных, неинвазивных технологий регистрации активности мозга человека. В условиях МГУ это означает активное использование в психофизиологических исследованиях научно-исследовательской базы Центра магнитно-резонансной томографии и спектроскопии. Одной из главных задач такого сотрудничества является

разработка методов совмещения данных мозговой локализации источников ЭЭГ-активности, получаемых в психофизиологических опытах с человеком, со структурными срезами мозга, получаемыми на томографе. В перспективе информативность такого объединения функциональных (ЭЭГ) и структурных (срезы мозга) данных может быть приближена к информативности мощных (но пока очень дорогостоящих) методов позитронно-эмиссионной томографии и функциональной магнитно-резонансной томографии.

Важным элементом перспективы психофизиологии в МГУ является теоретическое и экспериментальное развитие оригинальной концепции векторной психофизиологии. В этой связи необходимо развивать экспериментальную базу для проведения клеточных исследований, результаты которых позволят в полном объеме применить методологический подход психофизиологической школы «человек—нейрон—модель» к интеграции психологии и естествознания.

С учетом современных условий существования университетской науки в России можно отнести к перспективным направлениям развития психофизиологии в МГУ развитие ее прикладных приложений, которые, однако, мыслятся как «проекция» на практику достижений фундаментальной психофизиологии.

Однако при любом сценарии развития событий мы с полной уверенностью можем присоединиться к словам замечательного нейробиолога П.В. Симонова, адресованным из XX в. нам, психологам века XXI: «Я убежден, что приближающееся 21-е столетие явится в значительной мере веком психофизиологии в обеих ее ипостасях: нейробиологической и психологической, естественно-научной и гуманитарной. Новейшие методы нейронаук обогатят нас знанием о работе мозга, о котором, в лучшем случае, только догадывались наши великие предшественники, а психология, став подлинной наукой, ... существенно обогатит современное человековедение» (Симонов, 1999, с. 183).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аракелов Г.Г.* Нейронные механизмы движений. М., 1984.
- Аракелов Г.Г.* Стресс и его механизмы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 45—54.
- Аракелов Г.Г., Глебов В.В.* Вегетативные составляющие стресса и личностные особенности пациентов, страдающих пограничными расстройствами // Психол. журн. 2005. Т. 26. № 5. С. 35—47.
- Аракелов Г.Г., Лысенко Н.Е., Шотт Е.К.* Психофизиологический метод оценки тревожности // Психол. журн. 1997. Т. 18. № 3. С. 102—113.
- Аракелов Г.Г., Шишкова Н.Р.* Тревожность, методы ее диагностики и коррекции // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1998. № 1. С. 18—32.
- Вайткявичус Г.Г., Соколов Е.Н.* Нейроинтеллект: от нейрона к нейрокомпьютеру. М., 1989.

- Виноградова О.С.* Гиппокамп и память. М., 1975.
- Данилова Н.Н.* Функциональные состояния: механизмы и диагностика. М., 1985.
- Данилова Н.Н.* Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. М., 1992.
- Данилова Н.Н.* Роль высокочастотных ритмов электрической активности мозга в обеспечении психических процессов // Психология. Журн. ВШЭ. 2006а. Т. 3. № 2. С. 62—72.
- Данилова Н.Н.* Частотная специфичность осцилляторов гамма-ритма // Рос. психол. журн. 2006б. Т. 3. № 2. С. 35—60.
- Данилова Н.Н.* Психофизиология. М., 2007.
- Данилова Н.Н., Быкова Н.Б., Пирогов Ю.А., Соколов Е.Н.* Исследование частотной специфичности осцилляторов гамма-ритма методами дипольного анализа и анатомической магнитно-резонансной томографии // Биомедицинские технологии и радиоэлектроника. 2005. № 4—5. С. 89—97.
- Данилова Н.Н., Ханкевич А.А.* Гамма-ритм в условиях различения временных интервалов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 51—64.
- Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М.* Психофизиология цветового зрения. М., 1989.
- Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1970.
- Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1959.
- Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1958.
- Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1964.
- Основы психофизиологии / Под ред. Ю.И. Александрова. М., 2006.
- Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975.
- Симонов П.В.* Павлов и психофизиология XXI века // Журн. ВНД. 1999. Т. 49. № 2. С. 179—184.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.
- Соколов Е.Н.* Нервная модель стимула и ориентировочный рефлекс // Вопр. психологии. 1960. № 4. С. 61—72.
- Соколов Е.Н.* Механизмы памяти. М., 1969.
- Соколов Е.Н.* Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981а.
- Соколов Е.Н.* Психофизиология. М., 1981б.
- Соколов Е.Н.* Теоретическая психофизиология. М., 1986.
- Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в психофизиологии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3—13.
- Соколов Е.Н.* Векторное представление ассоциативного обучения // Журн. ВНД. 2000. Т. 50. № 1. С. 80—87.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.
- Соколов Е.Н.* Вычисление семантических различий в нейронных сетях // Нейрокомпьютеры. 2004. № 2. С. 69—78.
- Соколов Е.Н., Шмелев А.Л.* Нейробионика. М., 1983.
- Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г.* Искусственные органы чувств. М., 1979.
- Шишкова Н.Р.* Психофизиологическая оценка уровня стресса: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 2003.

Sokolov E.N. Model of cognitive processes // Advances in psychological sciences. Vol. 2: Biological and cognitive aspects / Ed. by M. Saborin, F. Craik, M. Robert. East Sussex, UK, 1998. P. 355—379.

Sokolov E.N. Perception and the conditioning reflex: Vector encoding // Int. J. of Psychophysiol. 2000. Vol. 35. P. 197—217.

Sokolov E.N., Boucsein W.A. A psychophysiological model of emotion space // Integrat. Physiol. and Behav. Sci. 2000. Vol. 35. N 2. P. 81—119.

Sokolov E.N., Izmailov Ch.A. The conceptual reflex arc: A model of neural processing as developed for color vision // Modern issues in perception / Ed. by H.G. Geissler. Berlin, 1983. P. 192—216.

The neuronal mechanisms of the orienting reflex / Ed. by E.N. Sokolov, O.S. Vinogradova. N.J., 1987.

Vinogradova O.S. Hippocampus as comparator: Role of two input and two output systems of the hippocampus in selection and registration of information // Hippocampus. 2001. Vol. 11. P. 578—598.

Н. Н. Корж, Н. В. Дубровинская

**НЕСКОЛЬКО ШТРИХОВ
К НАУЧНОЙ БИОГРАФИИ Е.Н. СОКОЛОВА**

В статье описывается начальный этап становления идей Е.Н. Соколова в психофизиологии, их дальнейшее развитие и разработка в психофизиологических и нейрофизиологических исследованиях.

Ключевые слова: психофизиология, ориентировочный рефлекс, нервная модель стимула, память, теория обнаружения сигнала, цветовое пространство.

The article describes the initial period in the development of E.N. Sokolov's ideas in psychophysiology and their further advancement in psychophysiological and neurophysiological research studies.

Key words: psychophysiology, orienting reflex, neuronal model of stimulus, memory, signal detection theory, color space.

Евгений Николаевич Соколов принадлежал к поколению двадцатилетних участников Великой Отечественной войны — тех, кто, к счастью, уцелел и вернулся со стремлением к скорейшей реализации своего предназначения. Закончив экстерном Институт иностранных языков (на фронте был переводчиком), он поступил в аспирантуру Института философии АН (отдел С.Л. Рубинштейна) и защитил кандидатскую диссертацию о философских аспектах учения И.П. Павлова. Итогом следующего семилетия явилась монография «Восприятие и условный рефлекс» (1958).

Служение науке было делом всей жизни Е.Н. Соколова. Круг его интересов охватывал не только отдельные области нейронауки. В сферу его исследований и размышлений втягивалось все, с чем сталкивался его подвижный и пронизательный ум. Пути удовлетворения своих растущих интересов он видел в нейрофизиологических исследованиях.

Исторически истоки идей Е.Н. Соколова очевидным образом сопрягаются с идеями И.П. Павлова, С.В. Кравкова, Л.А. Орбели. В первоначальном замысле монографии он рассматривает свой подход к исследованию восприятия как продолжение изучения рефлекторных основ этого процесса с точки зрения учения Павлова об условных реф-

Корж Нина Николаевна — канд. психол. наук, ассоц. сотр. ИП РАН. *E-mail:* yleo@dubki.ru

Дубровинская Наталья Владимовна — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. Института возрастной физиологии РАО. *E-mail:* natvad0@gmail.com

лексах. Однако рефлекторный анализ восприятия осуществляется им в более широком плане. В ходе исследования Е.Н. Соколов уточняет пути количественного измерения ответов, возникающих под действием раздражителей, и формулирует общие принципы использования различных реакций для измерения чувствительности, реактивности, лабильности анализаторной системы в целом. Ему близки представления П.К. Анохина об «обратной афферентации», исследования Г.В. Гершуни об изменении уровня чувствительности под влиянием субсенсорных воздействий. Анализируя данные, полученные в собственных исследованиях и в работах сотрудников (О.С. Виноградова, Э.А. Голубева, Н.Н. Данилова, М.Б. Михалевская, Н.П. Парамонова, Р.П. Стеклова — см.: Ориентировочный рефлекс и вопросы..., 1959), он приходит к выводу, что восприятие представляет собой сложный «процесс, в который вовлекается целый ряд рефлекторных приспособлений, взаимодействующих друг с другом» (Соколов, 1958, с. 317); анализатор — это афферентно-эфферентная система, в которой «участвуют системы обратной связи, включающиеся на разных уровнях анализаторного прибора и осуществляющие функцию саморегуляции анализатора в зависимости от характера действующего на него раздражителя» (там же, с. 296). В данной работе Е.Н. Соколова впервые намечаются тенденции системного подхода к исследованию.

Связь с традицией (школа И.П. Павлова), ее творческое переосмысление и развитие отчетливо продемонстрировала также разработка Е.Н. Соколовым и сотрудниками положений о механизмах и функциональной роли ориентировочного рефлекса. Этим исследованиям близки работы зарубежных нейрофизиологов того времени (G. Moruzzi, S. Sharpless, H. Jasper, G. Walter, D. Lindsley).

Отправной точкой для Е.Н. Соколова был павловский рефлекс биологической осторожности с его специфическими двигательными проявлениями и тормозной функцией в отношении текущей (у Павлова — условнорефлекторной) деятельности. Реализация принципа полиграфической регистрации различных реакций на новый стимул, вызывающий ОР, и анализ многокомпонентного ответа организма позволили (Виноградова, 1961; Ориентировочный рефлекс и проблемы..., 1964) дифференцировать на основе сопоставления сосудистых реакций головы и руки (О.С. Виноградова) ОР от оборонительных и адаптационных реакций и трактовать его эффекты (рост чувствительности, проводимости, лабильности) на периферическом (О.С. Виноградова, Н.П. Парамонова) и центральном (ЭЭГ — Н.Н. Данилова) уровнях как активацию. Эти данные привели к новому для того времени представлению об облегчающей функции ОР в отношении восприятия. Мысль Е.Н. Соколова стремительно двигалась в направлении анализа механизмов возникновения ОР, его свойств и динамики, стимулируя

исследования этих вопросов, ответы на которые все больше сближали ОР с вниманием человека. На этом пути он часто не останавливался на рассмотрении понятных для него, как бы само собой разумеющихся деталей, важных, однако, для новых трактовок.

Постулированное Е.Н. Соколовым возникновение ОР в ситуации неопределенности, вызванной рассогласованием, проявляется универсально: при первом предъявлении стимула — как рассогласование с текущей установкой субъекта; при введении подкрепления в ходе выработки условного рефлекса — как рассогласование между решением об игнорировании раздражителя после угашения и приданием ему значимости; в ответ на внешнюю инструкцию или внутреннее побуждение к решению определенной задачи — между известной целью и пока не известными средствами ее достижения. Возникающий при этом ОР «работает» на получение информации для ликвидации неопределенности (Ориентировочный рефлекс и проблемы..., 1964), оптимизируя протекание необходимых этапов когнитивной деятельности и облегчая получение ответов на вопросы: «Что такое?», «Что это значит?» и «Что делать?» При этом сфера действия ОР существенно расширяется, и «мишенями» активирующих влияний становятся афферентные, центральные и эфферентные системы (если спроецировать это положение, сильно упрощая, на исходный рефлекторный принцип).

Трансформация неопределенности в определенность при участии ОР отражается в динамике его угасания, которое продолжается до формирования нервной модели стимула и принятия решения об игнорировании раздражителя, включении его в определенную «рабочую» систему или о его фиксации в памяти. Как длительность, так и динамика угасания подтолкнули Е.Н. Соколова к новым размышлениям. Имеющиеся данные о большей длительности угасания у одаренных детей по сравнению с детьми со средними способностями, о быстром угасании у олигофренов, о большей устойчивости коркового компонента ОР по сравнению с вегетативными наводили на мысль о развертывании в экспериментах когнитивных операций по многопараметрическому анализу стимула, определению его возможной значимости при повторных предъявлениях. Волнообразность угасания могла свидетельствовать об «обращении» к рабочей памяти, прошлому опыту, что приводит к оживлению ОР. Действительно, Е.Н. Соколов высказал предположение (Ориентировочный рефлекс и проблемы..., 1964), что в ходе угашения ОР испытуемые выдвигают, проверяют, отвергают/принимают различные гипотезы относительно стимула (математическая модель с использованием теоремы Байеса хорошо описывает, по Соколову, такую стратегию). Экспериментальная проверка этого утверждения через много лет подтвердила его правильность (De Smart, Das Smaal, 1979).

Что же «заставляет» испытуемого в отсутствие специальной инструкции продолжать работу со стимулами? «Простые» опыты с угашением ОР на индифферентные раздражители в затемненной звукоизолированной камере, т.е. в условиях сенсорной депривации, представляют собой классический «метод лишения», стимулирующий познавательную мотивацию и направленность на анализ последовательности стимулов как единственной «пищи для ума». Связь ОР с познавательной потребностью и акцент на роли субъективного (человеческого) фактора в динамике ОР еще больше сближает его с вниманием. Идеи и положения Е.Н. Соколова, касающиеся характеристик ОР и специально не подчеркиваемой связи с познавательной потребностью, получили подтверждение и своеобразное развитие в результатах исследования на модели ОР закономерностей формирования внимания в онтогенезе ребенка и их интерпретации (Дубровинская, 1985).

Новые идеи и гипотезы, возникшие у Е.Н. Соколова в результате анализа ОР на простые стимулы, его связи с восприятием, памятью и особенно значение характеристик испытуемого для развертывания процессов опознания/запоминания с участием ОР, нашли почву для дальнейших исследований в рамках инженерной психологии, которая переживала в то время период расцвета. От психологов требовался ответ на вопрос об актуальных возможностях человека как звена систем управления разной сложности в средствах связи, авиации, космических полетах и пр. При этом психологи отчетливо понимали, что математическое описание не может заменить конкретного исследования сенсорных процессов, восприятия, внимания, памяти. Идеи и исследования Е.Н. Соколова развивались в русле общих интересов того времени, но он относился к ученым, понимавшим ограничения модели идеального наблюдателя. Его методология и глубокие знания (никому не видимый «черный труд эрудиции») позволили расширить проблематику инженерной психологии. В ходе изучения характеристик функций субъекта в процессе слежения за системой сигналов, их обнаружением и распознаванием он вышел за рамки теории идеального наблюдателя, включив в сферу исследований регистрацию сенсорных функций и процесса сенсорного научения, когда «наблюдатель обучается дифференцировать сложные совокупности сигналов и выделять слабые сигналы на фоне помех с совершенством, превосходящим работу автоматов» (Инженерная психология, 1964, с. 69). В данном контексте Е.Н. Соколов проработал подход к моделированию процессов в ЦНС животных и человека («нервная модель стимула»), где в один узел были завязаны способность нервной системы отвечать опережающей реакцией на появление сигнала (субъективная вероятность, в основе которой лежит механизм сенсорного научения) и статистические свойства сигналов. Такой подход инициировал изучение механизмов колебаний в реакциях

наблюдателя, что привело к целостному анализу характеристик деятельности человека по показателям полиграфической регистрации реакций. Существенным продвижением на этом пути было строгое определение критерия реакции (ЭЭГ, КГР, ЭМГ), от которого зависела эффективность использования наблюдения, и ответ на вопрос о поиске точки, соответствующей оптимальному рабочему уровню. Далее было получено, что рабочий уровень не обладает абсолютной устойчивостью и может колебаться на интервале наблюдения. Полиграфическая регистрация реакций на интервале наблюдения помогала разделить предельные возможности работающего наблюдателя и его регулируемый рабочий уровень. На данном этапе исследования было показано, что манипулирование рабочим уровнем в процессе распознавания сигналов выявляет участие памяти, в которой удерживается заданный наблюдателю эталон. Когда изменяющийся стимул достигает или превышает последний, то актуализируется двигательная реакция (для экспериментатора — свидетельство о том, что сигнал опознан).

Если принять, что память участвует в функционировании рабочего уровня, то его колебания естественно поставить в зависимость от несовершенства сохранения заданного эталона в памяти. Очевидно, что измерение колебаний рабочего уровня принимается, таким образом, за показатель точности процессов памяти сенсорного уровня (Инженерная психология, 1964; Корж, 1963).

Работа Е.Н. Соколова, посвященная статистической модели наблюдателя, отчетливо показывает глубину его подхода. Используя модель, он впервые предпринял целостное исследование разных систем на примере распознавания, что и привело его к анализу и моделированию совместной деятельности нейронов, из которой рождается поведение.

Памяти в сенсорно-перцептивных процессах традиционно отводится роль опосредования поступающей информации и не учитываются ее свойства. Память влияет на характеристики опознания наряду с инструкциями и платежными матрицами. Кроме того, анализ моделей восприятия, внимания и конкретные данные показали, что игнорирование прошлого опыта и индивидуальных стратегий чревато ошибками в интерпретации полученных данных. Казалось, что два исследуемых пространства, описываемых психофизической кривой Фехнера и кривой забывания Эббингауза, не пересекаются. Однако полученные данные показали, что человек опознает сигнал по памяти не менее точно, чем при непосредственном измерении сенсорного порога, что и позволило ввести в дальнейшем понятие пороговой памяти («рабочий уровень») и осуществить ее измерение психофизическими методами.

Дальнейшее исследование было направлено на изучение психофизическими методами закономерностей сенсорно-перцептивной памяти,

включение ее в «обширные отношения» и «дальние связи». Выяснилось, что узнавание сенсорного эталона со временем не разрушается (обычно время разрушает) и становится более точным. Отсроченное узнавание способствовало меньшей его вариабельности по сравнению с коротко отставленным узнаванием. Вместе с тем наблюдались скачкообразные смещения удерживаемого в памяти эталона и последующее его устойчивое узнавание в точке смещения. Были выявлены специфические характеристики устойчивости и точности хранения сенсорного эталона в памяти: систематическая ошибка узнавания и медленное смещение его величины (тренд). Это позволило оценивать устойчивость эталона на сенсорной шкале в зависимости от длительности его хранения в двух направлениях: кратковременной нестационарности во время эксперимента и долговременной нестационарности из-за трансформации эталона в памяти.

Выявленные характеристики устойчивости и точности хранения сенсорного эталона оказались свойственными сигналам разных модальностей (звук, свет, цвет, временные отрезки). Однако оставался вопрос: что способствует столь длительному сохранению сенсорного сигнала (до 1 года, иногда и дольше), если от человека не требуют его длительного сохранения?

Ответ на этот вопрос прояснился при введении дополнительного эмоционально окрашенного критерия («приятный-неприятный»), характеризующего стимульный материал. Точность узнавания (по показателю порога) повысилась, но в данном случае непосредственно психофизический подход следует вынести за скобки обсуждения проблемы, так как точность узнавания имеет другие основания. Введение дополнительного критерия обнаружило неоднородность сенсорной шкалы и то, что пространство стимула многомерно и репрезентируется с разной степенью отчетливости. Многомерность стимула при узнавании учитывается неосознанно и членится. Иначе говоря, сенсорный эталон не фиксируется в памяти в качестве изолированного сенсорного качества, а приобретает богатую «фактуру» и смысл, прорастая в «обширные отношения» и «дальние связи». Личность создает репертуар структурированных интерпретаций, опираясь на прошлый опыт, и в этом контексте память предлагает репертуар для интерпретации сенсорной информации. Исследования проводились в Институте психологии РАН (Н.Н. Корж, В.А. Садов, О.В. Сафуанова, Т.А. Ребеко, Н.Г. Шпагонова, Е.А. Лупенко, Н.В. Зубов).

Творчество Е.Н. Соколова тесно переплетено с идеями современной науки; он прекрасно понимал и чувствовал научно-культурный контекст крупных идей прошлого и настоящего, так как принадлежал к тому типу ученых XX в., для которых наука — это нечто большее, чем исследовательская работа. Он находился в состоянии постоянного, не-

прерывающегося диалога не только с выдающимися учеными прошлого (И.П. Павловым, Г. Гельмгольцем, Т. Юнгом), но и со знаменитыми современниками — Д. Хеббом, Г. Йохансоном и своими учениками и последователями.

Достижения научной школы Е.Н. Соколова (его труды и труды его учеников) включены в научную ткань идей XX века. Так, ему были близки идеи Д. Хебба, с которым он лично встретился в 1954 г. в Канаде. В то время была уже опубликована книга Д. Хебба «Организация поведения» (Hebb, 1949). Идея Хебба о концептуальной нервной сети в мозге человека, связанной с реальными событиями, была в тот период лишь привлекательной абстракцией, которая нуждалась в подтверждении экспериментальными исследованиями. К тому же эта привлекательная идея не была обеспечена соответствующими методами исследования, модель с подкрепляющими предсказаниями также отсутствовала. Вместе с тем идея нейронной сети, как и идея функциональной системы П.К. Анохина, не была чужда Е.Н. Соколову. Однако стратегия исследований Е.Н. Соколова — приверженца строгого естественно-научного языка как инструмента объективного научного описания явлений психического — была воплощена в целостной исследовательской парадигме «человек—нейрон—модель» (Соколов, 2003). Цель последней — объединить данные психофизики, когнитивной психологии (восприятие, память, процессы принятия решения, оценочные суждения), нейрофизиологии, включенные в макро- и микроуровни анализа. Таким образом, речь идет не о биологизации психологии, редукционизме, а о новых путях развития психофизиологического исследования, идущего в ногу с современными динамичными достижениями в области генетики, клеточной биологии с использованием исключительных возможностей современных методов. Как и всякого крупного ученого, Е.Н. Соколова интриговало сознание человека, и последние годы и часы своей жизни он посвятил написанию труда, в котором предлагает свое видение проблемы сознания. В России этот труд еще не издан, но готовится его издание в США на английском языке.

Е.Н. Соколов был не только широко знаком с современными работами коллег, но инициировал и непосредственно участвовал в разработке новых проблем (это относится к его последней работе о нанонейронике памяти, к внедрению ЭВМ-программ в эксперимент, первым попыткам применения МРТ в эксперименте, стимулировавшим многие направления исследований цвета, эмоций, памяти на новом уровне). Благодаря многолетним трудам Е.Н. Соколова, его сотрудников и учеников можно говорить о становлении новой комплексной дисциплины; при этом творчество Е.Н. Соколова уходит корнями в традицию.

Разные уровни анализа в психологии очевидны, и наведение «мостов» между ними предполагает более высокий уровень интеграции пси-

хологии с другими науками. Работы Е.Н. Соколова прокладывают пути в этом направлении. Так, при поддержке Б.Ф. Ломова и Е.Н. Соколова в Институте психологии РАН был проведен семинар, посвященный анализу феноменов памяти с позиций разных наук. Несмотря на трудности интеграции результатов разных исследований (молекулярные и нейронные механизмы памяти, элементарные виды обучения и памяти у животных, сложные и многообразные формы памяти у человека), были найдены точки притяжения и взаимопонимания. Тяжелое интеллектуальное испытание было преодолено успешно, труды семинара были опубликованы в сборнике «Исследования памяти» (1990).

Со времени выхода сборника в свет прошло 20 лет; это время отмечено свежими экспериментальными находками и обновлением теоретических подходов к изучению памяти в психологии и нейронауке. При динамичном развитии многих направлений объединение разных уровней анализа помогает понять (с учетом очевидных ограничений), например, как гены и опыт определяют ту или иную концептуальную нейронную сеть, лежащую в основе поведения. Д. Хебб полагал в целом, что концептуальная нейронная сеть может быть выведена или представлена на основе психологического исследования. Как выяснилось, психологическое знание оказывается эвристичным, часто необходимым для более глубокого понимания структуры и функции в нейронауке. А.Р. Лурия в свое время проложил плодотворные пути решения непростых проблем психологии. Накопленные за последние годы новые данные подвигли вновь обратиться к междисциплинарному исследованию памяти. При поддержке Е.Н. Соколова был сформирован авторский коллектив, целью которого было показать как новые пути изучения памяти, так и точки сопряжения разных направлений. На последнем этапе подготовки книги к публикации Е.Н. Соколов скоростно ушел из жизни, успев, однако, продемонстрировать нам стиль опережающего мышления в последних двух статьях, написанных в соавторстве со своими сотрудниками.

В статье «Нанонейроника памяти» (совместно с Т.А. Палиховой) (Междисциплинарные..., 2009, с. 249) обсуждается вопрос о критериях нанонейроники как самостоятельного направления. В качестве таких критериев предлагаются размер нанообъекта и набор его элементов. Участие в авторском коллективе Е.Б. Бурлаковой придало проблеме выбора критерия фундаментальное звучание. Так, Е.Б. Бурлакова считает, что критерий размерности следует дополнить поиском «новой упаковки мелких объектов, которая обеспечивает новые физические и химические качества» (там же, с. 279).

Дальнейшим продвижением в изучении памяти является также статья Е.Н. Соколова совместно с Т.Н. Греченко «Пейсмекерная активность — свойства и функции». В данной статье изучение памяти

рассматривается более широко и смыкается с проблемой развития и обучения на клеточном уровне (там же, с. 225).

Коротко следует очертить также одну из последних работ Е.Н. Соколова совместно с Ю.П. Леоновым, опирающуюся на исследования Ч.А. Измайлова, А.М. Черноρίζова и других сотрудников (Leonov, Sokolov, 2008). Эксперимент по оценке цветовых различий позволил перейти от линейного цветового пространства Т. Юнга к пространству с римановой геометрией. При оценке цветовых различий испытуемым было установлено, что реальные цвета располагаются на поверхности сферы единичного радиуса в 4-мерном евклидовом пространстве. Четвертой координатой *S* цветового пространства является реакция темнового нейрона, открытая в начале XX в. Гельмгольцем. Сферическое цветовое пространство на поверхности гиперсферы позволило перейти от евклидовой геометрии цветового пространства к римановой геометрии, точно определить цветовые различия и расширить область реальных цветов.

И в заключение несколько ненаучных слов. Безусловно, быстрый взлет Е.Н. Соколова в науке — результат наиболее характерных свойств его неординарной индивидуальности, лишенной суетности. Но портрет Е.Н. Соколова был бы неполным, если не поделиться впечатлением о его облике. Быстрая походка, собранность и сосредоточенный взгляд, иногда детская, как бы извиняющаяся улыбка. Постоянная готовность к обсуждению всегда имеющихся идей с собеседником любого возраста, ранга и звания, лишь бы нащупывалась и крепла связывающая общие интересы нить. И если это случалось, то у собеседника, особенно у начинающего исследователя или студента, неуловимо, необъяснимо и часто неожиданно для него самого пробуждались и способности, и творческая активность. Е.Н. Соколов никогда не нянчился со своими младшими сотрудниками, не давал готовых советов и указаний, был требователен и строг, но ощутимо стимулировал их рост. «Наградой» за успешно проведенный эксперимент, удачно написанную статью или сделанный доклад была непосредственная, открытая эмоциональная реакция радости, нескрываемого удовольствия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова О.С. Ориентировочный рефлекс и его нейрофизиологические механизмы. М., 1961.

Дубровинская Н.В. Нейрофизиологические механизмы внимания. Онтогенетическое исследование. Л., 1985.

Инженерная психология / Под ред. А.Н. Леонтьева, В.П. Зинченко, Д.Ю. Павнова. М., 1964.

Исследования памяти / Под ред. Н.Н. Корж. М., 1990.

Корж Н.Н. Восприятие слабых сигналов человеком в условиях непрерывного слежения за стимулом: Дис. ... канд. психол. наук. М., 1963.

- Междисциплинарные исследования памяти / Под ред. А.Л. Журавлева, Н.Н. Корж. М., 2009.
- Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1959.
- Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1964.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.
- De Smart J., Das Smaal E.* Orienting reflex and uncertainty reduction in concept-learning task // The orienting reflex in humans / Ed. by H. Kimmel et al. Hillsdale, NJ, 1979. P. 549—555.
- Hebb D.* Organization of behavior. N.Y., 1949.
- Leonov Yu.P., Sokolov E.N.* The representation of colors in spherical space // J. Color Res. and Applicat. 2008. Vol. 33. N 2. P. 113—124.

Э. А. Голубева

**ОБЩАЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ:
ВЗАИМОВЛИЯНИЕ НАУЧНЫХ ШКОЛ
Б.М. ТЕПЛОВА И Е.Н. СОКОЛОВА**

В статье даны определения общей и дифференциальной психофизиологии, обозначена специфика их предметов и методов. Рассмотрены некоторые продуктивные пути взаимовлияния научных школ Е.Н. Соколова и Б.М. Теплова. Исследования активации-инактивации, функциональных состояний, ориентировочного рефлекса в школе Соколова определили выбор валидных электрофизиологических методов диагностики устойчивых типологических свойств нервной системы. Анализ многих корреляций этих свойств с психологическими особенностями и успешностью деятельности позволяет рассматривать их в качестве врожденных задатков индивидуальных различий. В школе Теплова установлено, что проявление любого общего закона включает в себя фактор индивидуальности. Исследование групповых различий при развитии функциональных состояний монотонии, утомления, пресыщения определяет линейную или U-образную зависимость эффективности деятельности от ее конкретных особенностей и типологических свойств нервной системы обследуемых.

Ключевые слова: общая и дифференциальная психофизиология, функциональные состояния, типологические свойства нервной системы, электрофизиологические методы, индивидуальные различия и индивидуальность, врожденные задатки.

The determinations of general and differential psychophysiology are presented. Specific character of their subject and methods are shown. Some productive ways of mutual influence of Teplov's and Sokolov's scientific schools are considered. Sokolov's school: research of activation-inactivation, functional states, orienting reflex has determined the development of informative and valuable electrophysiological methods of diagnostics of stable typological properties of nervous system. Presence of many psychological correlations of properties of nervous system (especially of arousability) allows to consider them as innate prerequisites of individual differences and individuality. Teplov's school: action of every general law is refracted by the "individuality factor". Investigation of group differences in development of functional states of monotony, exhaustion, satiety specifies conditions of linear and U-shaped dependence in activity effectiveness.

Key words: general and differential psychophysiology, functional states, typological properties of nervous system, electrophysiological methods, individual differences and individuality, innate prerequisites.

Голубева Эра Александровна — докт. психол. наук, профессор, гл. науч. сотр. ПИ РАО.
E-mail: hudognitsa@mail.ru

Общая и дифференциальная психофизиология — два больших раздела психологии. Их возникновение и развитие связано в отечественной и мировой науке с деятельностью различных направлений. Однако содержание многих продуктивных экспериментальных и теоретических исследований было определено именно школами Б.М. Теплова (1896—1965) и Е.Н. Соколова (1920—2008). Эти замечательные творческие ученые обладали высочайшими интеллектуальными и нравственными качествами; к тому же их объединяла глубокая духовная близость. Проблема, обозначенная в заглавии, сложна и может быть решена только усилиями многих исследователей. В данной статье затрагиваются лишь некоторые стороны взаимовлияния этих школ, более известные автору как аспирантке Е.Н. Соколова и сотруднице Б.М. Теплова.

Становление общей психофизиологии и психофизиологии индивидуальных различий в начале 1950-х гг. связано с непосредственным обращением лидеров рассматриваемых школ к рефлексорной теории И.П. Павлова и его типологической концепции. Этому предшествовало такое событие. В 1950 г. Б.М. Теплов пригласил Е.Н. Соколова работать на кафедру психологии философского факультета МГУ, которой в то время заведовал. В 1952 г. была открыта лаборатория анализаторов Е.Н. Соколова в МГУ. Тогда же лаборатория Б.М. Теплова в Институте психологии на Моховой была переименована в лабораторию психофизиологии индивидуальных различий. Исследования лаборатории анализаторов и организованной позднее кафедры психофизиологии на факультете психологии МГУ во главе с Е.Н. Соколовым получили мировое признание. Разработка Б.М. Тепловым и его сотрудниками типологической концепции И.П. Павлова на человеке привела к созданию научной школы Б.М. Теплова и направления Б.М. Теплова—В.Д. Небылицына.

1. Об определениях общей и дифференциальной психофизиологии

Общая психофизиология оформилась в самостоятельную научную дисциплину в 1930-х гг. Первоначально для европейских психофизиологических школ общим было то, что они «базируются на изучении органов чувств» (Соколов, 2001, с. 72). В нашей стране психофизиологическая школа «была основана на трудах И.М. Сеченова и И.П. Павлова и в дальнейшем представлена именами С.И. Вавилова, С.В. Кравкова и Б.М. Теплова» (там же). С.Л. Рубинштейн, отправляясь от открытий и обобщений И.М. Сеченова, рассматривал взаимоотношения физиологии и психологии в целостной системе научного знания. Он трактовал понятие психофизиологии расширительно, разумея под ней «не только психофизиологию органов чувств, для обозначения которой обычно употребляется этот термин, но общее учение о психофизиологических функциях...» (Рубинштейн, 1973, с. 165—166).

Официальный статус психофизиология получила только в 1982 г. на I Международном конгрессе психофизиологов в Монреале, где была создана Международная психофизиологическая ассоциация и учрежден международный журнал по психофизиологии. В первом номере этого журнала было дано современное определение психофизиологии: «Психофизиология — наука, которая изучает основы психических функций путем исследования взаимодействия тела, мозга и поведения живого организма с окружающей средой. В ней представлены следующие области исследования: ощущения и восприятие; научение и память; эволюция и развитие поведения; мотивация и эмоции; агрессия и защита; центральная и автономная нервная система; связь нейронов и синаптическая передача; межполушарные отношения и доминирование полушарий; психофизиологические (психосоматические) расстройства; биологическая обратная связь; стресс; психофармакология; пребывание в воздушном пространстве и космосе; физическая активность и спорт» (International Journal of Psychophysiology. 1983. Vol. 1. N 1. P. 21).

Авторы обзора, посвященного этим событиям, признают, что данное определение не совершенно, но отчасти избавляет от методологических ограничений одного какого-либо направления. Дискуссия о предмете психологии (см.: Данилова, 1998, с. 6—7) показала, что в этом определении представлен в основном *макроуровень* и практически нет *микроуровня* и *индивидуальных различий*. Х. Дельгадо и Е.Н. Соколов, являвшиеся членами редколлегии журнала, выступали против этого определения, однако оказались в меньшинстве.

В лекциях для студентов факультетов психологии государственных университетов Е.Н. Соколов (1981, с. 5) определил психофизиологию как «науку о нейронных механизмах психических процессов и состояний». В сборнике программ по курсу «Психофизиология» дано новое определение, в которое включены индивидуальные различия: «Психофизиология — наука, изучающая физиологические механизмы субъективных явлений, состояний и индивидуальных различий. Ее основная задача — исследование физиологических механизмов психических процессов на системном, нейронном, синаптическом и молекулярном уровнях» (Психофизиология..., 2001, с. 114).

Ситуация с определением *дифференциальной психофизиологии* тоже оказалась неоднозначной. По этой дисциплине написан учебник, в котором предлагается такое определение: «*Дифференциальная психофизиология* (термин введен В.Д. Небылицыным в 1963 г.) изучает зависимость индивидуальных психологических особенностей человека, проявляемых в поведении, деятельности, общении, от индивидуально-типических различий в деятельности регуляторных систем (мозга, эндокринной системы и др.)» (Ильин, 2001, с. 10; курсив автора). Сам В.Д. Небылицын вряд ли согласился бы с этим определением. Аргументированное обоснование его точки зрения содержится в предисловии к VI тому трудов лабо-

ратории психофизиологии индивидуальных различий. Комментируя новое название сборника «Проблемы дифференциальной психофизиологии» (тома I—V имели название «Типологические особенности высшей нервной деятельности человека»), он пишет: «Смена названия отражает не только стремление к использованию более современной научной терминологии, но и нечто значительно более важное, а именно действительное перемещение акцентов в исследовательской работе лаборатории в сторону подлинной психофизиологии индивидуальных различий, т.е. изучения нейрофизиологических факторов индивидуального человеческого поведения» (Небылицын, 1969, с. 3).

Определение Е.П. Ильина и положения В.Д. Небылицына обнаруживают разное понимание *природных предпосылок* индивидуально-психологических различий. Е.П. Ильин в своем определении исключил свойства нервной системы из природных предпосылок индивидуально-психологических различий. В.Д. Небылицын же вслед за Б.М. Тепловым, напротив, отметил значение их изучения по отношению не только к отдельным функциям, но и к целостной индивидуальности.

Поэтому представляется, что в самом первом приближении более отвечающим духу и букве направления Теплова—Небылицына было бы такое определение: *Дифференциальная психофизиология — наука, которая исследует индивидуально-психологические различия людей и индивидуальность, объединяя общую психофизиологию, дифференциальную психологию и психофизиологию индивидуальных различий, включающую диагностику типологических свойств нервной системы.*

2. Школа Б.М. Теплова и этапы его научной деятельности

Б.М. Теплов принадлежал к числу немногих ученых, одинаково мастерски владевших описательными и измерительными методами. Это нашло отражение в создании им единой аналитико-синтетической концепции индивидуальных различий и индивидуальности на основе обобщения гуманитарного и естественно-научного знания.

Этапы (периоды) собственной научной деятельности Б.М. Теплов кратко обозначил в ответном письме на запрос из Венгрии (доктор К. Ботез)¹:

«Первый период моей научной деятельности был посвящен исключительно вопросам психофизиологии зрения, проблемам психологии зрительных ощущений и восприятий (10 работ)... Наиболее важной считаю работу «Индуктивное изменение абсолютной и различительной чувствительности глаза» (Вестник офтальмологии, том II, вып. 1, 1937)... в ней была сделана сознательная попытка использовать общие законы высшей нервной деятельности, установленные И.П. Павловым, для объяснения частных эмпирических закономерностей в

¹ Возможность ознакомиться с этим письмом появилась благодаря публикациям Я.А. Тепловой (невестки Б.М. Теплова), из которых мы впервые многое узнали о его жизни и научном наследии.

области психофизиологии зрения. Могут указать также на некоторые работы того же периода, касающиеся практического использования в архитектуре законов психофизиологии цвета. Начиная с 30-х годов, центральное место в моей исследовательской работе заняла проблема музыкальных способностей, в связи с которой я должен был посвятить несколько работ общим вопросам теории способностей, а также экспериментальному исследованию слуховых ощущений. С начала 1950-х годов как моя личная научная работа, так и работа сотрудников руководимой мною лаборатории Института психологии целиком посвящена проблеме изучения типологических особенностей высшей нервной деятельности человека в связи с проблемой индивидуально-психологических различий (4-томный сборник и около 50 личных публикаций)» (Теплова, 2003, с. 362).

В первый период Б.М. Теплов, конечно, был общим психофизиологом. И здесь нельзя не упомянуть об относящихся к этому времени его новаторских работах с сотрудниками по военной маскировке (Теплов, 2006), которые и сегодня остаются актуальными (Ананьев, 1997; Гусев, Черноризов, 1998; Гусева, Червяков, 2006; Соколов, 2004; Теплова, 2003).

В полной мере практическое значение этих исследований проявилось во время Великой Отечественной войны нашего народа с фашистскими захватчиками. В дело спасения москвичей и ленинградцев, а также культурных и архитектурных памятников Москвы и Ленинграда вместе с их героическими защитниками свой вклад внесли Б.М. Теплов и его единомышленники, которых он называл «творцами маскировки».

Участник войны Г.С. Сергеев, часто приезжавший в город ночью, вспоминает:

«Здания в центре Москвы замаскированы. Вместо колонн Большого театра был идиллический сельский пейзаж, а по периметру Кремлевской стены — объемные макеты зданий. От Боровицких до Спасских ворот шла декоративная дорога, которая сверху выглядела как обычное шоссе. А многие окраины наоборот активно подсвечивали, создавая видимость работающих заводов. На подсвеченные пустыри фашистские летчики сбросили не одну сотню бомб...».

Три главных этапа научной деятельности Б.М. Теплова, выделенных им самим, — это и разделы психологической науки: общая психофизиология, дифференциальная психология, психофизиология индивидуальных различий. Анализ каждого из перечисленных разделов говорит о том, что между ними существует преемственность. Третий этап органически включает в себя достижения первого и второго (Голубева, Гусева, 2004).

Наиболее выразительный пример содержательной связи этих этапов — открытие фундаментального закона о соотношении силы нервной системы и чувствительности. Гипотеза об этой зависимости была впервые высказана Б.М. Тепловым в 1955 г.: «...Слабость нервной системы есть следствие ее высокой реактивности, чувствительности» (Теплов, 1955, с. 147; разрядка автора). В 1963 г. после ряда исследований его ближайших сотрудников более чем на 150 испытуемых Б.М. Теплов считал гипотезу подтвержденной и рассматривал ее как закономерность (Теплов, 1963, с. 24).

Из работ Б.М. Теплова, относящихся к общей психофизиологии, в частности из отмеченной им статьи об индуктивном изменении абсолютной и различительной чувствительности глаза, родилась индукционная методика В.И. Рождественской для определения свойства силы нервной системы человека, когда началось изучение типологических особенностей его высшей нервной деятельности в связи с проблемой индивидуально-психологических различий (Рождественская, 1971). Есть веские основания считать, что тщательное изучение зрительной чувствительности в «сенсорный» период общей психофизиологии способствовало этому открытию.

Универсальный характер открытого Б.М. Тепловым закона подчеркнул В.Д. Небылицын: «Обнаружение этой закономерности имеет принципиальное объяснительное значение для целого ряда направлений науки об индивидуальных различиях человека и животных. Оно позволило дать разумное объяснение самому факту сохранения “слабых” особей в ходе биологической эволюции: слабая нервная система менее вынослива, но зато она в силу своей высокой чувствительности имеет больше шансов для более раннего обнаружения источника пищи или, например, опасности. Она позволяет также — с точки зрения педагогической и психологической — рассматривать слабую нервную систему как систему, обладающую на основе своих более высоких реактивных возможностей такими путями разрешения жизненных задач, которые обеспечивают ей достижение, по крайней мере, не менее высоких содержательных результатов, чем возможные для “сильных” индивидов. Таким образом, слабая нервная система есть система другого типа взаимодействия со средой, а вовсе не другого уровня совершенства по сравнению с сильной» (Небылицын, 1966, с. 25).

Действие этого закона — серьезный аргумент против оценочного подхода, когда один из «полюсов» того или иного свойства рассматривался как положительный, другой — как отрицательный.

В настоящее время закон Б.М. Теплова подтвержден на большом числе испытуемых при определении порогов электроболевой чувствительности и выявлении индивидуальных различий в устойчивости порогов нервных окончаний кожи к различным ингибиторам и антибиотикам. Он действует на уровне клеточной психофизиологии, молекулярной биологии и психобиологии. Определены и некоторые условия инверсии этого закона (Аминев и др., 2006).

В.В. Умрихин осуществил обстоятельный анализ развития школы Б.М. Теплова и пришел к следующему выводу: *«Итак, мы видим, что школа Теплова — это был не просто исследовательский коллектив, преобразовавшийся в научное направление. Основное ее историческое значение в том, что она явилась основоположником советской дифференциальной психофизиологии. Рассмотрение же ее роли в контексте мировой науки свидетельствует о том, что эта школа, тесно сотрудничая с зарубежны-*

ми учеными, выступила идейным центром кристаллизации знаний о природных предпосылках, лежащих в основе человеческой индивидуальности» (Умрихин, 1987, с. 196; курсив автора). Им показано также, что хотя при формировании исследовательской программы и ее реализации основное внимание главы школы было сосредоточено на физиологическом аспекте разработки типологической теории, в общей логике творчества Б.М. Теплова важное место занимала созданная им концепция способностей и их задатков (там же).

И действительно, еще в 1957 г. Б.М. Теплов выдвинул следующую гипотезу: «Типологические свойства нервной системы входят в состав природных основ развития способностей, в состав так называемых “задатков”. Вероятно, они даже занимают важнейшее место в структуре этих природных предпосылок способностей» (Теплов, 1957, с. 127). Это положение, подтвержденное им позднее (Теплов, 1961), стало для тепловцев *программным*.

Здесь необходимо обсудить важнейшую проблему дифференциальной психофизиологии: ЧТО она использует в качестве природных предпосылок индивидуальных различий? Имеются в виду уточняющие воззрения психогенетиков.

Одним из существенных «слагаемых» дифференциальной психофизиологии признана дифференциальная психология. Это развитая научная дисциплина, возникшая в конце XIX—начале XX в. (см.: Анастази, 2001). В связи с универсальностью индивидуальных различий в дифференциальной психологии систематизирован огромный конкретный материал. Особое внимание уделяется проблемам способностей и одаренности. Они преимущественно изучаются с помощью тестов как основного инструмента их измерения. Из природных предпосылок главный акцент сделан на анализе *наследственного* фактора. Последний чаще всего исследуется в парадигме «генотип-средовое взаимодействие». При таком подходе генетический фактор не является индивидуальным, а выступает в определенной мере как обобщенный. Это обстоятельство критически проанализировано М.С. Егоровой.

«Любая психологическая черта, имеющая нормальное распределение, однозначно описывается двумя статистиками — средним показателем и дисперсией. Данные генетики поведения свидетельствуют только о второй из этих характеристик. Они говорят о том, какая часть дисперсии определяется генотипом, а какая — средой» (Егорова, 1995, с. 87). Иначе говоря, имеет место смешение дисперсий и абсолютных величин. На уровне предмета исследования также происходит путаница: «...в генетике поведения в качестве единицы анализа рассматривается популяция» (там же, с. 120), а в дифференциальной психологии — индивид (или группа). Таким образом, «... данные генетики поведения уполномочивают говорить не о генетической обусловленности характеристики (ее абсолютной величины, ее средней в некоторой группе), а

только о природе ее вариативности, т.е. о причинах ее популяционного разброса» (там же, с. 88).

Поэтому считать, что в качестве природных предпосылок индивидуальных различий можно непосредственно рассматривать наследственные факторы, неправомерно.

С.Л. Рубинштейн и Б.М. Теплов для определения индивидуальной специфики задатков употребляли термин «врожденные задатки». Они полагали, что к таковым могут относиться типологические свойства нервной системы, показатели которых выражаются в абсолютных величинах, к тому же часто имеющих нормальное распределение.

3. Проблема «расщепления» и безусловнорефлекторные свойства

Современная условнорефлекторная теория И.П. Павлова развивается на базе *нейрофизиологии*. Это относится и к ее важнейшей ветви — типологической концепции. Как результат интенсивной экспериментальной работы сотрудников школы Б.М. Теплова по изучению типологических свойств нервной системы человека возникла проблема их «расщепления». Так, используя ЭЭГ-метод безусловно- и условнорефлекторной депрессии альфа-ритма, В.Д. Небылицын (1963) выделил единый фактор уравновешенности. В него вошли референтные условнорефлекторные показатели уравновешенности, а также характеристики ориентировочного рефлекса, особенно первой реакции на новизну, и три фоновых показателя ЭЭГ — альфа-индекс, амплитуда и частота альфа-ритма. Позднее частота альфа-ритма и его суммарная энергия выступили в качестве надежных параметров *свойства активированности*.

Разделение проявилось и при анализе данных, относящихся к подвижности (Борисова и др., 1963). Здесь вместо предполагавшегося единым свойства подвижности, определявшегося с помощью переделки знаков условных раздражителей, выявилась группа не коррелирующих с индикаторами подвижности показателей скорости возникновения и прекращения нервного процесса, не требовавших в своей диагностике обращения к условнорефлекторным методам. При факторном анализе общей матрицы интеркорреляций две данные группы показателей вошли в разные факторы. Именно эта работа привела Б.М. Теплова к постановке проблемы «расщепления» типологических свойств, в частности, подвижности — на подвижность и лабильность.

Соответственно мы выделили *безусловнорефлекторные свойства* (табл. 1), которые в отличие от условнорефлекторных могут с большим основанием считаться врожденными. Разделение безусловно- и условнорефлекторных реакций не означает их противопоставления. Его необходимость связана со сложностью изучения на человеке условнорефлекторных эффектов по изменениям ЭЭГ.

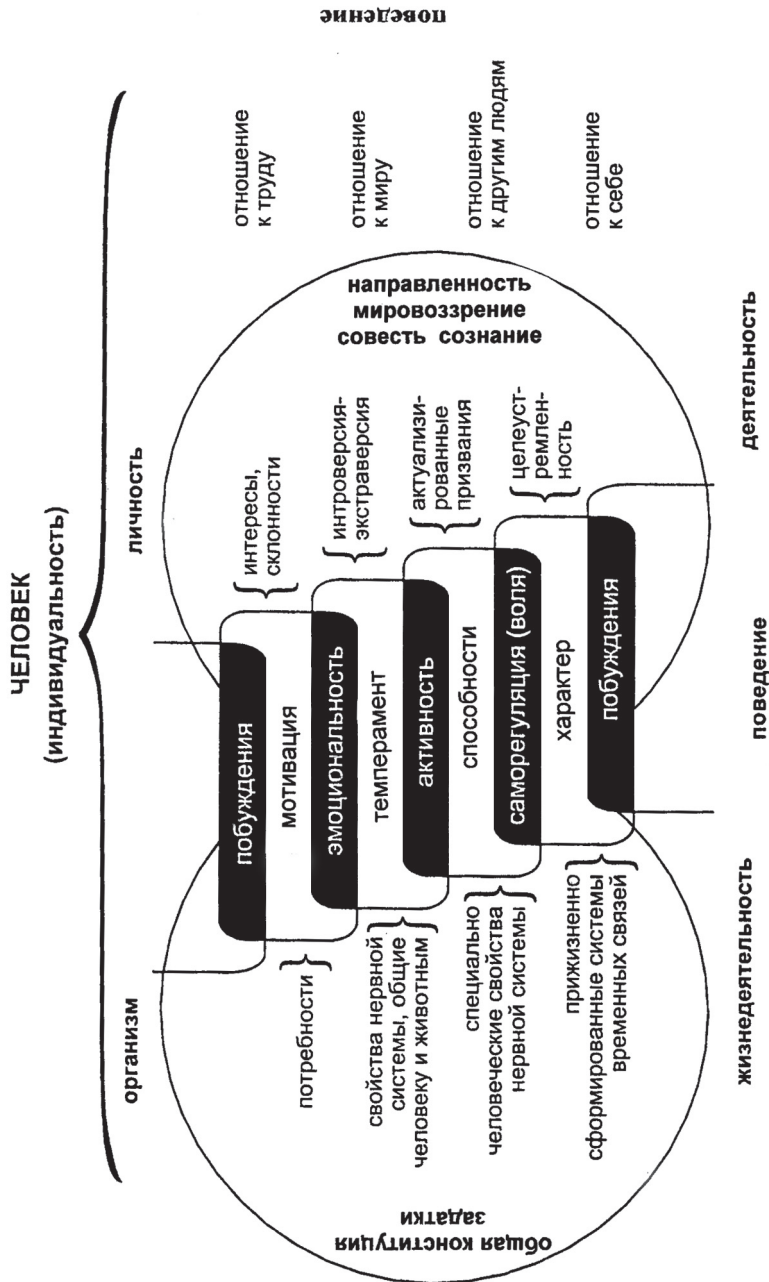


Рис. 1. Структуры индивидуальности и личности: соотношение природного и социального факторов в различных подструктурах и системообразующих признаках (Голубева, 2005)

Схема расщепления типологических свойств нервной системы на безусловно- и условнорефлекторные (Голубева, 1980)

СИЛА	
Сила безусловного возбуждения и торможения	Сила условного возбуждения и торможения
УРАВНОВЕШЕННОСТЬ	
Уравновешенность безусловного возбуждения и торможения (свойство активированности)	Уравновешенность условного возбуждения и торможения (баланс по динамичности)
ПОДВИЖНОСТЬ	
Подвижность безусловного возбуждения и торможения (лабильность)	Подвижность условного возбуждения и торможения

Примечание. Развернутые определения безусловнорефлекторных свойств см. в разделе 5.

4. Активность и саморегуляция — единая первооснова способностей

В дифференциальной психологии и в психофизиологии универсальными условиями становления способностей к самым разным видам деятельности являются *активность* и *саморегуляция* (Лейтес, 1972). Для них также имеют значение типологические свойства нервной системы. Психическая активность зависит от силы, лабильности, уравновешенности основных нервных процессов и от способности к активации (Лейтес, 2008). Различия же в саморегуляции в большей мере обуславливаются устойчивыми особенностями соотношения сигнальных систем, т.е. специально человеческими типами (Лейтес, 1972).

Поиск места способностей при понимании человека как целостной системы и их соотношения с другими индивидуально-психологическими особенностями привели к необходимости создания такой структуры личности и индивидуальности, которая учитывала бы биосоциальную природу человека и позволяла бы измерять ее проявления (Голубева, 2005). Она неоднократно обсуждалась с привлечением идей других авторов. На рис. 1 представлен последний вариант этой структуры. **Подструктуры** индивидуальности и личности — *мотивация, темперамент, способности, характер*. Они объединены **структурообразующими признаками**. В нашей схеме это *эмоциональность, активность, саморегуляция, побуждения*. Каждый из них, обладая скрепляющей функцией, представлен дважды. Обнаруженная общность в соседних подструктурах определяет последовательность размещения подструктур, соединяя их в единое целое. Активность — один из четырех структурообразующих признаков, связывающих темперамент и способности в нашей структуре. Саморегуляция же объединяет способности с характером.

5. Вклад школы Е.Н. Соколова в изучение индивидуальных различий и индивидуальности

Фундаментальные исследования, проведенные на человеке в школе Е.Н. Соколова, способствовали раскрытию физиологических механизмов, относящихся к содержанию понятий «активность» и «саморегуляция», возникших и утвердившихся в школе Б.М. Теплова. Эти механизмы были конкретизированы при исследовании функциональных состояний, уровней бодрствования и ориентировочного рефлекса (Соколов, 1958, 2003). Самый общий из них — *реакция активации*. Термин введен после открытия Дж. Морuzzi и Г. Мэгун в 1949 г. неспецифической ретикулярной системы (Мэгун, 1960). Первоначально подчеркивалась активирующая функция ретикулярной формации, но позднее было установлено, что на разных ее уровнях имеются активирующие и инактивирующие системы — «критические образования», от которых зависят структуры, определяющие функциональные состояния (Соколов, 1975).

В 1960-х гг. среди наиболее информативных и тонких индикаторов функциональных состояний, уровней бодрствования и ориентировочного рефлекса оказалась на макроуровне реакция перестройки биотоков мозга (навязывания) на мелькающие световые раздражители. Она исследована Н.Н. Даниловой (1961, 1985).

ЭЭГ, а также КГР и ЭМГ регистрировались на полиграфе фирмы «Альвар» с анализатором Уолтера (фирма «Эдисван»). Последний позволял выделить 24 частоты в зонах тета-, альфа-, бета- ритмов и их гармонические составляющие (6—30 Гц). Установлено, что при переходе от бодрствования ко сну происходит сдвиг в сторону торможения, что выражается в изменении гармонического состава реакции навязывания, преобладании в ней низкочастотных составляющих над высокочастотными. При возбуждении — наоборот. Угашение ориентировочного рефлекса при многократном применении мелькающего света приводило к подобным же изменениям. При действии звукового экстрадраждителя, усиливавшего ориентировочный рефлекс, имела место противоположная трансформация гармонического состава реакции перестройки (Данилова, 1961).

У испытуемых из разных выборок Н.Н. Данилова наблюдала индивидуальные различия и выявила четыре группы, в которых определенному типу реакции навязывания соответствует тот или иной тип спектра фоновой ЭЭГ, однако эти различия не были соотнесены со свойствами нервной системы. В исследованиях, проведенных в русле общей психофизиологии, *не* стояла задача определения типологических свойств. Но эти работы явились фундаментом и источником создания конкретных методик для изучения данных свойств.

Здесь требовались специальные экспериментальные и статистические обоснования для преобразования тех или иных показателей в

соответствующие типологические методики. Это касается эффекта навязывания, индивидуальных особенностей фоновой ритмики, вызванных потенциалов, ЭМГ и КГР. Их регистрация осуществлялась главным образом на комплексе приборов японской фирмы «San'ei». Данные параметры были сопоставлены с основными *небиоэлектрическими* характеристиками свойств нервной системы, что позволило включить данную реакцию и ее гармонические составляющие в надежные безусловнорефлекторные способы диагностики этих свойств. Приводим развернутые определения этих свойств.

Свойство силы-слабости как способности нервной системы выдерживать длительное или концентрированное возбуждение, не приходя в состояние запредельного торможения, определяется с помощью индивидуально устойчивых индексов реакции перестройки на низкие частоты (4—6 Гц) и суммарной энергии дельта- и тета-ритма в состоянии спокойного бодрствования. Они больше у слабых. Наличие у слабых большей выраженности медленных составляющих в спонтанной и вызванной ритмике позволяет сделать вывод, что у обладателей более слабой нервной системы ниже порог включения отрицательных тормозных связей. Это подтверждает на ЭЭГ-уровне изучения свойств нервной системы правомерность отнесения И.П. Павловым обладателей сильной нервной системы к «специалистам возбуждения», а обладателей слабой нервной системы — к «специалистам торможения», если иметь в виду безусловное возбуждение и торможение.

Свойство лабильности-инерности, характеризующееся скоростью возникновения, протекания и прекращения нервных процессов, выявляется с помощью индексов реакции перестройки на сравнительно высокие частоты (18, 20, 25, 30 Гц), а также индексов спонтанной ритмики — суммарной энергии бета-1- и бета-2-ритмов в состоянии спокойного бодрствования, асимметрии единичных волн ЭЭГ и скорости восстановления альфа-ритма после действия световых раздражителей.

Свойство уравновешенности (активированности) характеризуется индивидуальным уровнем реакции активации-инактивации, отражающим безусловнорефлекторный баланс процессов возбуждения и торможения. Показателями этого свойства являются характеристики альфа-комплекса: у более возбудимых суммарная энергия альфа-ритма меньше, а его частота больше. ЭЭГ-индикаторы уравновешенности — также суммарная энергия тета-ритма и его частота, они больше у лиц с преобладанием торможения. К реактивным индикаторам уравновешенности принадлежат высокие гармоники (удвоение и утроение ритма) при действии частот тета-диапазона. Вторая гармоника у взрослых и вторая и третья гармоники у подростков — ЭЭГ-индикаторы уравновешенности, детерминированные действием ритмических световых раздражителей и закономерным образом связанные с характеристиками альфа-комплекса. Эти показатели больше у лиц с преобладанием возбуждения.

Активированность — такое свойство нервной системы, в структуре которого по сравнению с другими свойствами особое место занимает ориентировочный рефлекс. Безусловными реактивными индикаторами активированности являются характеристики неспецифического вызванного вертекс-потенциала и гармоники, одновременно выступающие в качестве ЭЭГ-компонентов ори-

ентировочного рефлекса. Лица с преобладанием возбуждения характеризуются более медленным его угашением.

Как явствует из определений безусловнорефлекторных типологических свойств, многие конкретные методики их диагностики непосредственно связаны с упомянутыми выше исследованиями школы Е.Н. Соколова.

Дальнейшие работы в области дифференциальной психофизиологии принесли многочисленные доказательства роли этих свойств в их электрофизиологическом варианте как задатков темперамента, общих и специальных способностей, характера и склонностей (см.: Голубева, 2005).

6. Соотношение активности и успешности учебной и познавательной деятельности с типологическими свойствами нервной системы

Здесь представлена часть этих соотношений, объединенных в три группы: **А.** Психическая активность и саморегуляция и их природные предпосылки. **Б.** Сопоставление ориентировочного рефлекса и ориентировочно-исследовательской деятельности с некоторыми характеристиками индивидуальности. **В.** Соотношение успешности учебной, мнемической и интеллектуальной деятельности с типологическими свойствами нервной системы.

А. Значение свойства активированности в проявлениях психической активности исследовано Б.Р. Кадыровым (1990) на 100 старшеклассниках. Пять лабораторных методик определения активности были направлены на то, чтобы охватить эти проявления с разных сторон: от простейших форм («реакция на новизну» или на привычный темп движений, фиксируемый в ЭМГ) до напряженной психической деятельности в условиях дефицита времени (сравнение сложных фигур — «сличение»). Использовались также нелабораторные методики — анкеты для учащихся и классного руководителя, позволявшие оценить устойчивость активности, работоспособность и внеучебную активность. Для диагностики свойства активированности был взят суммарный показатель — выраженность второй гармоники при навязывании 6 Гц и частота альфа-ритма. Из 36 учащихся одного класса массовой школы выделены три группы по 12 человек — высокоактивированные, среднеактивированные и низкоактивированные. По абсолютному большинству показателей, извлекаемых из экспериментальных методик, психическая активность оказалась наибольшей в группе высокоактивированных. Это говорит о положительном влиянии выраженной активированности как энергетической базы психической активности на эффективность деятельности, в том числе учебной.

Кроме линейных зависимостей между показателями активности и свойством активированности в этих же трех группах обнаружены

зависимости нелинейные. Они чаще относятся (в отличие от показателей, полученных при тестировании) к характеристикам поведения, извлеченным из анкетных данных. По этим показателям группа низкоактивированных ближе к высокоактивированным, чем к среднеактивированным. Низкоактивированные испытуемые обладают выраженной инактивированностью нервной системы. Ее «полюс» — благоприятная основа саморегуляции, которая может проявляться в большей организованности, ответственности, сознательности (Лейтес и др., 1980).

Таблица 2

Распределение показателей склонностей в двух крайних группах по активированности правого полушария мозга (Кадыров, 1990)

Группы испытуемых	Природа	Техника	Знаковая система	Человек	Художественный образ	Широта активности
Высокоактивированные	19.97	15.94	18.52	23.48	23.51	20.18
Низкоактивированные	14.29	19.12	15.43	16.10	15.29	15.78
t	2.428	1.125	1.481	3.006	3.562	2.732
p	<0.05	—	—	<0.01	<0.01	<0.01

Свойство активированности-инактивированности проявилось при изучении склонностей подростков (Кадыров, 1990). Последние определялись с помощью двух методик Е.А. Климова и карты интересов А.Е. Голомштока. Результаты представлены в табл. 2. Видно, что высокоактивированные подростки имеют выраженное тяготение к видам деятельности в сферах «природа», «человек», «художественный образ». Низкоактивированные подростки предпочитают сферу «техника». На других выборках это различие статистически значимо. Графа «широта активности» представляет собой суммарный балл при определении склонностей по трем методикам, отражая любознательность испытуемых. Таким образом, снова подтверждено в общем плане значение «полюса» активированности в становлении психической активности.

Б. В данном разделе представлены результаты исследования И.В. Тихомировой, изучавшей на 100 испытуемых индивидуально-типологические различия ориентировочного рефлекса в соотношении с некоторыми характеристиками индивидуальности (Тихомирова, 1988, 1989, 1997). В качестве индикаторов ориентировочного рефлекса в работах разных лет использованы амплитуда КГР (регистрируемая со средних фаланг среднего и указательного пальцев обеих рук по способу Тарханова), суммарная энергия и частота в полосе альфа-ритма, вторая

гармоника при навязывании 6 Гц, преобладание энергии быстрых ритмов над медленными. Из характеристик индивидуальности приведены данные по соотношению показателей ориентировочного рефлекса со специально человеческими типами ВНД, личностными особенностями, музыкальными способностями.

Таблица 3

Статистическая оценка различий между средними показателями факторов личности (по опроснику Кеттела) у групп с разными типами ориентировочной активности (Тихомирова, 1988)

Группы с разными типами ориентировочной активности	Факторы Кеттела				
	А	Е	Г	Н	Экстраверсия
Группа с типом 1 (n=15)	5.1	4.8	5.1	4.4	4.4
Группа с типом 2 (n=14)	6.4	6.8	3.1	6.7	6.9
Разность средних	1.3	2.0	2.0	2.3	2.5
t	1.74	2.28	2.50	3.03	3.13
p	0.05	0.025	0.025	0.005	0.005

Установлено, что реакция на первый стимул («новизну») и характер угашения ориентировочного рефлекса образуют несколько типов ориентировочно-исследовательской активности. Здесь взяты два типа: большая реакция на первый стимул, быстрое угашение и малая реакция на первый стимул, медленное угашение. Сопоставление двух типов ориентировочной активности с личностными особенностями представлено в табл. 3. Видно, что для лиц с первым типом ориентировки (более выраженной реакцией на первый стимул и ее быстрым угашением) характерны высокие значения фактора Кеттела G, т.е. большая ответственность, обязательность и в целом — большая интровертированность. Для лиц со вторым типом ориентировки (менее выраженной реакцией на первый стимул и ее медленным угашением) характерно преобладание положительных значений в факторах: А+ (общительность), Е+ (уверенность), Н+ (стрессоустойчивость) и в целом — большая экстравертированность. Первая группа представлена преимущественно «мыслителями», вторая — «художниками», определяемыми измерительными методами, в том числе референтной методикой М.Н. Борисовой (1956). Обращение к типам способностей показало, что представители первого типа тяготеют к познавательной деятельности и относительно независимы от социальной среды; представители второго типа — к коммуникативным видам деятельности и большей зависимости от социальной среды.

Характеристики ориентировочной активности оказались связанными с музыкальными способностями: у студентов-музыкантов большие

исходные значения свойства активированности сочетаются с более высокими оценками по всем музыкальным дисциплинам (табл. 4).

Таблица 4

Показатели активированности в группах студенток, наиболее и наименее успевающих по музыкальным дисциплинам (Тихомирова, 1989)

Показатели активированности	Полушарие	Музыкальные дисциплины			
		исполнительское мастерство	соль-феджио	дирижирование	гармония
Частота альфа-ритма	Левое	—	xx	—	—
	Правое	x	xx	xx	xxx
Преобладание энергий быстрых ритмов над медленными	Левое	—	—	xx	—
Индекс второй гармоники при навязывании 6 Гц (т.е. 12 Гц)	Левое	xxx	—	—	—
	Правое	xxx	xx	—	—
Величина, обратная коэффициенту угашения КГР на звук (т.е. неугашение)	Правая рука	—	xx	—	xx

Примечание. Использован непараметрический критерий Вилкоксона—Манна—Уитни.

В. В первой же работе с использованием ЭЭГ-диагностики типологических свойств было установлено, что все свойства коррелируют с успешностью учения (Голубева и др., 1974). Особое внимание следует обратить на большую успешность обладателей слабой нервной системы. Это совершенно новый факт, обнаруженный как в экспериментальных, так и массовых школах. Для того чтобы понять значение этих соотношений, обратимся к вопросу о том, что нового внесли ЭЭГ-показатели в понимание природы типологических свойств.

На рис. 2, а, б представлена реакция навязывания у испытуемых с сильной (а) и слабой (б) нервной системой. Даже если бы не было отметки раздражителя (5 Гц), только на ЭЭГ обладателя слабой нервной системы (рис. 2, б) можно было по яркой картине реакции перестройки узнать, какая частота мелькающего света на него воздействовала. Ничего подобного не наблюдается на ЭЭГ обладателя сильной нервной системы (рис. 2, а), более автономной, не отражающей важного качества подаваемого раздражителя — его частоты.

Возвращаясь к закону Б.М. Теплова об обратном соотношении силы и чувствительности, следует подчеркнуть, что навязывание низких частот стимуляции в зоне тета-ритма (на рис. 2, б 5 Гц) подтвердило этот закон. Еще более важно, что понятие реактивности уточнилось. В него вошло такое важное качество, как частота раздражителя.

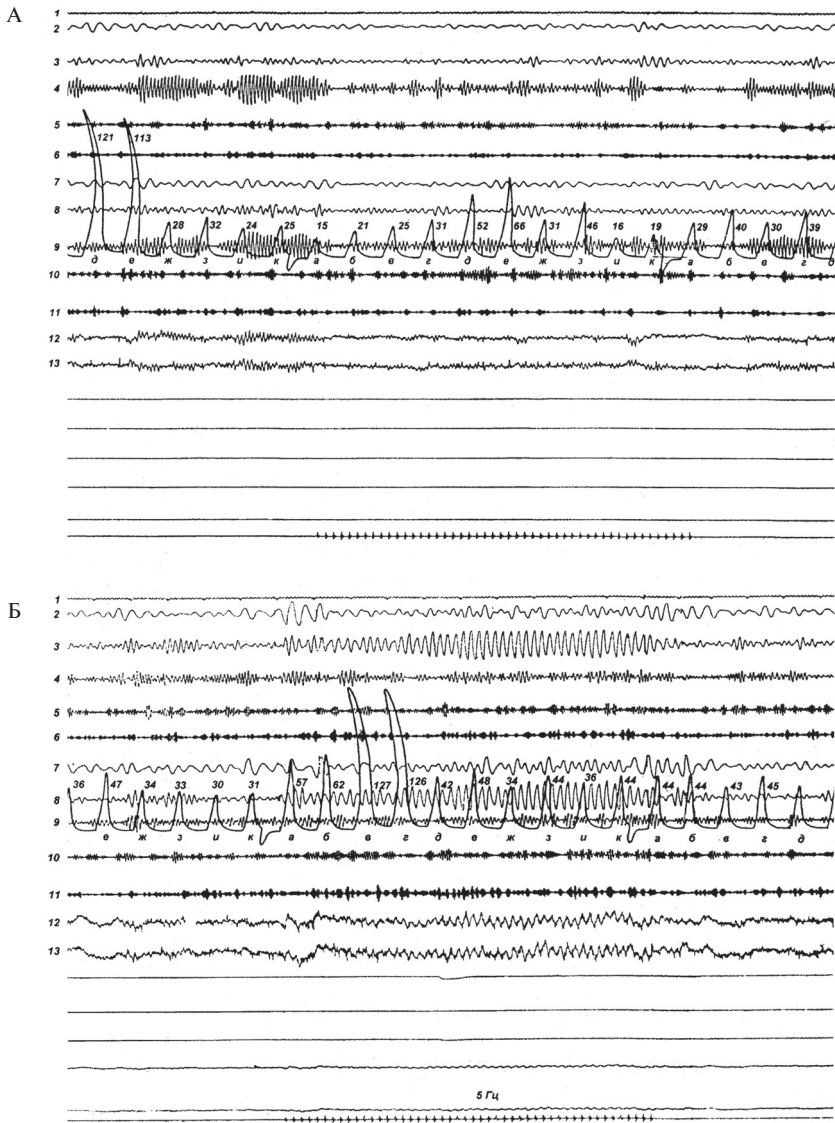


Рис. 2. Примеры выраженности плохой (А, сильная нервная система) и хорошей (Б, слабая нервная система) реакции навязывания (усвоения). Обозначения: 1 — отметка времени, 1 с; 2—6 — выделенные анализатором частоты для правого полушария; 2 — дельта-, 3 — тета-, 4 — альфа-, 5 — бета-1-, 6 — бета-2-ритмы; 7—11 — выделенные в том же порядке частоты для левого полушария; 12, 13 — ЭЭГ правого и левого полушарий, височно-затылочные отведения; перо интегратора (пики а и б — дельта-, в, г — тета-, д, е — альфа-, ж, з — бета-1-, и, к — бета-2-ритмы), цифры — отклонения пера интегратора, мм; отметка ритмического светового раздражителя 5 Гц. Видны на 3 и 8, 12 и 13 каналах отсутствие (А) и наличие (Б) реакции навязывания

Результаты, полученные в типологии, подтвердили значение и другого свойства — активированности. Фактором успешности обучения может быть память, которую И.М. Сеченов считал одним из основных условий психической жизни.

Таблица 5

Соотношение показателей продуктивности памяти разных уровней с выраженностью свойства активированности (Изюмова, 1995)

Уровни памяти	Влияние свойства активированности на память	
	лобное отведение	затылочное отведение
1. «Следовой уровень»	—	—
2. Уровень «единичных признаков» а) произвольное запоминание цвета б) произвольное запоминание цвета, происходящее в сложной деятельности	Активированные ($p < 0.1$) Активированные ($p < 0.05$)	Активированные ($p < 0.05$) Активированные ($p < 0.02$)
3. «Образный» уровень Показатели детального воспроизведения Показатели преобладания более детального запоминания над более обобщенным Показатели обобщенного воспроизведения	Активированные ($p < 0.1$) — —	Активированные ($p < 0.05$) — —
4. Уровень «классификаций» (суммарный ранг) невербальные субтесты вербальные субтесты	Активированные ($p < 0.1$) Активированные ($p < 0.1$) —	Активированные ($p < 0.1$) Активированные ($p < 0.05$) —
5. Уровень «алгоритмический» (суммарный ранг) невербальные субтесты вербальные субтесты	— Активированные ($p < 0.1$) —	— Активированные ($p < 0.1$) —

Данные о мнемических способностях и их задатках обобщены в монографии С.А. Изюмовой (1995). Приведем фрагмент из ее результатов о соотношении показателей продуктивности памяти разных уровней и интеллекта (табл. 5). Свойство активированности определялось в лобном и затылочном отведениях по суммарной энергии альфа-ритма и его частоте, а также альфа-индексу. В этой словесной таблице слева обозначены самые разнообразные тесты, использованные для диагностики индивидуальной выраженности памяти и интеллекта.

Обращает на себя внимание «глобальное», «генеральное», по словам автора, значение свойства активированности в продуктивности разных видов памяти.

Таблица 6

Корреляции показателей невербального, вербального и общего интеллекта, успеваемости и общих свойств нервной системы (Голубева и др., 1991) n = 30

Успеваемость и интеллект	Общие свойства						
	сила		лабильность			активированность	
	1	2	3	4	5	6	7
Русский язык	30	07	54*	28	39**	61**	41*
Литература	12	04	27	22	10	35	35
История	25	27	19	13	02	39*	38*
Иностранный язык	23	26	37	41*	01	58**	29
География	22	01	37	18	23	40*	24
Физика	43*	21	22	19	-01	27	23
Алгебра	19	15	24	17	10	41*	30
Геометрия	06	15	12	14	20	40*	52**
Химия	15	12	40*	38*	20	15	27*
Зоология	29	41*	28	44**	18	39*	45**
ГЦ	15	14	33	24	15	52**	40*
ЕЦ	15	15	17	16	04	35	37*
Общая успеваемость	16	17	23	15	14	48**	36*
Черчение	43*	45**	34	46**	15	50**	52**
Музыка	23	37*	01	-02	40*	18	29
Физкультура	-02	15	01	-02	10	10	03
Труд	11	33	15	22	41*	28	25
Невербальный интеллект	33	40*	41*	45**	-07	22	14
Вербальный интеллект	34	48**	05	09	08	48**	22
Общий интеллект	43*	33	22	12	08	32	06

Обозначения показателей общих свойств: 1. Навязывание 5 Гц, левое полушарие; 2. Навязывание 5 Гц, правое полушарие; 3. Навязывание 18 Гц, левое полушарие; 4. Навязывание 18 Гц, правое полушарие; 5. Критическая частота слияния звуковых шелчков (КЧЗ); 6. Частота альфа-ритма, левое полушарие; 7. Частота альфа-ритма, правое полушарие.

В табл. 6 конкретизированы данные о соотношении безусловнорефлекторных свойств с показателями интеллекта, а также с успеваемостью по отдельным предметам, по гуманитарному циклу (ГЦ), естественному циклу (ЕЦ) и общей успеваемостью. Видно, что имеется 8 положительных корреляций показателей интеллекта и учебных оценок с навязыванием 5 Гц. Поскольку навязывание 5 Гц — показатель слабости, чувствительности нервной системы, обращает на себя внимание следующее. С тремя суммарными оценками успеваемости (общая, ГЦ и

ЕЦ) не только значимых, но и приближающихся к ним коэффициентов нет. А с выполнением теста Векслера, напротив, имеются три значимые корреляции (они выделены): с невербальным, вербальным и общим интеллектом (столбцы 1 и 2).

Наибольшее число значимых корреляций — со свойством активированности (19) и их распределение другое (они также выделены). С суммарными оценками успеваемости (особенно общей) имеются значимые связи (столбцы 6 и 7), а с тестом Векслера — только одна корреляция с вербальным интеллектом (столбец 6). Судя по данным табл. 6, обладатели слабой нервной системы имеют преимущество в интеллектуальной деятельности, а более активированные — в учебной.

В наших данных по ЭЭГ особенно выделились блоки тета- и альфа-ритма. В общей психофизиологии и интегративной нейрофизиологии получены новые факты о природе этих ритмов. Была установлена особая роль тета-ритма (4—7 Гц) в замыкательной ассоциативной деятельности (Ливанов, 1972). Тета-ритм — важнейший «строительный блок» в сигнальной функции нервной системы. Он связан с избирательным вниманием и ожиданием стимула. Усиление тета-колебаний имеет место во всех когнитивных состояниях, относящихся к ассоциациям (Basar, 1999). Альфа-колебания имеют непосредственную связь с сенсорными функциями, будучи универсальным кодом, который является информационным сигналом между различными, в том числе удаленными друг от друга, структурами мозга (там же).

Кристин Ларсон с коллегами (Larson et al., 1998) сделали открытие. Они на человеке впервые получили прямые доказательства связи процессов активации мозга с метаболической активностью — скоростью обмена глюкозы в таламусе, считающемся основным подкорковым пейсмейкером альфа-активности. Частота альфа-ритма положительно связана с этой скоростью. Возможно, это объясняет на уровне типологии особое значение свойства активированности, диагностируемое по показателям альфа-комплекса. Недаром Е.Н. Соколов подчеркивал особую роль этого свойства как входящего в задатки способностей и других личностных образований.

7. Функциональные состояния и понятие «эффективность»

При изучении функциональных состояний методами общей психофизиологии было проведено экспериментальное исследование, представляющее большой интерес и в контексте проблемы взаимовлияния школ Е.Н. Соколова и Б.М. Теплова. Оно выполнено на кролике и относится к изучению нейронных механизмов функционального состояния бодрствования (Соколов, Данилова, 1975). Уровень последнего определяется по сопоставлению средней частоты спайковых разрядов специфических и неспецифических нейронов таламуса. В общем виде полученные зависимости представлены на рис. 3.

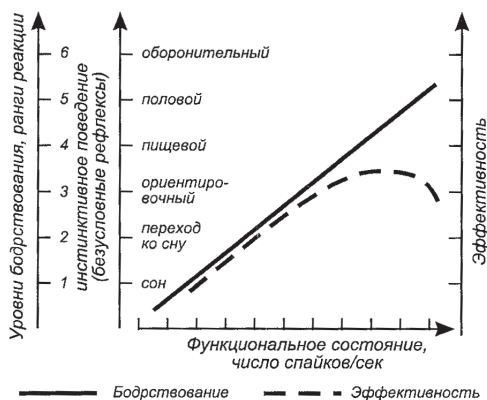


Рис. 3. Схема, представляющая зависимость между функциональным состоянием, уровнем бодрствования, инстинктивным поведением (безусловными рефлексами) и эффективностью исполнения задания. Виден линейный характер зависимости между частотой разрядов нейрона и уровнем бодрствования или неспецифическим компонентом поведения разного типа и нарушение линейной зависимости для общей эффективности. Эмоции на этой схеме не представлены, они размещены вдоль всей оси уровней бодрствования (Соколов, Данилова, 1975, с. 136)

Имеет место соответствие числа спайковых разрядов нейронов в сек. (*ось абсцисс*) и рангами уровней бодрствования, которые относятся к формам инстинктивного поведения — безусловным рефлексам (*ось ординат слева*). Линейная зависимость нарушается для общей эффективности. Здесь она оценивается результативностью условнорефлекторной деятельности (*ось ординат справа*). Этот факт объясняется авторами включением другой системы нейронов, обеспечивающих переключение сенсорной информации на исполнительные механизмы.

Казалось бы, весьма общее содержание понятия «эффективность» позволяет включить в него и результативность различных видов деятельности человека. Однако здесь требуется оговорка. У человека имеется многообразие этих видов и наличие в общем континууме уровней бодрствования качественно различных функциональных состояний, обусловленных выполнением конкретных заданий.

В дифференциальной психофизиологии это было установлено В.И. Рождественской (1980) с сотрудниками, исследовавшими работоспособность при состояниях монотонии, утомления, пресыщения. Они моделировались в многочасовых лабораторных опытах с помощью выполнения различных заданий — напряженных, однообразных, совершаемых в быстром и медленном темпах и т.д. Введение субъективной дробной шкалы давало возможность оценить динамику состояния, а формализованные оценки успешности позволяли сравнивать разные виды работы. В течение всего опыта регистрировалась ЭЭГ, а в отдельных экспериментах определялись показатели типологических свойств нервной системы.

Результаты говорят о том, что развитие состояний монотонии, утомления, пресыщения соотносится с успешностью выполнения заданий лицами с различной комбинацией типологических свойств нервной системы.

На рис. 4 приведены данные, позволяющие уточнить условия проявления линейных или U-образных зависимостей. Свойство активированности определялось по частоте альфа-ритма, сила-слабость нервной системы — по эффекту реакции навязывания на 5 Гц и коэффициенту «b» (закон силы, вычисляемый по латентным периодам двигательных реакций). Видно, что у испытуемых слабой группы наименьшее число ошибок было сделано лицами со средними значениями свойства активированности (пунктирная U-образная зависимость); у группы сильных эта зависимость линейная (сплошная линия).

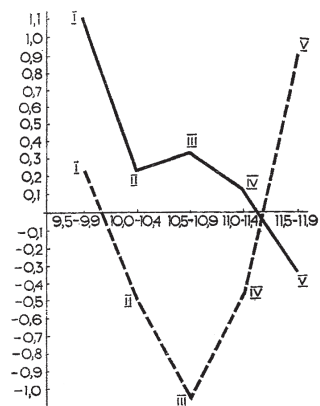


Рис. 4. Зависимость количества ошибок от исходного уровня активации у испытуемых, различающихся по силе нервной системы. Ось абсцисс — частота альфа-ритма, Гц. Ось ординат — количество ошибок в сигмальных оценках. Римскими цифрами обозначены подгруппы (Рождественская, 1980, с. 114)

Эти данные говорят о том, что в смешанных выборках без диагностики типологических свойств нервной системы наличие U-образной зависимости между переменными может вызвать вопрос: не обусловлена ли эта зависимость составом группы и появлением состояния монотонии, по-разному влияющего на работоспособность (эффективность) лиц со слабой и сильной нервной системой? Последние оказались особенно подвержены состоянию монотонии.

Нам представляется, что исследования, проведенные в дифференциальной психофизиологии на сравнительно больших выборках испытуемых, более или менее строгий учет выполнения заданий в лабораторных опытах и оценка их успешности у лиц с различной выраженностью типологических свойств и их принадлежностью к определенным группам, отчасти конкретизируют понятие «эффективность», когда речь идет о человеке.

* * *

Изучение индивидуальных различий входит в определения общей и дифференциальной психофизиологии, но при этом сохраняется весьма существенная специфика их анализа. Она отражена в разделе «Об определениях общей и дифференциальной психофизиологии» и сказывается на нетождественности определений. Существенно различие и предмета и основных задач этих дисциплин. В дальнейшем целесообразно более детально изучать и систематизировать не только их сходство, которое было подчеркнуто в этой статье, но и различия.

Общая психофизиология, представленная школой Е. Н. Соколова, при изучении функциональных состояний исследует интимные мозговые и физиологические механизмы той или иной функции, уделяя основное внимание ее динамике.

Дифференциальная психофизиология в поисках природных предпосылок индивидуальных различий выделяет устойчивые, мало изменяющиеся (во всяком случае, у взрослых) врожденные типологические свойства нервной системы. Они относятся, говоря словами Б. М. Теплова (1985), к фактору личности, фактору индивидуальности, который включен в проявления любого общего закона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аминев Г.А., Аминев Э.Г., Ван Чинь и др. Сила-слабость нервной системы: ключевые технологии диагностики и управления (психофизиологический закон Б. М. Теплова в естественном и экспериментальном режимах) // Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. «Развитие научного наследия Б. М. Теплова в отечественной и мировой науке (к 110-летию со дня рождения)» (Москва, ноябрь 2006 г.) М., 2006. С. 34—39.

Ананьев Б.Г. Воспоминания // Способности: К 100-летию со дня рождения Б. М. Теплова / Отв. ред. Э. А. Голубева. Дубна, 1997. С. 359—360.

Анастаси А. Дифференциальная психология, индивидуальные и групповые различия в поведении. М., 2001.

Борисова М.Н. Методика определения соотношения первой и второй сигнальных систем // Типологические особенности высшей нервной деятельности человека / Отв. ред. Б. М. Теплов. Т. I. М., 1956. С. 307—332.

Борисова М.Н., Гуревич К.М., Ермолаева-Томина Л.Б. и др. Материалы к сравнительному изучению различных показателей подвижности нервной системы человека // Типологические особенности высшей нервной деятельности человека. Т. III / Отв. ред. Б. М. Теплов. М., 1963. С. 180—201.

Голубева Э.А. Индивидуальные особенности памяти человека (психофизиологическое исследование). М., 1980.

Голубева Э.А. Способности. Личность. Индивидуальность. Дубна, 2005.

Голубева Э.А., Гусева Е.П. Борис Михайлович Теплов — дифференциальный психолог и психофизиолог // Б. М. Теплов. Труды по психофизиологии индивидуальных различий / Отв. ред. Э. А. Голубева и др. М., 2004. С. 415—429. (Серия «Памятники психологической мысли»)

Голубева Э.А., Гусева Е.П., Пасынкова А.В. и др. Биоэлектрические корреляты памяти и успеваемости у старших школьников // Вопр. психологии. 1974. № 5. С. 40—52.

Голубева Э.А., Изюмова С.А., Кабардов М.К. и др. Опыт комплексного исследования учащихся в связи с некоторыми проблемами дифференциации обучения // Вопр. психологии. 1991. № 2. С. 132—140.

Гусев А.Н., Черноризов А.М. Б. М. Теплов — исследователь проблем цветоведения // Теплов Б. М. Психология и психофизиология индивидуальных различий. Избранные психологические труды. М.; Воронеж, 1998. С. 16—23.

Гусева Е.П., Червяков А.Д. От составителей // Б. М. Теплов. Психологические исследования в области военно-маскировочного дела (1923—1927). М., 2006.

Данилова Н.Н. Реакция перестройки биотоков мозга и ориентировочный рефлекс: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1961.

Данилова Н.Н. Функциональные состояния: механизмы и диагностика. М., 1985.

- Данилова Н.Н.* Психофизиология. М., 1998.
- Егорова М.С.* Генетика поведения: психологический аспект. М., 1995.
- Исюмова С.А.* Природа мнемических способностей и дифференциация обучения. М., 1995.
- Ильин Е.П.* Дифференциальная психофизиология. 2-е изд. СПб., 2001.
- Кадыров Б.Р.* Склонности и их индивидуально- природные предпосылки (на материале подросткового возраста): Дис. ... докт. психол. наук. М., 1990.
- Лейтес Н.С.* На пути к изучению самых общих предпосылок способностей // Проблемы дифференциальной психофизиологии Т. VII / Отв. ред. В.Д. Небылицын. М., 1972. С. 223—231.
- Лейтес Н.С.* О динамической стороне психической активности // Лейтес Н.С. Возрастная одаренность и индивидуальные различия. Избр. труды. 3-е изд., испр. и доп. М.; Воронеж, 2008. С. 363—393.
- Лейтес Н.С., Голубева Э.А., Кадыров Б.Р.* Динамическая сторона психической активности и активированность мозга // Психофизиологические исследования интеллектуальной саморегуляции и активности / Под ред. В.М. Русалова, Э.А. Голубевой. М., 1980. С. 114—124.
- Ливанов М.Н.* Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972.
- Мэгун Г.* Бодрствующий мозг. М., 1960.
- Небылицын В.Д.* Электроэнцефалографическое изучение свойств силы нервной системы и уравновешенности нервных процессов у человека с применением факториального анализа // Типологические особенности высшей нервной деятельности человека. Т. III / Отв. ред. Б.М. Теплов. М., 1963. С. 47—80.
- Небылицын В.Д.* Б.М. Теплов как теоретик дифференциальной психофизиологии // Вопр. психологии. 1966. № 5. С. 19—29.
- Небылицын В.Д.* Предисловие редактора // Проблемы дифференциальной психофизиологии. Т. VI / Отв. ред. В.Д. Небылицын. М., 1969.
- Психофизиология: сборник программ / Отв. ред. Е.Н. Соколов, Л.К. Хлудова.* М., 2001.
- Рождественская В.И.* Оценка силы нервной системы человека по особенностям иррадиации и концентрации возбуждения в зрительном анализаторе // Методики оценки свойств высшей нервной деятельности / Отв. ред. В.Н. Черниговский. Л., 1971. С. 102—111.
- Рождественская В.И.* Индивидуальные различия работоспособности. М., 1980.
- Рубинштейн С.Л.* Проблемы общей психологии. М., 1973.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.
- Соколов Е.Н.* Введение // Функциональные состояния мозга / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Даниловой, Е.Д. Хомской. М., 1975.
- Соколов Е.Н.* Психофизиология. М., 1981.
- Соколов Е.Н.* Когнитивная психофизиология // Психология и музыкознание: проблемы восприятия, мышления, творчества (по материалам научно-практических конференций). Тула, 2001. С. 72—79.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.
- Соколов Е.Н.* Психофизиологические проблемы зрительной маскировки // Теплов Б.М. Труды по психофизиологии индивидуальных различий. М., 2004. С. 429—433.
- Соколов Е.Н., Данилова Н.Н.* Нейронные корреляты функциональных состояний мозга // Функциональные состояния мозга / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Даниловой, Е.Д. Хомской. М., 1975. С. 129—136.
- Теплов Б.М.* О понятиях слабости и инертности нервной системы // Вопр. психологии. 1955. № 6. С. 3—15.

Теплов Б.М. Об изучении типологических свойств нервной системы и их психологических проявлений // *Вопр. психологии.* 1957. № 5. С. 108—130.

Теплов Б.М. Проблемы индивидуальных различий. М., 1961.

Теплов Б.М. Новые данные по изучению свойств нервной системы человека // *Типологические особенности высшей нервной деятельности человека.* Т. III / *Отв. ред. Б.М. Теплов.* М., 1963. С. 3—46.

Теплов Б.М. Типологические свойства нервной системы и их значение для психологии // *Теплов Б.М. Избр. труды: В 2 т. Т. 2.* М., 1985. С. 169—189.

Теплов Б.М. Психологические исследования в области военно-маскировочного дела (1923—1927). М., 2006.

Теплова Я.А. Борис Михайлович Теплов — Человек и Ученый: вехи жизненного пути // *Психология музыкальных способностей / Сост. и отв. ред. Э.А. Голубева и др. (Серия «Памятники психологической мысли»)* М., 2003. С. 352—364.

Тихомирова И.В. Преобладающий тип ориентировочной активности и некоторые характеристики индивидуальности: Дис. ... канд. психол. наук. М., 1988.

Тихомирова И.В. Общие и специальные компоненты музыкальной одаренности // *Психолого-педагогические проблемы исследования индивидуальности в культуре и искусстве / Отв. ред. Л.Я. Дорфман.* Челябинск, 1989.

Тихомирова И.В. Типологический и димензиональный подходы в изучении ориентировочной активности // *Способности: К 100-летию со дня рождения Б.М. Теплова / Отв. ред. Э.А. Голубева.* Дубна, 1997. С. 219—230.

Умрихин В.В. Развитие советской школы дифференциальной психофизиологии. М., 1987.

Basar E. Brain function and oscillations. Vol. II: Integrative brain function. Neurophysiology and cognitive processes. Berlin; Heidelberg, 1999.

Larson C.L., Davidson R.J., Abercrombie H.C. et al. Relations between PET-derived measures of thalamic glucose metabolism and EEG alpha power // *Psychophysiology.* 1998. Vol. 35. P. 162—169.

Г. Г. Аракелов

РОЛЬ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТЫХ СИСТЕМ В СОЗДАНИИ Е.Н. СОКОЛОВЫМ МОДЕЛИ КОНЦЕПТУАЛЬНОЙ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДУГИ

В статье описывается вклад Е.Н. Соколова и членов его научной школы в понимание нейронных механизмов памяти, в развитие идеи о роли пейсмерного механизма в нейронной пластичности, в формирование концепции командных нейронов и их роли в организации поведения и познавательных процессов. Подчеркнут вклад Е.Н. Соколова и его последователей в создание модели концептуальной рефлексорной дуги.

Ключевые слова: простые нервные системы, пейсмерные нейроны, привыкание.

The work presented is devoted to the contribution of E.N. Sokolov and the members of his scientific school into understanding of the neuronal mechanisms of memory formation, in developing of ideas on pacemaker activity participation into neuronal plasticity, to formation of the command neuron conception into behavior and cognitive processes. The contribution of the Sokolov's collaborators and his followers into developing him "conceptual reflex arc" was emphasized in the review presented.

Key words: simple nervous systems, pacemaker neurons, habituation.

В этой статье мы остановимся на том, почему Е.Н. Соколов от успешного исследования ориентировочного рефлекса и нейронных механизмов на людях и высших животных перешел (непонятно зачем, как считают некоторые) к изучению простых систем (Пейсмерный потенциал..., 1975; Соколов, 1969, 2003). Простыми системами принято называть некоторых беспозвоночных животных с относительно простым поведением и нервной системой (простая нервная система), состоящей из ограниченного количества нейронов, идентификация которых возможна из опыта в опыт. Исследование простых систем в значительной степени облегчило понимание того, как организована и функционирует ЦНС высших животных и человека, как она обеспечивает то или иное поведение. При этом Е.Н. Соколов одним из первых понял перспективность комплексного исследования нейронной организации конкретных форм поведения на примере изучения простых систем. Дальнейшие исследования показали, что возможность работы на одних и тех же визуально идентифицируемых нейронах позволяет лучше и глубже по-

Аракелов Геннадий Гургенович — докт. психол. наук, профессор кафедры психофизиологии ф-та психологии МГУ. *E-mail:* arakelov@mail.ru

нять принципы синаптической и нейронной организации поведения в гомологичных системах животных высокого эволюционного уровня. Вот здесь и кроется причина вполне осознанного обращения Е.Н. Соколова к простым системам. Но начнем по порядку.

Ранние работы Е.Н. Соколова (1958) по исследованию ориентировочного рефлекса привели к необходимости изучения его нейронных механизмов. Итогом этой серии исследований явилась разработка концепции «нервной модели стимула». Был предложен принцип возникновения «сигнала новизны», инициирующий возникновение ориентировочного рефлекса. В результате повторения индифферентного раздражения в памяти формируется его след — нервная модель. Если новый стимул не совпадает со сложившейся ранее «нервной моделью», то возникает сигнал рассогласования, который и запускает ориентировочный рефлекс (Соколов, 1958, 2003).

Ориентировочный рефлекс был описан как сложная многокомпонентная реакция активации, обеспечивающая непровольное внимание. Коллегами и учениками Е.Н. Соколова были исследованы реакции депрессии альфа-ритма, усвоения биопотенциалами мозга ритма световых мельканий, динамика сосудистых реакций, электромиограммы и порогов чувствительности при угасании и растормаживании ОР, а также в процессе выработки условного рефлекса.

Попытка понять нейронные механизмы формирования «нервной модели стимула» определила следующий шаг в исследовании Е.Н. Соколовым ориентировочного рефлекса. Возник вопрос: какие именно нейроны участвуют в таком «следообразовании», каков нейронный механизм угасания и растормаживания? Регистрация нейронной активности различных структур мозга кролика выявила два типа нейронов — с устойчивыми и изменяющимися реакциями. Нейроны с устойчивыми реакциями, не меняющимися от повторения стимулов, были обнаружены в верхнем двухолмии, латеральном коленчатом теле и зрительной коре кролика. В зрительной коре были найдены нейроны, избирательно реагирующие на определенное значение интенсивности света. Частота спайковых разрядов этих нейронов в зависимости от интенсивности света менялась по колоколообразной кривой с максимумом, соответствующим определенной интенсивности. Нейроны с изменяющимися реакциями, которые обнаружили динамику, сходную с ориентировочным рефлексом, были открыты в гиппокампе и получили название нейронов новизны. Максимуму реакции детекторов интенсивности на определенный стимул соответствовал максимум ответа нейронов гиппокампа. Однако нейроны гиппокампа отличались пластичностью, формируя минимальный ответ на интенсивность стимула, который повторялся в опыте. На основе сопоставления устойчивых реакций нейронов зрительной коры с пластичными перестройками у нейронов гиппокампа был сделан вывод:

детекторы коры представлены на нейронах гиппокампа пластичными синапсами, уменьшающими вес при повторной активации соответствующего детектора. В результате формирование «нервной модели стимула» предстало как образование матрицы пластических синапсов, образованных детекторами на гиппокампальном нейроне. Работы этого периода нашли отражение в сборниках научных трудов «Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса» (1970), «Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии» (1974). Однако исследования на мозге позвоночных животных не позволяли глубже проникнуть в нейронную организацию сложных поведенческих актов, понять синаптические механизмы пластичности. Вот тут и понадобились Е.Н. Соколову простые системы.

Особенность простых систем в том, что их нервные системы имеют малое число нервных клеток (около 10 тысяч). Так, в нервной системе виноградной улитки, в отдельных ее частях (ганглиях) количество нервных клеток ограничено тысячей. Кроме этого отдельные нервные клетки легко идентифицируются и могут изучаться от опыта к опыту. К тому же опыты показали, что виноградные улитки способны к простым формам научения. Наши с Е.Н. Соколовым эксперименты позволили изучать нейронные и синаптические механизмы таких простейших форм научения, как сенситизация и привыкание. Кроме этого оказалось, что нейроны моллюсков обладают специальным механизмом спайкогенерации — пейсмеркерным механизмом.

Пейсмеркерная активность была обнаружена в простых нервных системах еще в 1960—1970-х гг. Одновременно пейсмеркерную активность начали изучать и на кафедре психофизиологии факультета психологии МГУ. Нами были описаны различные типы пейсмеркерной активности, изучены свойства пейсмеркерных нейронов, их роль в пластических перестройках при развитии привыкания у моллюсков, показана роль пейсмеркерного механизма в усилении отдельных синаптических воздействий.

В настоящее время пейсмеркерную активность следует считать результатом внутриклеточной активности Са-зависимой циклазной активности и проявлением деятельности процессов фосфорилирования, изменяющих свойства постсинаптических мембран. Возникающие изменения могли фиксироваться за счет активации генома нейронов, приводящей

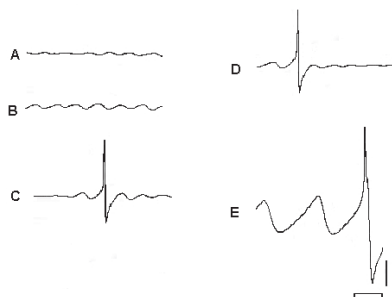


Рис. 1. Примеры активности пейсмеркерного механизма нейрона. А, В — пейсмеркерные подпороговые потенциалы; С, D, E — генерация потенциалов действия с помощью пейсмеркерных потенциалов. Калибровка: 1 с, 10 мВ, для E — 2 мВ

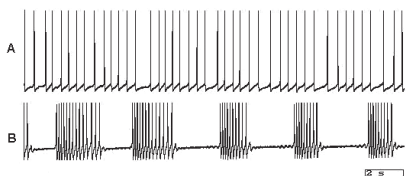


Рис. 2. Примеры фоновой пейсмекерной спайковой активности нейронов. А — нерегулярная спайковая активность; В — пачечная пейсмекерная активность. Калибровка — 2 с

генерации потенциала действия (рис. 1, С, D, E). Некоторые пейсмекерные нейроны обладают фоновой спайковой активностью, вызванной деятельностью пейсмекерного механизма (рис. 2). Эта активность может быть нерегулярной, сочетаясь с синаптическими воздействиями (рис. 2, А), или регулярной, при которой все потенциалы действия вызываются пейсмекерным механизмом, и, наконец, групповой, или пачечной (рис. 2, В), которая отражает периодическое включение-выключение пейсмекерного механизма. В некоторых нейронах пейсмекерный механизм может находиться в латентном состоянии. Он может быть активирован путем внутриклеточной деполяризации (рис. 3, А—Д)

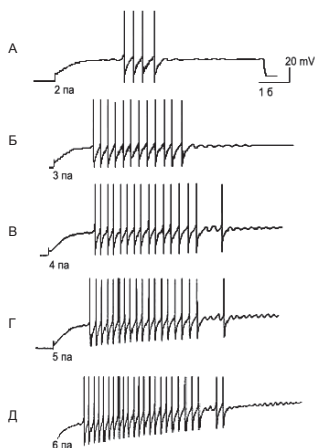


Рис. 3. Активация спайковой пейсмекерной активности при внутриклеточной стимуляции нервной клетки. А, Б, В, Г, Д — возрастание спайкового ответа при увеличении силы внутриклеточного раздражающего тока. Сила тока указана на рисунке. Калибровка: 1 с, 20 мВ

к долговременным изменениям свойств мембран нервных клеток. Возникающая пейсмекерная активность могла приводить к многократному усилению синаптического влияния.

Благодаря активности этого механизма у части нейронов в фоновой активности регистрируются ритмические колебания потенциала покоя (рис. 1, А, В), которые при достижении порога приводят к генерации потенциала действия (рис. 1, С, D, E). Тип фоновой спайковой активности, состояние пейсмекерного механизма является жестко детерминированным свойством каждого идентифицируемого нейрона.

Пейсмекерный механизм спайкогенерации позволяет таким нейронам повышать свою чувствительность к внешним воздействиям (синаптическим и гормональным) и усиливать реакцию на действие подпороговых синаптических влияний. Отчетливая устойчивость ритмичной пейсмекерной активности предполагает возможность участия этого механизма в базовых механизмах биологических часов.

Е.Н. Соколов первым перенес данные чисто физиологических исследований пейсмекерного механизма

в практику психофизиологического изучения и интерпретации механизмов научения.

Наличие этого механизма, выявление его свойств в процессе привыкания нейрона существенно изменили наши представления о механизмах привыкания. В 1970-х гг. доминировало представление о том, что механизм пластичности в нервной сети локализован в пресинаптической области синапса. Исследования, проведенные нами с Е.Н. Соколовым на нейронах виноградной улитки, показали, что пейсмекерный механизм обладает пластичностью. И процесс угасания нейронной активности при использовании различных стимулов (ритмичных внутриклеточных, ортодромных и тактильных раздражителей) во многом обусловлен снижением возбудимости пейсмекерного механизма во время привыкания к действию раздражителя.

В результате мы пришли к выводу, что в процессе формирования энграмм памяти наряду с известными пресинаптическими механизмами участвуют и постсинаптические структуры. Позднее в работах Э. Кэндела (1980) было показано, что клеточные механизмы сенситизации, привыкания и выработки нейронного аналога условного рефлекса одинаковы и универсальны и вполне могут лежать в основе более сложных форм поведения. В этой серии работ участвовали не только сотрудники кафедры психофизиологии МГУ, но и ученики Е.Н. Соколова на кафедре ВНД биологического факультета МГУ и Института ВНД и нейрофизиологии РАН.

Еще один важный вывод возникает при экстраполяции на нервную систему высших животных результатов работ на простых нервных сетях. Такой перенос возможен при учете принципа гомологии. Если при экстраклеточном исследовании мозга высших животных обнаруженная спонтанная спайковая активность объяснялась существованием сложных нервных циклических цепей, то после открытия эндогенной пейсмекерной активности в простых системах уже по-новому удалось взглянуть на природу спайковой активности и механизмы пластичности мозга высших животных.

Е.Н. Соколов впервые использовал данные об эндогенной нейронной активности для описания механизмов внутренней активности человека и животных. Это тем более важно, что в работах Ю.П. Лиманского (1983) при внутриклеточной регистрации нейронной активности высших животных было показано, что эндогенная нейронная активность присуща нейронам ретикулярной формации. Это свойство позволяет ретикулярным нейронам успешно осуществлять активирующее влияние

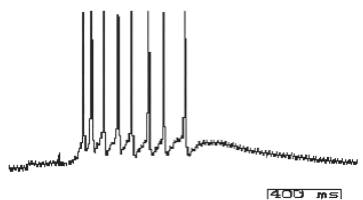


Рис. 4. Пример одиночной синаптической активации пейсмекерной активности. Калибровка: 400 мс, 20 мВ

на кору только за счет метаболических изменений в мозге без каких-либо внешних воздействий. Можно думать, что и в таламических нейронах ритмическая активность вызвана не существованием сложных циклических нейронных цепей со сложными механизмами синаптической активации возбуждающих и тормозных нейронов, а наличием в них пейсмекерных механизмов.

Велика роль Е.Н. Соколова в разработке нейронных механизмов сложных форм поведения с использованием концепции командных нейронов. Командные нейроны впервые были обнаружены при исследовании нервной системы речного рака. Единичная стимуляция таких нейронов приводила к возникновению целостного оборонительного поведения. Поэтому возникло предположение, что командный нейрон — это интернейрон, связанный с разными пулами мотонейронов, последовательная активация которых командным нейроном приводит к организованному поведению. Свойства командных нейронов изучались Е.Н. Соколовым и его учениками.

Все вышеописанное позволило Е.Н. Соколову создать концептуальную рефлекторную дугу с детальной схемой нейронной организации сложного поведения, восприятия, памяти и других когнитивных функций. Концептуальная рефлекторная дуга нашла признание как у российских, так и у зарубежных исследователей. В настоящее время принципы концептуальной рефлекторной дуги активно разрабатываются на кафедре психофизиологии МГУ учениками и последователями Е.Н. Соколова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кэндел Э.* Клеточные основы поведения. М., 1980.
- Лиманский Ю.П.* Интегративные механизмы ствола головного мозга // Частная физиология нервной системы / Под ред. П.Г. Костюка. Л., 1983. С. 61—103.
- Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1970.
- Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1974.
- Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.
- Соколов Е.Н.* Механизмы памяти. М., 1969.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.

Т. Н. Греченко

НЕЙРОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ В РАБОТАХ Е.Н. СОКОЛОВА

В статье представлены основные результаты, полученные Е.Н. Соколовым в опытах по изучению механизмов памяти. В качестве экспериментальной модели формирования следового эффекта применяется привыкание, а в качестве методов исследования — различные объективные показатели работы мозга (от ЭЭГ до внутриклеточных потенциалов одиночных нейронов). На основе анализа полученных данных Е.Н. Соколовым была создана концепция нервной модели стимула, основные положения которой — о кодировании сигнала номером линии, роли постсинаптических изменений при повторении входного сигнала, участии молекулярно-генетического аппарата в процессах привыкания — были подтверждены в экспериментах.

Ключевые слова: память, обучение, активность нейронов.

In article the basic results received by E.N. Sokolov in experiences on studying of mechanisms of memory are presented. E.N. Sokolov has developed a system of experiments helped to refine the analysis of the mechanisms of memory. As experimental model of memory the habituation was used and as research methods various objective indicators of work of a brain — from EEG to intracellular potentials of single neurons — were applied. The experiments gave the possibility to formulate the concept of nervous model of stimuli and synaptic potentiation as a basis for remembering the properties of an effective signal. This article gives a brief overview of these works.

Key words: memory, learning, the activity of neurons.

В трудах Е.Н. Соколова тема памяти проходит красной нитью начиная с работ по изучению механизмов *ориентировочного рефлекса* (ОР). Е.Н. Соколов изучал память при помощи регистрации ЭЭГ человека, но постепенно пришел к представлениям о молекулярно-генетических и биохимических процессах, развивающихся в нервных клетках во время формирования энграммы. Каждый следующий этап исследований вырос из результатов предыдущего, так как возникали

Греченко Татьяна Николаевна — докт. психол. наук, вед. науч. сотр. ИП РАН. *E-mail:* grecht@mail.ru

Работа выполнена при финансовой поддержке РФНФ (гранты № 09-06-00652а, № 08-06-00250а) и РФФИ (грант № 10-06-00-259а).

новые вопросы, поиск ответов на которые заставлял углубляться не только в отдельные структуры мозга, но и в микромир внутриклеточных пространств.

1. Определение памяти в работах Е.Н. Соколова

Одно из первых определений памяти Е.Н. Соколов опубликовал в 1969 г. Он считал, что память можно определить как сохранение информации о сигнале после того, как действие сигнала уже прекратилось. Обучение — процесс актуального или латентного изменения поведения и реакций нейронов, специфически связанных с действующими стимулами и состояниями организма.

За следующие почти 40 лет определение памяти значительно изменилось: теперь оно характеризует явления не феноменального уровня, а глубинного, заставляя обратиться к событиям молекулярного уровня. Долговременная память представляет собой собрание «гностических единиц», селективно настроенных на происшедшие события. Она формируется на основе вновь образовавшихся нейронов в специфических областях мозга. Нейрон долговременной памяти формирует синаптические контакты с набором детекторов, возбужденных действием стимула. «Гностический нейрон» — это нейрон, имеющий специфический набор сформированных синапсов. Короткое время, в течение которого формируются синапсы, составляет «сензитивный период», после которого нейрон перестает изменять свои синаптические контакты. Развитие нейрона памяти из его предшественника зависит от сигнала новизны, а общее число сформированных нейронов долговременной памяти определяется новизной стимуляции. Формирование долговременной памяти происходит при участии постоянно возникающих новых нейронов, которые дифференцируются из стволовых клеток в процессе нейрогенеза. Образование новой «гностической единицы», селективно настроенной на определенное событие, является результатом комбинации возбуждения детектора и сигнала, генерируемого «нейронами новизны» гиппокампа.

Эта концепция, опубликованная в работе Е.Н. Соколова и Н.И. Незлиной (2003), суммирует результаты размышлений Е.Н. Соколова о механизмах памяти начиная с первых исследований привязания в 1960-х гг.

2. Исследование памяти методом угашения ориентировочного рефлекса

Изучение реакций ЭЭГ позволило приблизиться к внутренним процессам мозга и получить новые данные о природе нервного следа. Каждый новый раздражитель вызывает комплекс соматических, вегетативных и ЭЭГ-реакций — генерализованный ОР. По мере повторения

любого сигнала генерализованный ОР характеризуется изменениями, ограниченными специфической областью мозга — локальным ОР, угасание которого развивается медленно при дальнейшем применении раздражителя. По мере предъявления одного и того же раздражителя происходит постепенное запоминание его параметров, формируется энграмма (след) памяти. Воспроизведение следа позволяет осуществить сравнение параметров действующего сигнала с «конфигурацией» следа памяти. В зависимости от совпадения или несовпадения действующего и запечатленного сигнала возникает определенная поведенческая реакция.

2.1. Понятие о нервной модели стимула. Фиксируя в изменении своих элементов совокупность свойств раздражителя, нервная система создает «нервную модель стимула» (Соколов, 1969) — многомерное отражение сигнала, включающее как простые, так и сложные параметры стимула. Непрерывно участвуя в сличении прогнозируемых сигналов с реально действующими раздражителями, нервная модель стимула представляет собой динамическое образование. Какова же физическая сущность нервной модели действующих раздражителей? Для того чтобы ответить на этот вопрос, Е.Н. Соколов и его коллеги проанализировали изменения электрической активности отдельных нервных клеток различных структур мозга во время привыкания. Методы регистрации вносили ограничения: применялось внеклеточное отведение активности нейронов и поэтому рассматривались только выходные реакции, выраженные потенциалами действия. Однако и такие результаты позволили прийти к выводу о том, что нервная модель — это потенцированные синапсы, участвовавшие в данной форме неассоциативного обучения (там же).

2.2. Локализация нервной модели стимула. Наиболее вероятное место формирования нервной модели стимула — кора больших полушарий. С целью изучения локализации механизмов, связанных с нервной моделью стимула, Е.Н. Соколов с сотрудниками в опытах на собаках изучали избирательное угашение ОР при операции «обрезки» слуховой коры, при действии нембуталового наркоза, при экстирпации слуховой коры. Однако для того чтобы окончательно разделить участие неокортекса, архипалеокортекса, неспецифического таламуса и ретикулярной формации среднего мозга, потребовались новые исследования на уровне регистрации электрической активности отдельных нейронов внеклеточными микроэлектродами (Нейронные механизмы..., 1970; Соколов, 1969).

Многочисленное применение световых и звуковых раздражителей позволило выявить в ЦНС нейроны, формирующие различные следовые эффекты (рис. 1). Нейроны с такими свойствами расположены в разных отделах головного мозга, в частности в гиппокампе, таламической ретикулярной формации, зрительной и слуховой коре и др.

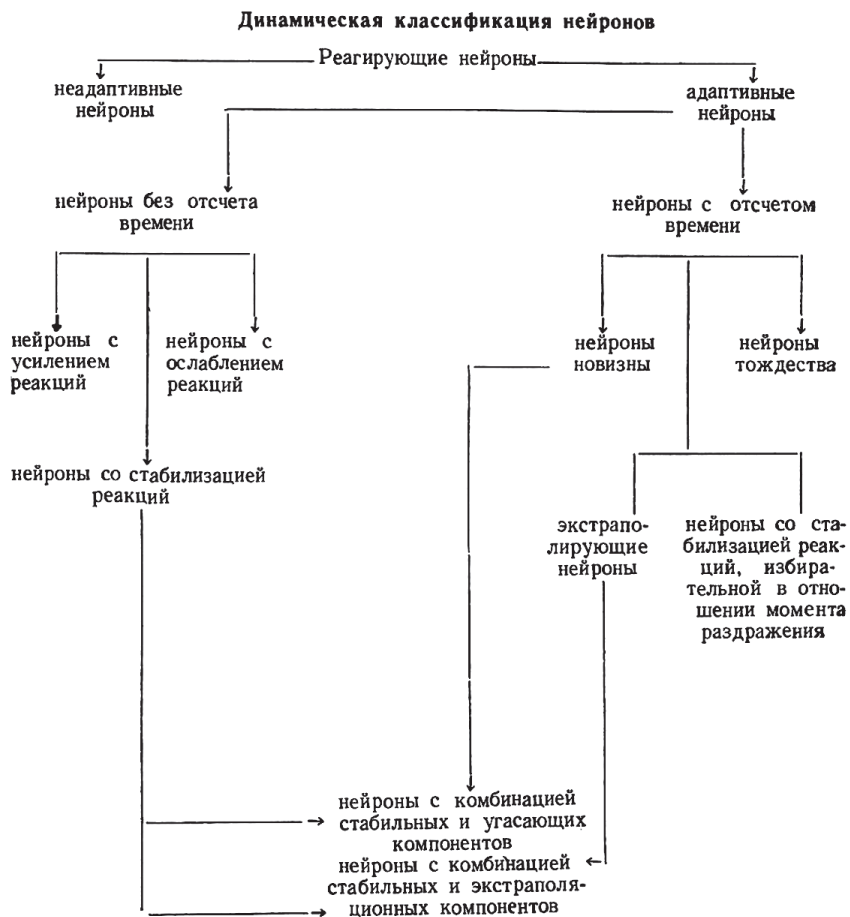


Рис. 1. Динамическая классификация реакций нейронов, возникающих при повторении стимулов (Соколов, 1969)

3. Исследования привыкания при помощи внутриклеточных микроэлектродов

При изучении механизмов угасания ОР на уровне отдельного нейрона основной проблемой является выяснение роли изменений пре- и постсинаптических структур, приводящих к снижению эффективности действия раздражителей. Применение техники экстраклеточной регистрации электрической активности нейронов давало возможность анализировать только выходные реакции клеток. Конец 1960 — начало 1970-х гг. — это время все большего внедрения в исследования мозга

метода внутриклеточного отведения активности нейронов. Появлялась возможность изучения и входных, и выходных преобразований, развивающихся на уровне одной клетки. Ограничения, связанные с применением метода внутриклеточной регистрации электрических потенциалов из-за размера нейронов, исчезали при использовании такого перспективного животного, как

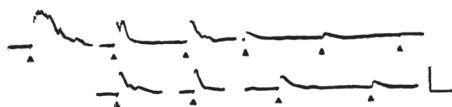


Рис. 2. Угасание синаптического ответа нейрона (синаптическое привыкание). Верхний ряд осциллограмм — динамика угасания ответа нейрона в виде ВПСП. Представлены ответы на номера тактильного раздражения 1, 5, 6, 9, 10 и 11. Нижний ряд осциллограмм — вторичное угасание синаптического ответа нейрона. Представлены ответы на 1, 3, 5, 6 предъявления стимула после 5 мин. отсутствия стимула. Треугольник — момент нанесения стимула. Калибровка: 5 мВ, 1 с (Соколов, 1969)

улитка. Ведь диаметр нервных клеток у некоторых видов (например, у морского моллюска аплизии) достигал 1000 мк и многие нейроны были идентифицированы. Привыкание, которое развивается на гигантских нейронах моллюсков при нанесении серии ортодромных раздражений, является простой моделью обучения (Bruner, Taus, 1966; Kandel, Spencer, 1968). В лаборатории Е. Н. Соколова были выполнены эксперименты на полуинтактном препарате моллюсков *Limnaea stagnalis* и *Helix pomatia*. А. Л. Ярмизина (1975) обнаружила, что повторное применение тактильных стимулов, предъявляемых в одну и ту же точку поверхности кожи, приводит к постепенному изменению амплитуды постсинаптического потенциала (ПСП), а смена места раздражения вызывает восстановление исходного ответа. В следующих сериях повторного предъявления тактильного стимула снижение амплитуды ПСП развивается значительно быстрее (рис. 2). Это явление обнаружено как для возбуждающих, так и для тормозных ответов.

Был показан и прямо противоположный эффект, когда повторные применения стимула приводят к повышению амплитуды ПСП (рис. 3). В этих опытах анализировали участие в следообразовании сложных ПСП, но в дальнейшем аналогичные изменения были обнаружены и для унитарного моносинаптического ПСП (Нейронные механизмы..., 1970; Палихова и др., 1992; Соколов, 1969). Сразу же появились вопросы, свя-

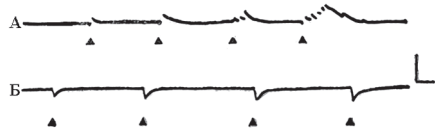


Рис. 3. Усиление синаптического ответа нервной клетки (синаптическая фасилитация): А — постепенное увеличение амплитуды и длительности возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) на 1, 2, 3 и 4-е предъявление стимула; Б — постепенное увеличение тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП) на 1, 2, 3 и 4-е предъявление тактильного стимула, наносимого в одну и ту же точку рецептивного поля нейрона. Треугольник — нанесение раздражения. Калибровка: 10 мВ, 1 с (Ярмизина, 1975)

занные с локализацией механизмов, ответственных за изменения эффективности синаптической передачи, что стало предметом изучения на следующем этапе поиска нейронных механизмов пластичности. В отличие от Э.Р. Кендела и его коллег, сосредоточившихся на изучении пресинаптических механизмов слеодообразования, Е.Н. Соколов предполагал, что ведущая роль в развитии процесса обучения принадлежит постсинаптической клетке.

3.1. Химическая чувствительность и пластичность нейрона. Угасание ответов нейрона при ортодромной стимуляции связано не только с уменьшением выхода медиатора, но и с десенситизацией (или сенситизацией в случае развития фасилитации) рецепторов субсинаптической мембраны по отношению к медиатору. Механизмом растормаживания считался особый вид аксо-аксональных синапсов (эписинапсов), устраняющих деполяризацию терминалей, вызванную повторением стимула. Е.Н. Соколовым совместно с Р. Мартинесом-Солером и Е.Д. Шехтер были проведены опыты, в которых ортодромная стимуляция была заменена микроапликациями нейромедиаторов на поверхность соматической мембраны нейронов ЦНС моллюска (Мартинес-Солер, Шехтер, 1975; Соколов, 1981). Опыты с ионофоретической аппликацией нейромедиатора ацетилхолина (АХ) на соматическую мембрану нейрона приводят к представлению о постсинаптических механизмах пластичности. Было показано, что микроапликации АХ в различные участки соматической мембраны нейрона вызывают явления сенситизации или десенситизации (а могут не вызывать никаких изменений амплитуды

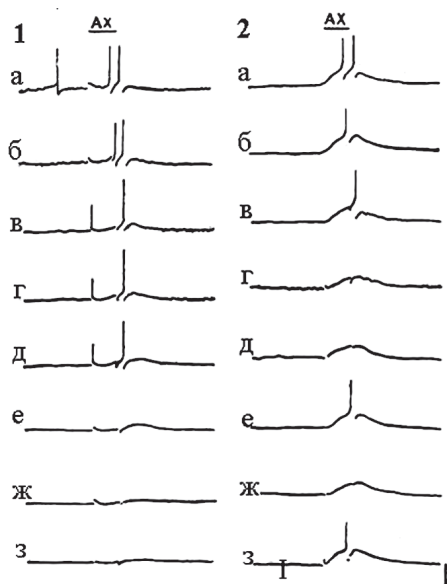


Рис. 4. Пластические свойства разных (1 и 2) участков соматической мембраны. 1 (а—з) — развитие десенситизации к многократному электрофоретическому нанесению АХ постоянной интенсивности (сила тока 150 нА), длительности (1000 мс) и интервалов (10 с): 1а — 1 применение, 1б — 4, 1в — 6, 1г — 16, 1д — 17, 1е — 22, 1ж — 24 применения. 1з — отсутствие реакции после 10-минутного перерыва. 2 (а—з) — развитие пейсмекерного привыкания к многократному нанесению АХ с теми же параметрами, как на 1: 2а — 1 применение, 2б — 2, 2в — 3, 2г — 4, 2д — 24, 2ж — 57 применений. 2е—2з — восстановление реакции после 60-секундного перерыва. Мембранный потенциал (МП) постояен на обоих участках и равен -55 мВ. Непрерывная линия — время аппликации АХ. Калибровка: 20 мВ, 1 с (Мартинес, Шехтер, 1975)

ответа в некоторых областях), отличающиеся по скорости развития и восстановления ответа до исходного уровня. Факты селективного угасания реакций в разных участках соматической мембраны показывают, что нейрон привыкает к раздражителю не как единое целое, а как сложная система гетерогенных локусов, которые могут изменять свою реакцию на раздражитель независимо друг от друга (рис. 4). Постепенное изменение чувствительности рецепторов мембраны является действием постсинаптического механизма пластичности нейрона (Мартинес-Солер, Шехтер, 1975).

В дальнейшем эта линия исследований была продолжена на полностью изолированных нейронах моллюска. Воздействие разных нейротрансмиттеров на поверхность соматической мембраны одного нейрона показало, что хемочувствительные локусы имеют ярко выраженные индивидуальные характеристики и являются относительно независимыми (Греченко, 2001). Полученные результаты значительно усиливали предположение о ведущей роли постсинаптических структур в механизмах пластичности (Соколов, 1981; Bailey, Chen, 1989).

4. Концептуальная рефлекторная дуга и обучение

При изучении механизмов памяти и обучения необходимо понять основные принципы кодирования информации в нервной системе. Е.Н. Соколов считал, что основным принципом кодирования сигналов служит кодирование номером нейрона. Сигналы, выделенные рецепторами, подвергаются анализу в нейронных сетях, так что отдельные нейроны выделяют дробные признаки. Тот факт, что разные параметры сигнала представлены возбуждением разных нейронов, означает, что анализ осуществляется посредством кодирования сигнала номером канала. Соколов обобщил материалы об участии нейронов в различных видах рефлексов и это позволило ему сформулировать «модель концептуальной рефлекторной дуги». В концептуальной рефлекторной дуге представлены наиболее важные свойства нейронного строения рефлекса. В ее состав входят рецепторы, мотонейроны, эфферентные клетки, а также детекторы, командные нейроны и модулирующие нейроны. Таким образом, класс интернейронов разделяется на несколько функционально различных групп.

4.1. Концепция командных нейронов. Как возникает определенная реакция? Е.Н. Соколов считал, что двигательный ответ развивается при возбуждении командного нейрона, который вызывает целостную реакцию или ее фрагмент. Реакция как целое определяется тем набором мотонейронов, с которыми связан данный командный нейрон. Если необходимо обеспечить набор разных реакций, то это достигается полем командных нейронов. Возбуждение одного командного нейрона приводит к генерации фиксированной реакции. Перемещение возбуждения по полю командных нейронов вызывает последовательность фикси-

рованных реакций. Возбуждение командного нейрона определяется тем, какие детекторы на нем конвергируют. Совокупность детекторов, конвергирующих на командном нейроне, определяет его рецептивное поле, а тем самым и рецептивное поле связанной с ним реакции. Командные нейроны сами образуют целые поля. Примером поля командных нейронов могут служить нейроны глубоких слоев передних бугров четверохолмия. Каждый такой нейрон характеризуется определенной моторной реакцией, разряжаясь перед тем как происходит движение глаз определенной величины и направления.

В простых нервных системах входящие стимулы представлены селективными детекторами, связанными с командными нейронами пластичными синапсами, активность которых усиливается при обучении и ослабляется при угашении. Ассоциативное обучение осуществляется при совпадении возбуждения детектора и командного нейрона. Простая ассоциация «детектор—командный нейрон» в процессе эволюции становится более сложной. На входе появляются интернейроны-преддетекторы, которые активируют определенный детектор, конвергирующий на командном нейроне. Командный нейрон определяет селективность механизма условных рефлексов на сложные стимулы. Усложняется механизм на выходе: командные нейроны становятся более специализированными и между ними и моторными нейронами включаются премоторные интернейроны, возбуждения которых поступают на группу моторных нейронов, отвечающих за конфигурацию поведенческого акта. Условные рефлексы, объединяя более сложные сигналы на входе с более гибкими на выходе, определяют разнообразие поведенческих актов.

Изучение функции и механизмов действия командных нейронов в лаборатории Е. Н. Соколова проводилось на виноградных улитках. Анализировалась активность идентифицированных клеток ЛПа3 и ППа3, которые являются командными для реакции закрытия-открывания

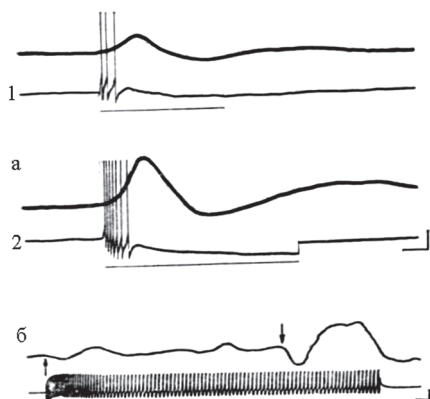


Рис. 5. Эффекторные движения, возникающие при внутриклеточном раздражении отдельных идентифицированных нейронов: а — сжатие локальной группы мышц дыхальца при меньшей (1) и большей (2) активации клетки посредством пропускания катионного тока соответственно 1×10^{-9} и 3×10^{-9} А; б — сжатие локальной группы мышц дыхальца (отмечено стрелкой вверх) и последующее координированное открытие дыхальца (отмечено стрелкой вниз) при сильной и длительной активации клетки (ток 15×10^{-9} А). На а и б различные идентифицированные нейроны. Калибровка: 10 мВ, 1 с (Литвинов, 1975)

дыхальца. В работах Е.Г. Литвинова (1975) было установлено, что включение процессов спайкогенерации у этих нейронов приводит к определенным двигательным последствиям в зависимости от уровня возбуждения командной клетки (рис. 5). В дальнейшем оказалось, что выработка условных рефлексов у интактных и сенситизированных улиток ведет к снижению мембранного и порогового потенциалов в командных нейронах. Эти изменения сохраняются в течение месяца после обучения (Гайнутдинова, 2000). Этот факт показывает включение командных нейронов в механизмы долговременной памяти.

Выделение в концептуальной рефлекторной дуге детекторов и командных нейронов позволяет представить процесс обучения либо как отключение детекторов от командного нейрона (привыкание), либо как подключение детекторов к командному нейрону (фасилитация). Память с этой точки зрения есть сохраняющееся локальное изменение коэффициента связи детектора с командным нейроном. Основным итогом проведенного анализа является вывод о том, что обучение представляет собой процесс усиления-ослабления связей детекторов с командными нейронами. Память — это устойчивая селективная модификация участков постсинаптической мембраны, развивающаяся при участии геномзависимых механизмов.

4.2. Пейсмекерный потенциал. В своей классификации типов реакций мембраны нейрона Т. Буллок (Bullock, Terzuolo, 1957) выделяет особую группу эндогенных пейсмекерных потенциалов, во многом определяющих спонтанную ритмическую активность нейрона. Функциональное значение пейсмекерных нейронов состоит в длительном поддержании ритмической активности: пейсмекерные нейроны продолговатого мозга рыб, обладающих электрическим локатором, определяют генетически заданную частоту разрядов электрического органа. Каждому спайку пейсмекерного нейрона соответствует разряд электрического органа. Пейсмекерные нейроны участвуют в организации ритмичной работы мышц, приводящих в движение крылья саранчи в полете и определяющих ритм звуковоспроизведения цикад. Пейсмекерные нейроны в этих случаях характеризуются тем, что афферентное раздражение запускает генетически фиксированную ритмику пейсмекерного потенциала. По-видимому, пейсмекерные нейроны встречаются у тех организмов, для которых ритмичность некоторых процессов жизненно важна. Предположение Т. Буллока об эндогенном происхождении многих пейсмекерных потенциалов может означать, что информация о частоте генерации жизненно важных пейсмекерных потенциалов передается посредством генетического аппарата. В исследованиях Е.Н. Соколова тема пейсмекерной активности нервных клеток заняла значительное место. Участие пейсмекерной активности в работе командных нейронов стало предметом исследований Г.Г. Аракелова, П.М. Балабана, Е.Г. Литвинова, Т.М. Зубовой и др. (рис. 6). Роль

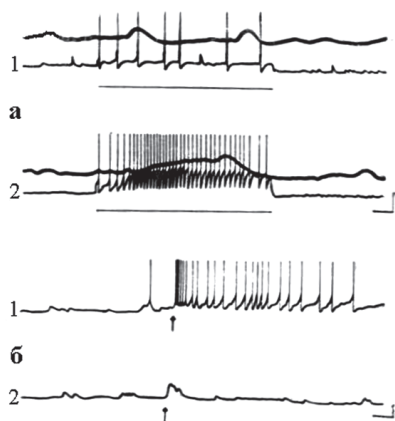


Рис. 6. Участие пейсмекерного потенциала в организации эффекторного выхода: а — зависимость эффекторной реакции сжатия дыхальца от спайкового разряда идентифицированного нейрона; отсутствие эффекторного движения при слабой активации клетки (1) посредством пропускания через нее катионного тока 1×10^{-9} А и появление двигательной реакции (2) при более сильной активации (ток 5×10^{-9} А); б — реакции того же нейрона на тактильное раздражение поверхности ноги при нормальном уровне потенциала покоя (1) и в условиях искусственного смещения мембранного потенциала посредством пропускания анионного тока 5×10^{-9} А. Калибровка: 10 мВ, 1 с (Литвинов, 1975)

пейсмекерных потенциалов в организации нейронных реакций анализировалась в опытах А.Л. Ярмизиной. На полуинтактном препарате прудовика она показала, что усиление ответа нейрона на тактильную стимуляцию участка кожи связано с включением пейсмекерного механизма нейрона (рис. 7). Инициация пейсмекерного механизма может происходить посредством возбуждающих и тормозных потенциалов, которые развиваются в ответ на периферическое раздражение. Проблема взаимодействия пейсмекерной и синаптической активности показывает организацию функций нервной системы в совершенно новом аспекте.

Участие пейсмекерного механизма в пластичности нейронных ответов при активации разных синаптических входов изучалось в опытах Р. Мартинеса-Солера и Е.Д. Шехтер (1975). В этих экспериментах работа синаптического контакта моделировалась микрофоретической аппликацией нейромедиатора ацетилхолина в различные локусы химической чувствительности одного и того же нейрона. Предполагалась избирательная связь разных хемочувствительных участков соматической мембраны с пейсмекерным механизмом. Эта идея в дальнейшем подтвердилась в опытах на изолированных нейронах (Греченко, 2001).

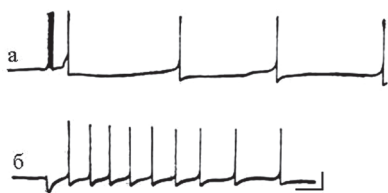


Рис. 7. Активация пейсмекерной спайковой активности нейрона при возбуждении синаптических входов: а — возбуждающие ПСП, приводящие к возникновению потенциалов действия (ПД), запускают в последствии длительный разряд пейсмекерных потенциалов; б — активация через тормозные ПСП длительного пейсмекерного разряда. Калибровка: 15 мВ, 1 с (Ярмизина, 1975)

Проблема генеза пейсмерной активности рассматривалась в работах А. Пакулы (Pakula, Sokolov, 1973) и Л.К. Хлудовой (Хлудова, Соколов, 1983).

5. Эндонейрональная пластичность

Важнейший этап в исследовании механизмов памяти — определение Е.Н. Соколовым понятия эндонейрональной пластичности. В 1960—1970-х гг. электрофизиологические исследования памяти опирались только на идеи о роли различных ионных токов в формировании следовых процессов на уровне нейронов. Е.Н. Соколов и его коллеги начиная с середины 1960-х гг. приходят к выводу о роли внутриклеточных процессов в обучении на клеточном уровне. Е.Н. Соколов вводит понятие эндонейрональной пластичности, имея в виду сложнейшую систему биохимических превращений, приводящих к биофизическим последствиям, которые доступны для изучения нейрофизиологическим методом. Эндонейрональная пластичность — это изменение возбудимости постсинаптического нейрона только за счет эндогенных механизмов.

Наиболее удобным способом для исследования механизма эндонейрональной пластичности является применение внутриклеточных электрических раздражений. Многократное нанесение на нейрон внутриклеточных электрических раздражений рассматривается как модель для изучения пластических свойств сомы нейрона. Эта модель позволяет анализировать взаимодействие потенциала покоя и пейсмерного потенциала, исключая вмешательство синаптических входов.

6. Привыкание нейрона к внутриклеточным электрическим раздражениям

В работе, выполненной Е.Н. Соколовым совместно с А.Л. Ярмизиной, была показана возможность привыкания гигантских нейронов малого париетального ганглия брюхоногих моллюсков к повторяющимся внутриклеточным электрическим раздражителям (рис. 8).

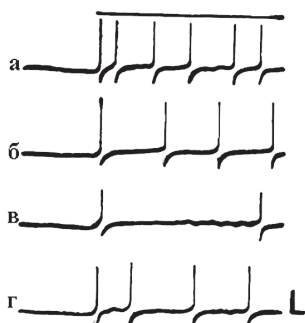


Рис. 8. Угасание ответа нейрона на повторные внутриклеточные раздражения деполяризационными импульсами тока постоянной силы (45 нА), длительности (30 с) и интервалов (30 с): а — 1-е предъявление тока — учащение пейсмерной спайковой активности; б — 8-е предъявление — снижение частоты пейсмерной активности; в — 15-е — активация пейсмерной активности ослабевает; г — применение стимула после 5-минутного перерыва вызывает восстановление ответа нейрона. Калибровка: 15 мВ, 1 с. Горизонтальная черта — отметка действия постоянного стимула (Ярмизина, 1975)

В результате часть пейсмекерных потенциалов не достигала порога и становилась неэффективной. Привыкание завершалось тем, что ток переставал активировать пейсмекерный потенциал, а следовательно, и усиливать спайковые разряды. Перерыв в опыте приводил к частичному восстановлению реакции, которая включала серию пейсмекерных потенциалов. Восстановить реакцию можно было также путем нанесения раздражителя большей силы. При последующих раздражениях можно было получить привыкание снова. В ряде случаев после частичного привыкания реакции восстанавливались спонтанно. В обоих случаях привыкание к внутриклеточным электрическим раздражениям связано с ослаблением действия тока на механизм пейсмекерного потенциала: электрофорез положительных ионов перестает усиливать пейсмекерный потенциал, а электрофорез отрицательных ионов перестает подавлять механизм пейсмекерного потенциала.

Доказательства того, что в такой ситуации привыкание может инициироваться эндонейрональными процессами, были получены в опытах на полностью изолированной коме: в этих экспериментах ЦНС моллюска подвергалась обработке трипсином, и нейроны легко извлекались из системы. Полученный препарат физически не имел никаких контактов с другими элементами нервной системы и был лишен всех отростков. Такие изолированные нейроны могли сохранять фоновую пейсмекерную активность или же иметь ее в латентной форме (в последнем случае внутриклеточная стимуляция приводит к актуализации такого пейсмекера). Повторные применения внутриклеточных деполяризационных импульсов тока могли приводить как к постепенному уменьшению ответа нейрона, так и к увеличению (рис. 9). Изменение параметров внутриклеточной стимуляции вызывает растормаживание

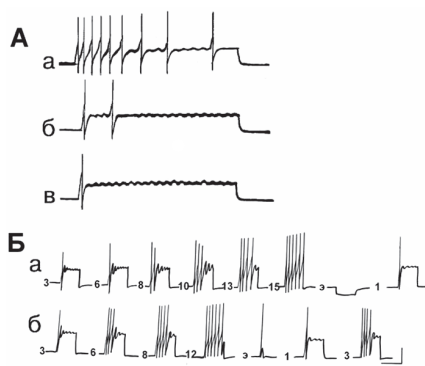


Рис. 9. Привыкание и фасилитация пейсмекерных ответов, возникающих при повторном применении внутриклеточных деполяризационных импульсов постоянной силы и длительности. А — привыкание к раздражению силой 0.6 нА длительностью 5 с частотой 1 импульс в 30 с. Показаны ответы на предъявления 1 (а), 10 (б) и 15 (в); Б — фасилитация ответа при повторном действии деполяризационного импульса силой 1.75 нА, 1000 мс, 1 раз в 20 с: а — увеличение ответа и его восстановление экстрастимулом (гиперполяризационным импульсом длительностью 200 мс, силой 0.5 нА);

б — фасилитация ответа во второй серии и восстановление ответа деполяризационным импульсом силой 1.75 нА длительностью 500 мс. Цифры у левого нижнего угла нейтрограмм соответствуют номеру стимула. Калибровка: 20 мВ, 1 с (Греченко, 2001)

исходного ответа. Воспроизведение условий опытов, выполненных А.Л. Ярмизиной, полностью подтвердило справедливость выводов об эндогенной природе пластичности в форме привыкания и фасилитации (Греченко, 2001).

7. Молекулярные механизмы памяти

Особое место в экспериментальном наследии Е.Н. Соколова занимают работы по изучению молекулярно-генетических механизмов памяти. Таких данных немного, но они ярко показывают развитие представлений о связи памяти с геномом. Примером зависимости развития привыкания от транскрипции генетической информации могут быть опыты, поставленные А.Г. Тер-Маргарян, в которых применялся антибиотик анизомицин, блокирующий считывание информации с молекулы ДНК на информационную РНК (Соколов, Тер-Маргарян, 1984). В эксперименте было показано, что блокада синтеза и-РНК превращает ранее обучавшийся синапс в необучающийся (предъявление даже нескольких сотен воздействий не приводило к привыканию). Был сделан вывод о связи долговременной памяти с генетическим аппаратом клетки.

В одной из своих ранних публикаций Е.Н. Соколов (1975) предположил, что отдельные локусы мембраны селективно представлены на молекуле. Результаты экспериментов привели к дальнейшему развитию представлений о молекулярно-генетических механизмах пластичности (Соколов, 1981; Соколов, Незлина, 2003). Молекулы рецептивного белка в зависимости от места на мембране различаются своими транслокационными группами, которые обеспечивают передвижение и встраивание синтезируемого белка в определенный участок мембраны. Специфический белок транспортируется к нужному участку ДНК, вызывая там репрессию или активацию участка генома.

Карта внешней поверхности мембраны представлена в виде развертки на молекуле ДНК. Определенные участки ДНК содержат информацию о направлении транслокации синтезированного белка. В результате в определенном участке мембраны происходит локально-специфическое усиление встраивания синтезированного рецептивного белка. Факторы дифференцировки в раннем онтогенезе обеспечивают стабильную экспрессию соответствующих генов и таким образом определяют специализацию клетки. Стойкие изменения активности адаптивных ферментов, в результате воздействия экзогенных факторов можно назвать ферментативным импринтингом.

С этой точки зрения процесс обучения является продолжением процесса дифференциации тканей как стабильной экспрессии генов. Между онтогенетической дифференциацией тканей и обучением существует мост — «ферментативный импринтинг», который, как и обучение, является следствием воздействия экзогенных факторов в качестве

индукторов ферментов. Продолжая аналогию между дифференциацией тканей и обучением, нужно подчеркнуть, что в разные моменты генетического развития включаются разные участки генома. В процессе обучения, видимо, также происходит последовательная смена таких участков генома (Соколов, Незлина, 2003).

8. Ассоциативное обучение

Ассоциативное обучение, происходящее по схеме «условный сигнал—безусловный сигнал», Е.Н. Соколов трактовал с позиции концептуальной рефлекторной дуги. В простых нейронных системах входящие стимулы представлены селективными детекторами, связанными с командными нейронами пластичными синапсами, активность которых усиливается при обучении и ослабляется при угашении (Соколов, 2003). Процесс ассоциативного обучения осуществляется при совпадении возбуждений детектора и командных нейронов. Простая ассоциация «детектор—командный нейрон» в процессе эволюции усложняется. На входе появляются интернейроны-преддетекторы, которые активируют определенный детектор, конвергирующий на командный нейрон. Командные нейроны становятся более специализированными и между ними и моторными нейронами включаются премоторные интернейроны, которые определяют конфигурацию поведенческого акта (Соколов, Незлина, 2007). Таким образом, решающее значение в формировании ассоциативной связи приобретает пластичность определенных синаптических контактов. Какое же звено ответственно за создание связи между синапсами, активированными через короткие интервалы времени условным и безусловным сигналами — пре- или постсинаптическими? В опытах на изолированных нейронах изучалась роль постсинаптических и эндонейрональных событий. Результаты экспериментов позволили доказать участие постсинаптических и эндонейрональных механизмов в ассоциативном обучении и прийти к выводам о локальности и селективности этой формы обучения на отдельно взятом нейроне (Соколов, 1981).

Заключение

Всегда ли Е.Н. Соколов был автором научных идей, которые в течение многих лет разрабатывались в его школе? Прежде всего интерес представляют концепции пейсмекерного потенциала, командного нейрона, эндонейрональной активности. В работах Т. Буллока, который обратил внимание на пейсмекерную активность значительно раньше Е.Н. Соколова (Bullock, Terzuolo, 1957), пейсмекерный потенциал не занял такого места, как в исследованиях Е.Н. Соколова, который, размышляя о структуре памяти, строении рефлекторной дуги, функциональной роли и электрофизиологических механизмах

нейронов-модуляторов, выделил особую роль клеток пейсмекерного типа. Начиная с первого упоминания о пейсмекере (Соколов, 1969) и до своих последних статей (Соколов, Незлина, 2007), Е.Н. Соколов развивал концепцию пейсмекерного потенциала и его функциональной роли как в процессах осуществления различных форм поведения, так и в явлениях нейронной пластичности. Другим феноменом, чрезвычайно заинтересовавшим Е.Н. Соколова, был командный нейрон. Соображения, высказанные Т. Буллоком об этих нейронах (Hagiwara, Bullock, 1957) и не нашедшие последовательной разработки в его дальнейших экспериментах и теоретических трудах, по-видимому, были исключительно близки Е.Н. Соколову. Понятие о командном нейроне, о значении в его работе пейсмекерного механизма, преимущества и особенности функционирования такого нейрона в живой системе красной нитью проходят в нейрофизиологических исследованиях Е.Н. Соколова и его учеников. Как ученый, наделенный чрезвычайной интуицией, умевший предчувствовать значимость различных научных представлений и перспективность их дальнейших разработок, Е.Н. Соколов отводил важную роль командным нейронам и их взаимодействию с сенсорными клетками в реализации поведения, механизмах памяти и обучения.

Многое из того, что интересовало Е.Н. Соколова в исследовании механизмов памяти, осталось нереализованным из-за отсутствия технических возможностей. В частности, это касается проблемы, связанной с изучением микротубулярного аппарата нейронов. В настоящее время появились исследования, показывающие невозможность пластических преобразований нейронных реакций даже при временном «выключении» этой цитоплазматической структуры. Результаты работы анестезиолога Хэммероффа и физика Роджера Пенроуза с микротубулярным аппаратом клетки привели к созданию одной из самых экстравагантных концепций сознания. Интуиция биолога-исследователя заставляла Е.Н. Соколова размышлять о функции микротубул в те годы, когда фактически еще ничего не было известно об их особой роли в функционировании живого организма любого эволюционного уровня. Эти развивающиеся представления изложены в последней (еще не опубликованной) книге Е.Н. Соколова «Очерки по психофизиологии сознания».

Значимость для науки экспериментального и теоретического наследия Е.Н. Соколова определяется не только теми работами, которые он сумел завершить в течение своей жизни, но и теми идеями, которые продолжают вдохновлять его учеников и последователей на новые исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайнутдинова Т.Х. Мембранные корреляты ассоциативного обучения в командных нейронах виноградной улитки: Дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2000.

Греченко Т.Н. Изолированные нейроны в исследованиях памяти // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 64—80.

Литвинов Е.Г. Пейсмекерный потенциал в организации дуги безусловного рефлекса // Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975. С. 130—176.

Мартинес-Солер Р., Шехтер Е.Д. Химическая чувствительность и пластичность нейрона // Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975. С. 109—129.

Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. Е.Н. Соколова, О.С. Виноградовой. М., 1970.

Палихова Т.А., Маракуева И.В., Аракелов Г.Г. Моно- и полисинаптические связи между идентифицированными нейронами в системе пассивно-оборонительного рефлекса виноградной улитки // Журн. ВНД. 1992. Т. 42. № 6. С. 1170—1179.

Соколов Е.Н. Механизмы памяти. М., 1969.

Соколов Е.Н. Пейсмекерный потенциал в организации поведения // Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975. С. 177—191.

Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.

Соколов Е.Н., Незлина Н.И. Долговременная память: нейрогенез и сигнал новизны // Журн. ВНД. 2003. Т. 53. № 4. С. 451—463.

Соколов Е.Н., Незлина Н.И. Условный рефлекс: детектор и командный нейрон // Журн. ВНД. 2007. Т. 57. № 1. С. 5—22.

Соколов Е.Н., Тер-Маргарян А.Г. Влияние анизомидина на синаптическое привыкание нейронов моллюска *Helix pomatia* // Журн. ВНД. 1984. Т. 34. № 6. С. 1178—1180.

Хлудова Л.К., Соколов Е.Н. Ионные каналы в электрической чувствительности командного нейрона // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1983. № 2. С. 79—85.

Ярмизина А.Л. Пластичность нейрона // Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975. С. 87—108.

Bailey C.H., Chen M. Structural plasticity at identified synapses during long-term memory in *Aplysia* // J. Neurobiol. 1989. Vol. 20. N 5. P. 254—262.

Bruner J., Tauc L. Habituation at the synaptic level in *Aplysia* // Nature. 1966. Vol. 210. N 2. P. 37—39.

Bullock T.H., Terzuolo C.A. Diverse forms of activity in the somata of spontaneous and integrating ganglion cells // J. Physiol. 1957. Vol. 138. P. 341—364.

Hagiwara S., Bullock T.H. Intracellular potentials in pacemaker and integrative neurons of the lobster cardiac ganglion // J. Cell. Physiol. 1957. Vol. 50. N 1(Aug). P. 25—47.

Kandel E.R., Spencer W.A. Cellular neurophysiological approaches in the study of learning // Physiol. Rev. 1968. Vol. 48. P. 65—134.

Pakula A., Sokolov E.N. Habituation in Gastropoda: behavioral, interneuronal and endoneuronal aspects // Habituation / Ed. by H.V.S. Peeke, M.J. Herz. N.Y., 1973. P. 35—107.

Н. Н. Данилова

АКТИВНОСТЬ МОЗГА И ЕЕ ИЗУЧЕНИЕ В ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЕ Е.Н. СОКОЛОВА

В статье приводятся результаты изучения активности мозга в психофизиологической школе Е.Н. Соколова. Показана роль нейронов новизны гиппокампа и неспецифических нейронов таламуса в происхождении процессов активации коры. У человека и животных выявлены резонансные свойства ЭЭГ и компонентов вызванных потенциалов. Сформулировано представление об ЭЭГ как суммарной активности множества локальных волновых генераторов. Выделен новый ЭЭГ-параметр в виде активированных частотно-селективных гамма- и бета-генераторов, отображающих активность пейсмекерных нейронов в локальных нейронных сетях, подтверждающий концепцию векторного кодирования информации.

Ключевые слова: ориентировочный рефлекс, новизна, осцилляторная активность мозга, частотно-селективный генератор, эквивалентный диполь, пейсмекерный нейрон, локальная нейронная сеть, векторное кодирование.

The article is devoted brain activity and its investigation in the psychophysiological school by E.N. Sokolov. The role of novelty neurons in hippocampus and nonspecific neurons of thalamus in an origin of cortical activation processes is shown. Resonance properties of EEG and evoked potentials components in human and animals are revealed. Representation about EEG as a total activity of set of local wave generators is formulated. The new EEG-parameter as activated frequency-selective gamma- and the beta-generators displaying activity of pacemaker neurons in local neuron networks, confirming the concept of vector coding the information is allocated.

Key words: orienting reflex, novelty, oscillatory brain activity, frequency-selective generator, equivalent dipole, pacemaker neuron, local neuron network, vector coding.

Исследование активности мозга в научной школе Е.Н. Соколова началось с изучения *ориентировочного рефлекса* (ОР), его активирующей функции. ОР впервые был представлен как многокомпонентная реакция активации, проявляющая себя в изменении вегетативных, моторных параметров и электрической активности мозга (Виноградова, 1959; Голубева, 1955, 1959; Данилова, 1958, 1959; Парамонова, 1958; Соколов, 1958). Этот комплекс физиологических реакций обеспечивает снижение

Данилова Нина Николаевна — докт. психол. наук, профессор кафедры психофизиологии ф-та психологии МГУ. *E-mail:* danilovan@mail.ru

Работа выполнена при финансовой поддержке РФГФ (грант № 10-06-00481а).

сенсорных порогов, что подтверждает его активирующий характер. Это позволило Е.Н. Соколову говорить о самостоятельном сенсорном компоненте ОР (Михалевская, 1958; Соколов, 1958; Стеклова, 1958).

Рассматривая активацию в составе безусловного ОР, Е.Н. Соколов показал, что ее источником является новизна, которая возникает как продукт рассогласования предъявляемого стимула со следами, формируемыми в памяти. Важность новизны в порождении реакций активации Е.Н. Соколов подчеркивает уже в своих ранних работах.

Более того, он расширил понятие новизны, связав ее не только с безусловным ОР, но и с условными рефлексам (Соколов, 1958). Показав, что сама процедура выработки условных связей автоматически вызывает появление реакции ориентировочного типа на будущие условные стимулы, он ввел понятие условного ОР. На начальном этапе обучения условный ОР является важным фактором успешности формирования условного рефлекса. По мере формирования условных рефлексов его выраженность падает. Появление условного ОР на будущий условный сигнал — это реакция активации, которая также возникает на новизну, содержащуюся в новой комбинации индифферентного стимула с подкреплением.

С позиции предложенных Е.Н. Соколовым требований к психофизиологическим исследованиям «человек—нейрон—модель» важно понимать, как формируются процессы активации в мозге и какой вклад в этот механизм вносят нейроны различных структур мозга. Восприятие, память, научение и другие психические процессы требуют активации мозга, т.е. работы модулирующей системы, которая представлена группой мозговых центров, образующих распределенную систему, регулирующую процессы активации и инактивации.

Существует множество экспериментальных доказательств того, что отключение или частичное разрушение модулирующей системы делает невозможным формирование многих условных рефлексов, навыков и ведет к нарушению врожденного поведения (Bear, Singer, 1986).

Реакция десинхронизации нейронов неспецифического таламуса в составе электроэнцефалографического компонента ориентировочного рефлекса

Чтобы понять, как сигналы новизны, формируемые в гиппокампе, достигают коры и вызывают изменения ее электрической активности в виде ЭЭГ-компонента ОР, были исследованы функции неспецифических (n.Ret и n.VA) и специфических (n.LG) структур таламуса (Данилова, 1970а, 1984; Данилова и др., 1975). Таламус представляет собой одну из важных подкорковых структур мозга, в которой сенсорные сигналы, следующие по специфическим путям, прежде чем достигнут коры, прерываются и модулируются со стороны его неспецифических образований.

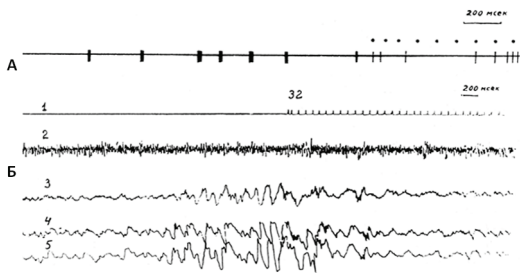


Рис. 1. Причастность нейронов неспецифического таламуса к реакциям синхронизации/десинхронизации коры. Пачечная активность неспецифического нейрона таламуса коррелирует с альфаподобными волнами кортикограммы кролика. Звуковая ритмическая стимуляция, подаваемая на фоне альфаподобной активности, параллельно разру-

шает ее и пачки спайков нейрона, заменяя их одиночными нерегулярно следующими спайками. А — запись активности неспецифического нейрона на фоне альфаподобной волновой активности коры и ее изменений, вызванных звуковой стимуляцией. Б: 1 — отметка звуковой стимуляции; 2 — ЭМГ конечности; 3, 4, 5 — регистрация вживленными электродами неспецифического таламуса, передних и задних областей коры кролика в состоянии спокойного бодрствования. Следует обратить внимание на различие скорости временной развертки для нейронной активности и полиграфической регистрации макро электродами

В результате этих исследований впервые был описан нейронный механизм корковой реакции десинхронизации (Данилова, 1970а). ЭЭГ-компонент ОР, который у человека представлен депрессией альфа-ритма и увеличением мощности высокочастотных колебаний, формируется нейронами неспецифического таламуса. Во время активации неспецифические таламические нейроны реагируют десинхронизацией своей пачечной активности. Эта реакция представлена случайно следующими одиночными спайками, приходящими на смену сериям регулярно появляющихся пачек спайков и образующими ритмические последовательности. Таким образом, у неспецифических нейронов таламуса выявлена реакция десинхронизации в виде разрушения пачечной активности, которой в коре мозга кролика соответствует разрушение альфаподобной волновой активности (рис. 1).

Реакция десинхронизации пачечной активности нейронов неспецифического таламуса воспроизводит все свойства ОР. При повторении одного и того же стимула она угасает. Это проявляется в укорочении ее длительности и параллельном снижении частоты одиночных потенциалов действия. В результате привыкания к многократно повторяющемуся стимулу (звуку) у нейронов неспецифического таламуса формируется другой сигнал. Он представлен усилением пачечной активности во время предъявления самого стимула или реакцией синхронизации. Параллельно этому в фоне между предъявлениями стимулов также развивается усиление пачечной активности нейрона. Реакция десинхронизации нейронов неспецифического таламуса на некоторое время может быть восстановлена после применения экстрараздражителя, вызывающего эффект растормаживания ОР. Таким образом, сигналу новизны, сформированному в гиппокампе (Виноградова, 1970), соот-

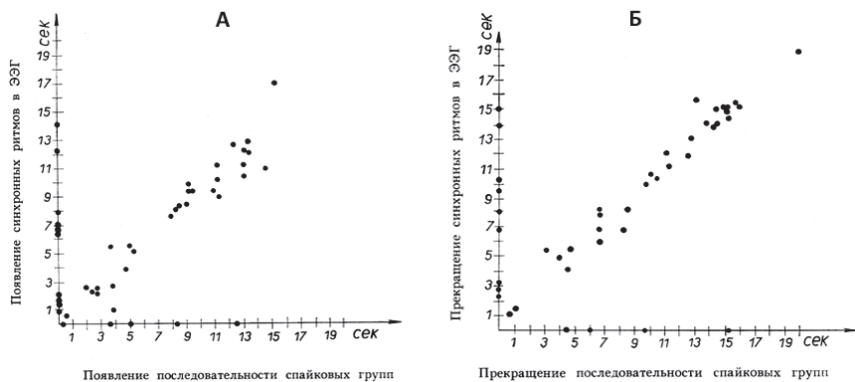


Рис. 2. Корреляционные поля, отображающие время совместного появления (А) и исчезновения (Б) последовательностей пачек спайков неспецифического нейрона таламуса и всплеск альфаподобного ритма в коре. По горизонтали — время начала и конца последовательностей из пачек спайков, по вертикали — то же для всплеск альфаподобной активности (Данилова, 1970б)

ветствует реакция десинхронизации пачечного ритма неспецифических нейронов таламуса.

Исследование реакций десинхронизации и синхронизации у нейронов неспецифического таламуса при параллельной регистрации электрической активности коры мозга кролика показало, что эти реакции соответственно представлены в коре подавлением и усилением альфа-подобной активности. Показана высокая корреляция между временем появления и исчезновения в коре всплеск альфаподобной активности и временем возникновения и разрушения последовательностей пачек спайков у неспецифических нейронов таламуса кролика. На рис. 2, А, Б представлены корреляционные поля для альфаподобных всплеск коры и последовательностей, образуемых регулярно следующими пачками спайков параллельно регистрируемого нейрона неспецифического таламуса. Можно видеть хорошее совпадение во времени их появления и исчезновения.

Таким образом, проекция нейронов новизны и тождества гиппокампа на кору опосредована промежуточной инстанцией — нейронами неспецифического таламуса, которые вносят свой вклад в изменение волновой активности коры и формируют десинхронизацию/синхронизацию ее активности в зависимости от выраженности ОР.

Электроэнцефалограмма как суммарная активность множества волновых генераторов

Ритмический характер сенсорного стимула оказывает сильное воздействие на электрическую активность мозга, выражающееся в усилении

мощности частотных составляющих ЭЭГ, которые совпадают с частотой следования стимула или кратны ей. Эту реакцию называют усвоением или навязыванием ритма. В тех случаях, когда хотят подчеркнуть ее сложный гармонический состав, говорят о «реакции перестройки биотоков мозга». Усвоение ритма зависит от функционального состояния, которое может быть определено по частотному спектру электрической активности мозга. В условиях бодрствования высокие частоты усваиваются хорошо, а низкие — плохо (Данилова, 1958, 1959, 1961). С развитием сонного торможения и появлением в ЭЭГ медленно-волновой активности начинают воспроизводиться лишь ритмы низкой частоты. Поэтому реакция усвоения ритма часто используется для диагностики функционального состояния, а также для выявления задержки развития нервной системы детей.

Реакция усвоения ритма имеет сложный состав. Она может содержать несколько гармоник: первую, совпадающую с частотой следования сенсорного стимула, и более высокие — вторую, третью, в два или три раза превышающие частоту стимуляции. В ее составе также могут появляться субгармоники — волновая активность на частоте в два или три раза ниже частоты стимуляции. Субгармоники можно наблюдать как ответ на вспышки высокой частоты в условиях бодрствования, так и на вспышки, следующие с частотой альфа-ритма, в состоянии дремоты или медленно-волнового сна. С развитием сонного торможения в гармоническом составе реакции усвоения увеличивается вклад низких гармоник при параллельном снижении высоких (рис. 3). При активации субъекта изменение гармонического состава идет в противоположном

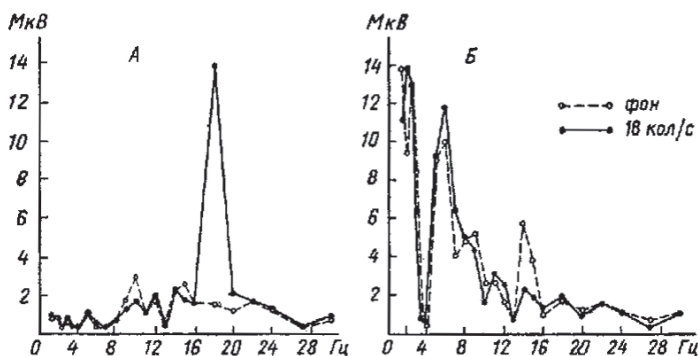


Рис. 3. Усвоение высокой частоты мельканий (18/сек) в бодрствовании (А) и исчезновение ее на стадии медленно-волнового сна (Б). Частотный спектр ЭЭГ до (пунктир) и во время световых мельканий с частотой 18/сек и интенсивностью в 40 люксов (сплошная линия). Эпоха анализа 8 секунд (Исп. М-ва) (Данилова, 1960)

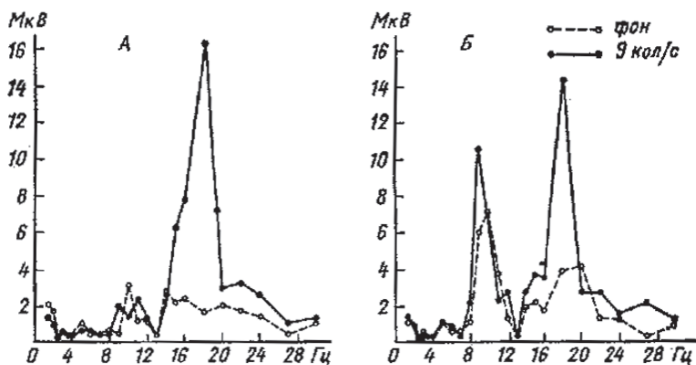


Рис. 4. Уменьшение второй гармоники (18/сек) и усиление первой (9/сек) при переходе от активного бодрствования (А) к спокойному (Б) с альфа-ритмом на вспышки света с частотой 9/сек (20 люксов). Эпоха анализа 8 секунд (Исп. М-ва)

направлении — в сторону усиления высокочастотных составляющих, кратных частоте стимуляции (рис. 4).

На гармонический состав реакции усвоения влияет интенсивность самих вспышек света. Чем выше интенсивность вспышек, тем больше вклад высоких гармоник. В.А. Ильянок (1990) детально исследовал гармонический состав реакции усвоения в зависимости от изменения интенсивности и частоты световых вспышек. При использовании широкого диапазона интенсивностей и частот световых мельканий ему удалось впервые показать, что при высокой интенсивности вспышек верхний предел усвоения ритма в зрительной коре головного мозга человека может достигать 160 Гц, а не 60—70 Гц, как это было известно ранее. У большинства испытуемых предел следования зрительной коры мозга за ритмом интенсивных вспышек действительно не превышает 60—70 Гц. Однако у 20% лиц он находится между 70 и 160 Гц. При этом высокие гармоники, превышающие ритм вспышек в 2—8 раз, могут возникать в диапазоне до 100 Гц. Исследуя влияние люминесцентных ламп на электрическую активность мозга, он доказал, что кора головного мозга многих людей усваивает ритм высокочастотных (100 Гц) пульсаций светового потока люминесцентных ламп и может длительно работать в этом режиме. Это повышает утомляемость и снижает производительность труда.

На основе исследования изменений гармонического состава реакции усвоения в цикле сон—бодрствование был разработан метод экспресс-диагностики функциональных состояний (Данилова, 1984, 1992). Он включает однократное применение ритмической стимуляции на одной из частот альфа ритма при длительности не более 10 с

и по данным частотного состава гармоник позволяет делать вывод о функциональном состоянии субъекта. В отличие от традиционного способа диагностики, когда применяются вспышки разных частот, чтобы найти ту, которая вызывает максимальный ответ, предлагаемый метод сокращает время тестирования и делает заключение более надежным. Экспресс-диагностика по гармоническому составу реакции усвоения выявляет готовность волновых генераторов к осцилляторной активности одновременно в нескольких частотных диапазонах. Еще большей информативностью обладают амплитудные характеристики реакции перестройки биотоков мозга — зависимость мощности гармоник от интенсивности вспышек. На рис. 5 представлены амплитудные характеристики гармоник в составе реакции усвоения ритма световых мельканий, следовавших с частотой альфа-ритма (9 Гц), для двух функциональных состояний — бодрствования и медленно-волнового сна. Можно видеть, как «мнимое нарушение закона силы», характерное для состояния бодрствования, сменяется «истинным нарушением закона силы», которое связано с появлением парадоксальных реакций на более сильные стимулы во время сна.

Способность электрической активности мозга усваивать ритмы сенсорных стимулов или их гармоники, состав которых зависит от функционального состояния человека, позволяет рассматривать ЭЭГ как суммарную активность многих волновых генераторов с меняющи-

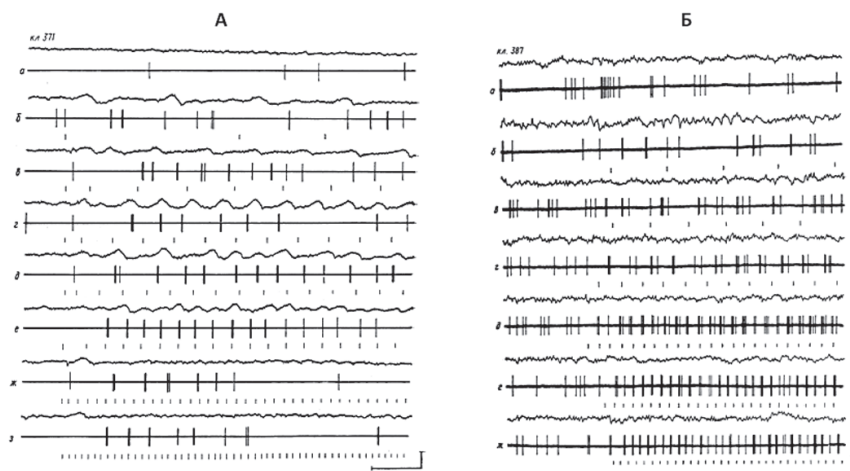


Рис. 5. Различие реакций усвоения ритма у нейронов неспецифического (А) и специфического (Б) таламуса. Наличие резонансной частоты у нейронов неспецифического таламуса (кл. 371) и отсутствие ее у специфических нейронов латерального колленчатого тела (кл. 387) при тестировании мелькающим светом разной частоты. а — фоновая активность нейронов; частота световых мельканий — 1 Гц (б), 2 Гц (в), 3 Гц (г), 4 Гц (д), 5 Гц (е), 10 Гц (ж), 15 Гц (Данилова и др., 1975)

мися резонансными характеристиками. Для проверки этой гипотезы были исследованы резонансные свойства компонентов зрительного ВП человека. Для этого в одном и том же эксперименте предъявлялись не только одиночные вспышки света, но и световые мелькания разной частоты от 2 до 20 Гц. Реакции усвоения, как и реакции на редкие одиночные вспышки, подвергались процедуре усреднения. Длительность усредненного ответа совпадала с интервалом между вспышками. Исследовались присутствие и амплитуда компонентов ВП в составе реакции усвоения в зависимости от частоты мельканий. Это позволило исследовать их резонансные характеристики. У человека было выявлено две самостоятельные резонансные системы: низкочастотный и среднечастотный генераторы альфа-ритма (Данилова, 1984). Генераторы различались резонансными частотами и компонентами ВП, за счет которых достигалось состояние резонанса, возникающее при совпадении частоты мельканий с их резонансной частотой. Среднечастотный генератор представлен компонентом ВП Н70-100. Его амплитуда достигает наибольших значений при световых мельканиях с частотой 9—10 Гц. Низкочастотный генератор имеет резонансную частоту в 7—8 Гц и представлен компонентом ВП Н150-170. Оба генератора находятся в реципрокных отношениях: усиление одного из них подавляет активность другого.

Исследование эффективности опознания целевого интервала среди других показало ее зависимость от соотношения активности низкочастотного и среднечастотного волновых генераторов, работающих на частоте альфа-ритма (Данилова, 1984; Danilova, 1986). Полученные результаты привели к следующим выводам. В условиях бодрствования эффективность деятельности человека может быть предсказана по соотношению активности низкочастотного и среднечастотного альфа-генераторов. Доминирование низкочастотного генератора связано с развитием состояния эмоциональной напряженности, дискомфорта и обуславливает низкие результаты опознания стимула, что особенно характерно для лиц с высокой реактивностью, определяемой по тесту Я. Стреляу. Активность среднечастотного альфа-генератора отображает состояние продуктивной напряженности, которое преобладает у лиц с низкой реактивностью, демонстрирующих более высокую эффективность деятельности — опознания целевого временного интервала, ранее предъявленного для запоминания (Данилова, 1984, 1992; Danilova, 1986).

Резонансные свойства компонентов ВП человека получили подтверждение и в экспериментах на животных (кроликах). Параллельно с записью электрокортикограммы, которая использовалась для последующего получения ВП и усредненной реакции усвоения ритма, у животных экстраклеточно регистрировалась активность нейронов специфического и неспецифического таламуса.

По данным ВП и реакции усвоения, получаемой для различных частот световых мельканий, у животных были обнаружены аналоги волновых генераторов человека. Они представлены двумя резонансными системами с близкими резонансными частотами: альфаподобной (3—4 Гц) и тета-активностью (5 Гц) (Данилова, 1984; Данилова и др., 1975). Генератор альфаподобной активности вносит свой вклад в амплитуду «медленного» негативного компонента ВП коры с пиковой латенцией в 200 мс. Активность тета-генератора отражается в увеличении амплитуды «быстрого» негативного компонента ВП кролика с пиковой латенцией в 150 мс (Данилова, 1984). Выявлено функциональное сходство отношений между генераторами альфаподобной и тета-активности кролика, с одной стороны, и среднечастотным и низкочастотным генераторами альфа-ритма человека — с другой. Оптимальными условиями для усиления активности низкочастотного альфа-генератора человека и генератора тета-ритма кролика является напряженное эмоциональное бодрствование. Возрастание же активности среднечастотного альфа-генератора человека и усиление альфаподобной активности у кролика наблюдается в спокойном бодрствовании. При этом реципрокный характер взаимоотношений двух типов генераторов обнаружен как у человека, так и у кролика. Высокий уровень активности низкочастотного альфа-генератора человека и его аналога — генератора тета-активности у кролика подавляют ритмическую активность среднечастотного альфа-генератора человека и его аналога — генератора альфаподобной активности у кролика. И только при снижении активности низкочастотного альфа-генератора у человека создаются условия для проявления резонанса среднечастотного альфа-генератора.

Высокая корреляция пачечной активности нейронов неспецифического таламуса с синхронизацией волновой активности коры указывает на их тесное взаимодействие. Однако остается неясным, где, в каких структурах мозга возникают резонансные свойства, которые демонстрируют корковые компоненты ВП. Эти качества присущи коре или они имеют подкорковое происхождение?

Чтобы получить ответы на эти вопросы, были изучены резонансные свойства нейронов трех структур таламуса: неспецифического таламуса, подушки и специфического ядра таламуса (латерального коленчатого тела — ЛКТ), передающего зрительные сигналы в зрительную кору по специфическому пути.

В неспецифическом таламусе кролика выявлен нейронный механизм волнового генератора альфаподобной активности. Его основным элементом являются неспецифические нейроны со свойством авторитмичности, демонстрирующие состояние резонанса. Нейроны неспецифического таламуса спонтанно генерируют ритмические последовательности пачек спайков, следующих с частотой около 3—4 Гц. Когда частота световых мельканий совпадает с ритмом их пачечной

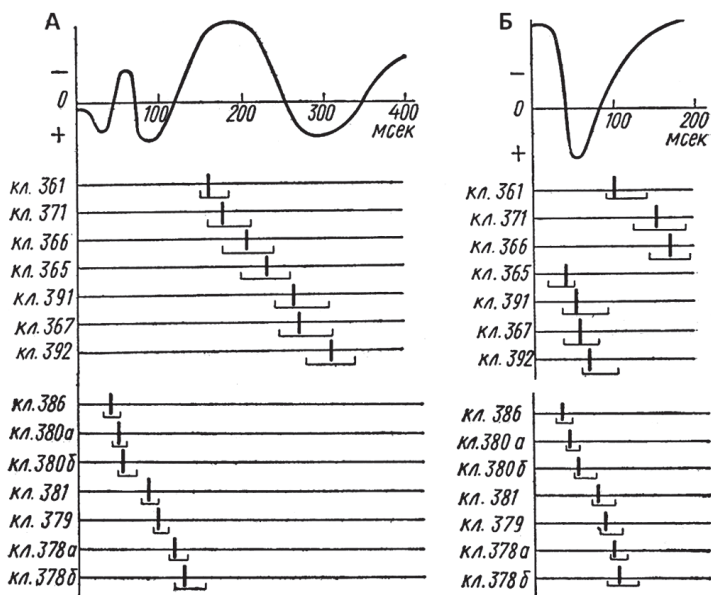


Рис. 6. Схема связи пачечной активности неспецифических и специфических нейронов таламуса по «ведущей пачке спайков» с негативным и следующим позитивным компонентами ВП (А) и реакции усвоения (Б) на частоте 5/сек в зрительной коре кролика. Пачка спайков каждого неспецифического нейрона по фазе привязана к определенному участку негативной или позитивной волны ВП. Эту связь она сохраняет с теми же негативными и позитивными волнами в составе реакции усвоения на световые мелькания, следующих с частотой 5/сек. Пачки спайков специфических нейронов латерального коленчатого тела — специфического ядра таламуса, реагирующего на зрительную стимуляцию, имеют более короткую латенцию и сохраняют ее как во время ВП, так и реакции усвоения ритма. Их пачки спайков не привязаны по фазе к негативно-позитивным компонентам ВП и реакции усвоения ритма. Клетки с номерами 361—392 зарегистрированы в неспецифическом, а клетки 386—3786 — в специфическом таламусе (Данилова, 1984)

активности, возникает состояние резонанса, которое проявляет себя в максимальном усилении этого ритма на данной частоте стимуляции (рис. 6, А).

Нейроны ЛКТ в отличие от неспецифических нейронов таламуса усваивают ритмы световых мельканий в более широком диапазоне частот. Большинство нейронов (83%) воспроизводят ритм световых мельканий с частотой от 4 до 17 Гц. У меньшей части нейронов (17%) реакция усвоения сдвинута в область более высоких частот от 9 до 17 Гц (рис. 6, Б). Диапазон частот, который усваивает подушка таламуса, более узок и не превышает 9 Гц. Резонансные состояния, так же как и для ЛКТ, не выявлены.

Пачка спайков каждого неспецифического нейрона по фазе привязана к своему участку «медленного» негативного компонента ВП зрительной коры кролика и к этому же компоненту в составе реакции усвоения (рис. 7, А). Таким образом, пачечная активность неспецифических нейронов связана с компонентом ВП коры. Реакция усвоения ритма у нейронов ЛКТ формируется начальной пачкой спайков с коротким латентным периодом, поэтому пачки спайков не привязаны по фазе к «медленному» негативному компоненту ВП (рис. 7, Б).

Особенности реакций нейронов неспецифического таламуса позволяют рассматривать их в качестве эндогенных генераторов с резонансными свойствами, влияние которых на кору усиливается в условиях спокойного бодрствования животного.

Специфические нейроны таламуса отличает способность к воспроизведению широкого диапазона ритмов, с которыми приходят к ним сигналы. Подобные системы называют частотными фильтрами. Специфические нейроны таламуса относятся к широкополосным частотным фильтрам.

Обе системы нейронов проецируются в кору. Однако их основное взаимодействие реализуется во время реакции усвоения, вызываемой мельканием света на резонансной частоте для неспецифических нейронов таламуса. В этих условиях сигналы от неспецифических и специфических нейронов таламуса совпадают во времени, что облегчает

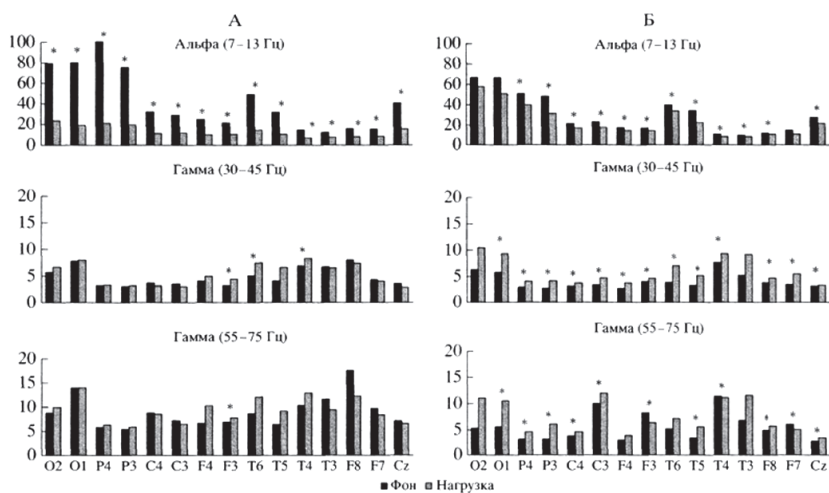


Рис. 7. Спектральная мощность альфа- и гамма-ритма в фоне и ее изменении под влиянием арифметической нагрузки (перемножение двузначных чисел на двузначные). Групповые данные (А) — эксперимент без временного ограничения и (Б) — с временным ограничением. По оси абсцисс — отведения ЭЭГ, по оси ординат — мощность, мВ². * — достоверное отличие от фона при $p < 0.05$ (Ведерко и др., 2007)

ответ корковых нейронов и увеличивает амплитуду реакции усвоения ритма, регистрируемую от коры. Таким образом, волновые генераторы неспецифического таламуса вносят значительный вклад в фоновую ритмику коры и реакцию усвоения ритма, которые демонстрируют резонансные свойства.

Итак, применяя процедуру усреднения для реакции усвоения ритма на световые мелькания разной частоты, мы впервые выявили резонансные свойства у компонентов ВП, регистрируемых от коры. Это позволило говорить о существовании в мозге волновых генераторов с резонансными характеристиками, т.е. избирательно настроенными на генерацию определенной частоты. Их активность достигает максимума, когда частота внешнего сигнала совпадает с их резонансной частотой. Такие генераторы были выявлены в неспецифическом таламусе, оказывающем модулирующее влияние на кору. Однако это не означает, что кора мозга лишена подобного механизма и не способна к независимой от таламуса генерации ритмической волновой активности. Как будет показано далее, кора мозга, так же как и многие другие структуры мозга, участвует в ритмогенезе ритмической волновой активности.

Реакция усвоения ритма сенсорного воздействия как выявление готовности волновых генераторов к осцилляторной активности

Реакция усвоения ритма зависит от фоновой ритмики, отображающей функциональное состояние, однако отношения между реакцией усвоения и изменением фоновой ритмики во время световых мельканий не были ясны. Чтобы прояснить эту проблему, были проведены опыты с многократным применением мелькающего света фиксированной частоты, сопровождающимся угасанием ОР. Использовались три группы частот световых мельканий: в диапазоне ритмов тета, альфа и бета. Анализ частотного спектра ЭЭГ во время предъявления световых мельканий показал существование двух реакций, которые в процессе угасания ОР плохо коррелировали между собой. Первая реакция — изменение фоновой ритмики, гармонически не связанной с частотой световых мельканий (частотно-неспецифическая реакция); вторая — собственно реакция усвоения ритмов (частотно-специфическая реакция) (Данилова, 1961а, б, в). Частотно-неспецифическая реакция наиболее часто выглядела как усиление бета-ритма или как параллельное подавление ритмов альфа и бета, когда бета-ритм представлял вторую гармонику альфа-ритма. Частотно-специфическая реакция показала тесную связь с динамикой угасания и растормаживания ОР в отличие от частотно-неспецифической реакции, которая плохо отражает колебания ориентировочного возбуждения при угасании и растормаживании ОР. Частотно-специфическая реакция представлена несколькими гармониками, состав которых смещается в сторону увеличения вклада

высоких гармоник при растормаживании ОР и выработке условного двигательного рефлекса. С угасанием ОР ее частотный состав смещается в противоположном направлении. Частотно-специфическая реакция оказалась более тонким показателем активности, чем частотно-неспецифическая. При отсутствии частотно-неспецифической реакции гармонический состав частотно-специфической реакции указывает на уровень активности мозга. Неожиданный звук, вызывая изменения в частотно-специфической реакции, мог не влиять на фоновую ритмику и на частотно-неспецифические реакции во время световых мельканий. Частотно-специфические реакции связаны с резонансными характеристиками мозга. Появление реакции усвоения ритма позволяет определять те частоты, на которые настроены волновые генераторы, проявляющие готовность к осцилляторной активности. Эта информация не может быть получена из спектральной характеристики фоновой ЭЭГ и ее изменений.

Гамма-ритм как показатель генерализованной и локальной активности мозга

Изучение роли ритмов ЭЭГ, их пространственной синхронизации в обеспечении интегративной деятельности мозга стало одним из ведущих направлений в отечественной нейрофизиологии периода 1940—1970-х гг. Особо следует отметить работы М.Н. Ливанова (1972) и его последователей (Иваницкий, 1990; Свидерская, 1993; Свидерская, Королькова, 1997), которые, исходя из идей школы А.А. Ухтомского, показали роль синхронизации ритмов ЭЭГ в формировании функциональной связи между отделами мозга, вовлеченными в процесс обучения и реализацию различных видов когнитивной деятельности.

В 1980-х гг. внимание многих исследователей было переключено на изучение электрических, химических, ионных, внутриклеточных и молекулярных процессов в нейроне, что привело к потере интереса к осцилляторной активности мозга и ее функциям в обработке информации. Однако сегодня ритмическая активность мозга вновь стала предметом пристального внимания многих исследователей. Интерес к данной проблеме получил дополнительный импульс в результате открытия гамма-ритма — высокочастотной ритмической активности в диапазоне 30—200 Гц, верхняя граница которого, по некоторым данным, может быть сдвинута еще далее в высокочастотную область. Частотные параметры гамма-ритма близки к характеристикам нейронной активности, что позволяет рассматривать его как ЭЭГ-показатель активности нейронных сетей. Связь гамма-ритма с процессами перцепции, опознания, формированием образа (Singer, 1991), с обработкой семантической информации (Lutzenber et al., 1994; Pulvermuller et al., 1995), процессами сознания (Crick, Koch, 1990, 1995; Singer, 1991) дает основание авторам рассматривать гамма-ритм в качестве функциональ-

ных строительных блоков, включенных во все когнитивные и сенсорные процессы (Basar, 1999).

В России первые исследования гамма-ритма у человека были выполнены на кафедре психофизиологии факультета психологии МГУ им. М.В. Ломоносова (Астафьев, 1999; Данилова, Астафьев, 2000; Данилова, Дмитриева, 2002, 2003; Данилова и др., 2002; Данилова, Ханкевич, 2001). При этом были использованы не только традиционные методы измерения (мощность гамма-ритма), но и новый способ оценки уровня активности по сумме локализованных в структурах мозга его дипольных источников.

На 11 испытуемых было исследовано активное внимание, которое создавалось ситуацией выполнения простой сенсомоторной реакции на звуковой стимул, следующий с 5-секундным интервалом (Астафьев, 1999; Данилова, Астафьев, 2000). Изучались сопряженные изменения основных ритмов ЭЭГ (дельта, тета, альфа, бета и гамма в частотной полосе 30—45 Гц) с волновыми модуляторами RR-интервала сокращения сердечной мышцы. Мощность основных ритмов ЭЭГ у каждого испытуемого вычислялась по усредненной 5-секундной ЭЭГ. Вклад волновых модуляторов оценивался по 4-мерному векторному пространству. По данным корреляционного анализа, в условиях активного внимания присутствуют два типа реакций. Одна из них представлена генерализованной реакцией усиления мощности гамма-ритма, параллельно с которой в меньшей степени увеличивается активность частот бета и тета. Этот комплекс реакций положительно коррелирует с ростом активности высокочастотного дыхательного модулятора сердечного ритма, работающего в частотной полосе 0.3—0.5 Гц. Другая реакция представлена отрицательными корреляциями ритмов бета, альфа и тета, с одной стороны, и низкочастотным дыхательным модулятором (0.12—0.3 Гц) — с другой. По-видимому, она отражает периоды снижения активности мозга, которые чередуются в условиях активного внимания с периодами активации, которые прежде всего представлены ростом мощности гамма-ритма. В этом же исследовании методом подсчета числа локализаций гамма-источников (модель одного подвижного эквивалентного диполя) дополнительно выявлена фазическая реакция гамма-ритма в виде увеличения сенсорного компонента в составе ВП на интервале от 0 до 200 мс после стимула в условиях выполнения моторной реакции на звуковой стимул.

Измерение уровня активности гамма-ритма количеством его дипольных источников оказалось эффективным средством различения функциональных состояний испытуемых, выполняющих одно и то же задание. Метод выявил большие индивидуальные различия при выполнении задания на оперативную память (Данилова, Ханкевич, 2001). Испытуемый должен был сравнивать текущий межстимульный интервал с предшествующим, сохраняемым в кратковременной памяти,

для определения целевого интервала, на который нужно было реагировать движением руки. Целевым интервалом был текущий, если он был короче предшествующего. Во время выполнения задания, требующего использования оперативной памяти, при общей картине увеличения числа диполей гамма-ритма достигаемый индивидуальный уровень активности был разным.

По динамике количества диполей, полученных для усредненной ЭЭГ длительностью в 10 с, было обнаружено увеличение сенсорного и когнитивного компонентов в виде возрастания количества гамма-источников во «временных окнах» 0—100 и 250—350 мс после стимула, а также две волны поздней активности: первая — на 2—3 с и вторая, более поздняя, — на 7—10 с после стимула. Последние были интерпретированы как выражение ОР и операций обращения к памяти.

В более позднем исследовании было показано, что арифметическая нагрузка (перемножение двузначных чисел) вызывает генерализованную реакцию гамма-ритма, которая появляется параллельно с депрессией альфа-ритма (Ведерко и др., 2007). Перемножение чисел в условиях ограничения времени (до 15 с) вызывало более интенсивный рост мощности суммарной активности гамма-ритма (30—45 Гц) относительно эксперимента, в котором ограничения по времени не было. При этом число электродов, регистрирующих гамма-ритм, увеличивалось (там же). Для депрессии альфа-ритма такой зависимости выявлено не было. Она одинаково представлена в обоих экспериментах. Гамма-ритм является ЭЭГ-показателем активности мозга, более тонко, чем депрессия альфа-ритма, дифференцирующим уровни его активности.

Уровень нагрузки определяется не только сложностью решаемой задачи, но и эмоциональной значимостью воспринимаемой информации. Известно, что восприятие эмоционально-негативных событий оказывает более сильное воздействие на человека, чем восприятие эмоционально-позитивных событий. Чтобы проверить зависимость генерализованной реакции гамма-ритма от эмоциональной значимости стимула, мы провели эксперименты с предъявлением фотографий лиц, переживающих эмоциональные состояния, противоположные по знаку. Из атласа П. Экмана были отобраны фотографии с эмоциями «ужас» и «счастье» (Ведерко и др., 2005). Исследование выполнено на 24 испытуемых. Каждая эмоция воспроизводилась по 112 раз (8 разных фотографий повторялись по 14 раз). Для каждого участника эксперимента рассчитывалась усредненная мощность спектра гамма-ритма (30—45 Гц) для 15 отведений ЭЭГ. Выявлено два уровня активности гамма-ритма, который определялся воспринимаемой эмоцией. Наибольшая мощность генерализованной гамма-активности возникала при восприятии «ужаса». Восприятие «счастья» вызывало менее выраженную реакцию. В обоих случаях фокусы активности гамма-ритма были сходными. Они появлялись в зрительной и височной коре в одном или в обоих полуша-

риях. Подобное распределение активности объясняется вовлечением нейронов-детекторов зрительной и гностических нейронов височной коры, как это показано на животных. В группе испытуемых, у которых восприятие эмоций сопровождалось дополнительной когнитивной активностью (анализом, оценкой, сравнением), вызванной критическим отношением к предъявляемым фотографиям, фокус мощности гамма-ритма перемещался в левую фронтальную зону коры.

Осцилляторная активность мозга зависит от метаболических и биохимических процессов. Современные исследования, выполненные методом фМРТ, подтверждают связь гемодинамического сигнала с волновыми, электрическими процессами ЭЭГ, в том числе с гамма-ритмом (Drew et al., 2008). Поэтому в экспериментах с восприятием эмоций «ужаса» и «счастья» мы исследовали связь гамма-ритма с биохимическими показателями, полученными из мочи испытуемых, собираемой после каждой серии отдельно. Исследовалось содержание и взаимодействие трех параметров свободнорадикальных процессов в организме: СПА (супероксид-перехватывающая активность), МНО (метаболит оксида азота) и ТБКАП (продукты, реагирующие с тиобарбитуровой кислотой) в мозге.

Наиболее мощная реакция гамма-ритма, возникающая при восприятии лицевой экспрессии эмоции «ужаса», сочеталась со снижением в моче всех трех биохимических параметров и нарушением их баланса, что отражалось в появлении между ними отрицательных корреляций. Такой комплекс реакций указывает на высокий уровень эмоционального напряжения. Восприятие положительной эмоции «счастья» вызывало менее интенсивное усиление гамма-активности и положительные корреляции между биохимическими показателями. Таким образом, впервые было показано существование биохимических факторов, по-разному формирующих свои взаимоотношения в зависимости от интенсивности генерализованной реакции гамма-ритма (Ведерко и др., 2005).

В следующей работе было продолжено изучение связи гамма-активности с биохимическими показателями, состав которых был расширен за счет включения адреналина (А) и норадреналина (НА) (Ведерко и др., 2007). Чтобы более точно дифференцировать различные функциональные состояния испытуемых, в эксперименте параллельно регистрировалась ЭКГ. Ритмограмма ЭКГ использовалась для определения вклада волновых модуляторов сердечного ритма, которые, как ранее было показано, взаимодействуют с основными ритмами ЭЭГ (Данилова, Астафьев, 2000). В качестве информационной нагрузки использовалось решение арифметических задач (перемножение двузначных чисел) с ограничением по времени и без него. Впервые были выявлены локальные реакции гамма-активности, которые положительно коррелировали с биохимическими показателями свободнорадикального окисления (СПА и ТБКАП). Они возникали только под отдельными электро-

дами на фоне генерализованного усиления мощности гамма-ритма, охватывающего всю кору. Наиболее отчетливо локальные реакции активации представлены в эксперименте с временным ограничением для решения задач. Более сложные отношения выявлены между локальными реакциями гамма-ритма и адреналином. В эксперименте, когда информационная нагрузка вызывала заметное увеличение содержания адреналина, локальные реакции гамма-ритма отрицательно коррелировали с содержанием адреналина. Эти отношения наблюдались в эксперименте, когда принятие решения ограничивалось временными рамками. Они могут быть объяснены развитием стресса, в частности за счет увеличения продолжительности самого эксперимента. В эксперименте с ограничением по времени содержание адреналина падало относительно фона и в этих условиях локальные реакции активации, представленные усилением гамма-ритма, положительно коррелировали с содержанием адреналина. Таким образом, впервые показана роль компонентов системы свободнорадикального окисления (СПА и ТБКАП) и их положительная корреляция с локальными реакциями усиления гамма-ритма. Выявлена связь локальных реакций гамма-ритма и с уровнем содержания адреналина. Когда его много, корреляции отрицательные, стресс создает неблагоприятные условия для активации гамма-ритма. На фоне низкого уровня адреналина локальные реакции гамма-ритма коррелируют с ним положительно.

Таким образом, выявлены генерализованные и локальные реакции активации гамма-ритма, которые хорошо согласуются с предложенной Е.Н. Соколовым классификацией форм реакций активаций ЭЭГ. Рассматривая депрессию альфа-ритма, он говорил об активации генерализованного и локального типа, тонических (длительных) и фазических (кратковременных) реакциях.

Следует отметить, что в рассмотренных выше работах использовался традиционный способ измерения гамма-ритма — по мощности. В тех случаях, когда сумма диполей рассматривалась как мера активности гамма-ритма, диполи вычислялись для широкой полосы гамма-ритма (30—45Гц), иначе — для его суммарной активности. Следующий шаг в изучении гамма-ритма связан с разработкой нового метода, базирующегося на представлении о пейсмекерной природе ритмогенеза осцилляторной активности мозга.

Частотно-селективные генераторы как отображение активности локальных нейронных сетей

Понять механизм когнитивных процессов в рамках подхода «человек—нейрон—модель» означает понять устройство и логику работы реализующих этот процесс нейронных сетей, а также нейрофизиологические механизмы, посредством которых достигается активация спе-

специализированных нейронных сетей и обеспечивается их взаимодействие в составе функциональных систем.

За счет каких процессов в специализированной нейронной сети достигаются эффекты облегчения и активации, позволяющие ей реализовать свои функции? Как найти в ЭЭГ отображение активности локальных нейронных сетей? ЭЭГ-реакция в виде блокады альфа-ритма мало говорит о событиях, которые происходят в активированных локальных нейронных сетях.

Современные данные о структуре и функциях отдельного нейрона указывают на связь процесса активации локальной нейронной сети с появлением в ней осцилляторной активности, которая позволяет ей реализовывать свои функции. Биологические клетки от нейронов до одноклеточных организмов обладают способностью к генерации эндогенной волновой активности. Сегодня нейрон рассматривают как активно и динамично работающую часть машины — мощной вычислительной системы (Buzsaki, 2006). Этому мы обязаны открытием множества ионных каналов в клеточной мембране, которые обеспечивают движение ионов между внутренней и внешней сторонами клетки. Каждый нейрон состоит из множества потенциальных эндогенных генераторов, чьи характеристики обусловлены свойствами различных ионных каналов и плотностью их распределения по нейронной мембране. Особенности активации нейрона — следствие координации ионных каналов мембраны, контролируемой нейронной сетью, в составе которой находится нейрон. Поэтому каждый нейрон может выполнять свои осцилляторные функции множеством способов. Открытие и закрытие ионных каналов зависит от мембранного потенциала, нейротрансмиттеров, модуляторов и других факторов. Нейронная сеть оказывает сильное торможение на многие нейроны, находящиеся в ее составе. Примером могут служить результаты исследования на интактной соматосенсорной коре крысы. Показано, что под влиянием анестезии появляются нейроны с ритмической активностью на частоте 7—13 Гц. Каждый нейрон осциллирует независимо друг от друга и от фокального потенциала. На этом основании авторы приходят к заключению, что анестезия освобождает нейроны от влияний нейронной сети. В результате снятия сетевого торможения можно видеть истинное индивидуальное поведение нейронов — их осцилляции (Buzsaki, 2006). Подобный эффект (усиление осцилляторной активности) можно наблюдать у полностью изолированных нейронов, у которых разорваны связи с другими клетками. Такие нейроны способны длительно поддерживать ритмическую активность (Греченко, Соколов, 1979; Соколов, 1981, 2009).

Среди эндогенных генераторов различают генераторы, активность которых представлена ритмической последовательностью негативно-позитивных потенциалов, подпороговых относительно спайковых

разрядов нейрона. Их принято называть пейсмекерными нейронами, или водителями ритма. Пейсмекерный потенциал представляет собой регулярное колебание мембранного потенциала клетки, имеющее эндогенную природу. Пейсмекерные потенциалы характеризуются синусоидальной формой и широким частотным диапазоном — 0.1—200 Гц.

Пейсмекерный механизм, взаимодействующий с хемо- и электро-возбудимой мембраной, превращает нейрон в устройство «с встроенным управляемым генератором» (Соколов, Незлина, 2007). Эндогенные генераторы этого типа принимают участие в ритмогенезе электрической активности мозга (Соколов, 2003). Наряду с ритмическими эндогенными генераторами существуют неритмические. Они генерируют неритмический паттерн активности. Примером такого типа эндогенных генераторов могут быть командные нейроны. Генерируемый ими паттерн осцилляций активизирует группу мотонейронов, реализующих координированный моторный акт.

Пейсмекерные генераторы способны переводить локальную нейронную сеть из состояния покоя в режим активации. Появление в нейронной сети ритмической активности вызывает потенциацию ее синапсов и тем самым снижает ее пороги к входным сигналам. Данное положение подтверждается экспериментальными данными о том, что эффект посттетанической потенциации у пейсмекерного нейрона создает его пачечная активность: после пачки импульсов амплитуда постсинаптического потенциала на следующую пачку спайков возрастает (Греченко, Соколов, 1979).

Также показано, что высокочастотная ритмическая активность в локальной нейронной сети на частоте гамма-ритма выступает в качестве особого частотно-специфического механизма, селективно повышающего эффективность передачи сигнала, что улучшает распознавание стимулов.

Пейсмекерные нейроны обладают способностью к изменению частоты генерируемых потенциалов. Уровень мембранного потенциала — один из факторов, управляющих частотой осцилляций пейсмекерных нейронов. Его изменение включает разные группы потенциал-зависимых ионных каналов, определяющих частоту осцилляций. На специфических нейронах таламуса морских свинок исследована роль потенциал-зависимых ионных каналов кальция в генерации осцилляций на частоте ритмов гамма и альфа (Pedroarena, Llinas, 1997). С деполяризацией нейрона частота его осцилляций растет. Генерация гамма-осцилляций у нейрона-пейсмекера связана с активацией высокопороговых ионных каналов кальция, локализованных на его дендритах, и требует высоких значений деполяризации. За медленные альфа-осцилляции ответственна низкпороговая кальциевая проводимость на some того же нейрона, которые возникают при меньшем уровне деполяризации нейрона.

В соматосенсорной коре крысы, реагирующей на сигналы от вибрисс, выявлены потенциал-зависимые ионные каналы гиперполяризации (*H*-каналы), определяющие волновую активность сонных веретен коры. Возрастание гиперполяризации нейрона приводит к активации кальциевых и калиевых *H*-каналов, что определяет локальный и индивидуальный характер сонного веретена в каждом бочонке. В процессе ритмогенеза в каждом бочонке (колонке) соматосенсорной коры принимает участие не только пейсмекерный механизм, но и синхронизация интернейронов — звездчатых клеток через электрические синапсы, щелевые контакты их дендритов. На первых фазах сонного веретена возникает локальная подпороговая (до генерации импульсов) синхронизация активности нейронов в пределах одного бочонка. На последующих фазах возникает дистантная синхронизация, которая обеспечивается через химические синапсы (Сухов и др. 2007; Kirichenko et al., 2009).

Таким образом, нейроны, демонстрирующие пейсмекерные свойства, способны к коллективной синхронизации своей активности во времени и пространстве. Один из механизмов синхронизации осцилляторной активности — электротонический, возникающий за счет электрических синапсов, обеспечивает локальную синхронизацию. Другой механизм синхронизации — формирование дистантной синхронизации осцилляторной активности нейронов через химические синапсы. Появление синхронизации возможно за счет способности нейронов к перезапуску — смещению фазы осцилляций (reset), которое возникает на входной сигнал. Фазовый сдвиг зависит от параметров входного сигнала (Kazantsev et al., 2004; Pedroarena, Llinas, 1997).

Пейсмекерный нейрон обладает свойством пластичности (Греченко, 2008), благодаря которому, работая на разной частоте, он может быть включен в состав разных нейронных сетей. Биологические генераторы в виде нейронов с пейсмекерными свойствами широко представлены в различных структурах мозга и включены в различные психические функции. Они выявлены в неокортексе, таламусе, гиппокампе, мозжечке, нижней оливе и других структурах мозга (там же).

Способность пейсмекерных нейронов к генерации ритмических осцилляций и формированию коллективного поведения через локальную и дистантную синхронизацию создает наиболее простой и экономный механизм управления локальными сетями и формирования из них функциональных систем, чтобы они максимально реализовывали свои цели.

Обращает внимание высокая чувствительность пейсмекерных нейронов к внесинаптическому действию медиатора, температуры, света, уровню рН. На этом основании Е.Н. Соколов рассматривал их не только как интеграторы воздействий, поступающих по нервным путям от рецепторов, но и как центральные рецепторные элементы (цереброцепторы), отвечающие на прямые влияния внешней среды и внутрен-

ней среды самих нервных образований. Это расширяет управляющие функции пейсмекеров. Перевод латентных пейсмекерных нейронов в актуальные под влиянием температуры и света позволяет объяснить сезонные и суточные изменения поведения.

Рассмотренные выше свойства пейсмекерных нейронов находят свое отображение и в электрической активности мозга, которую мы регистрируем в виде ЭЭГ. Прежде всего, ЭЭГ имеет ритмическую составляющую в виде тета, альфа, бета, гамма и других ритмов. Важным свойством электрической активности мозга является ее способность к пространственно-временной синхронизации. Это качество присуще нейронам с пейсмекерными свойствами. Возможность получить вызванный потенциал в результате усреднения индивидуальных ответов на повторяющийся стимул может быть обусловлена только способностью нейронов к перезапуску, вызывающему одинаковый сдвиг фазы осцилляций в составе ВП на повторяющийся стимул. При постоянном стимуле сдвиг будет повторяться. Процедура усреднения выявит повторяющийся ответ.

В связи с проблемой ритмогенеза особое внимание вызывает высокочастотная активность мозга — гамма-ритм, мощность которого растет во время когнитивной деятельности. Выявлена корреляция гамма-ритма с процессом внимания (Spydel et al., 1979; Tiitinen et al., 1993), восприятием (Basar, 1999; Basar et al., 2001; Tallon-Baudry et al., 1995), памятью (Данилова, Астафьев, 2000; Данилова и др., 2002; Данилова, Ханкевич, 2001; Jensen, Lisman, 2005; Tallonbaudry et al., 1999), процессами сознания (Singer, Gray, 1995), выполнением семантических операций (Lutzenberger et al., 1994; Pulvermuller et al., 1995).

Высокая частота гамма-ритма и высокий уровень частотно-фазовой синхронизации гамма-осцилляций локального поля со спайковыми разрядами нейронов (Singer, Gray, 1995; Logothetis et al., 2001) позволяют рассматривать его как электроэнцефалографическое отображение активности пейсмекерных нейронов, встроенных в локальные сети.

Для проверки этой гипотезы и выявления активности локальных нейронных сетей по данным многоканальной регистрации ЭЭГ разработан новый метод. В его основу положена пейсмекерная гипотеза происхождения ритмов ЭЭГ. В дальнейшем он получил название микроструктурного анализа осцилляций (Данилова, 2004, 2005а, б, 2009). Метод использует данные многоканальной ЭЭГ при вычислении эквивалентных токовых подвижных диполей (Коптелов, 1988). Диполи определяются для узкополосных частотных составляющих, извлекаемых частотной фильтрацией с шагом в 1 Гц из потенциалов, связанных с событиями (ПСС). По полученным координатам эквивалентные диполи накладываются на структурные томографические магнитно-резонансные срезы индивидуального мозга. Сумма полученных диполей для выбранного кванта времени и частотного диапазона используется в

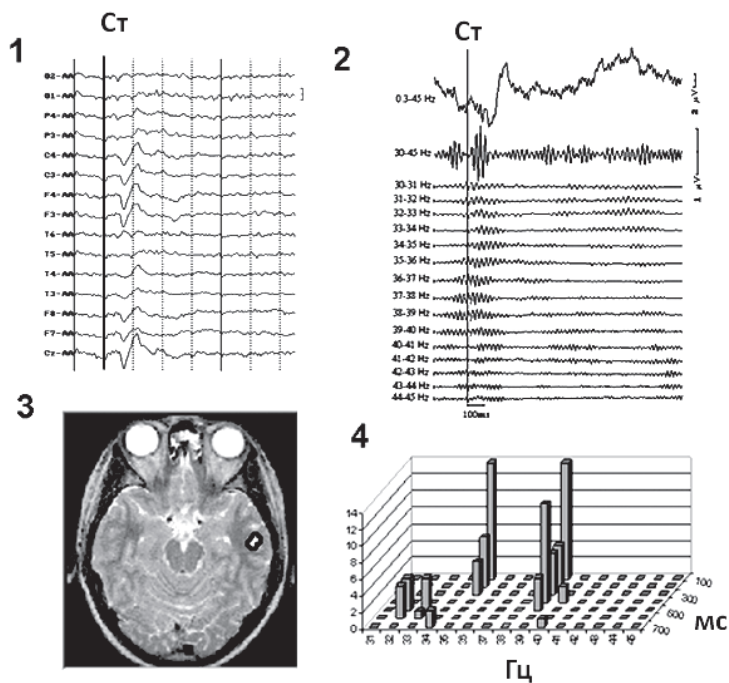


Рис. 8. Этапы метода микроструктурного анализа осцилляторной активности мозга: 1 — получение усредненного ВП, 2 — его узкополосная частотная фильтрация с шагом в 1 Гц, 3 — локализация эквивалентных диполей частотно-селективных генераторов на индивидуальные срезы мозга, полученные методом структурной МРТ, 4 — построение частотно-временных гистограмм активированных частотно-селективных генераторов. По горизонтали — шкала частот генераторов в Гц, по вертикали — сумма локализованных диполей, отображающих уровень активности генераторов, шкала времени в квантах по 100 мс ориентированна в глубину. Ст — момент предъявления стимула

качестве меры осцилляторной активности мозга. На рис. 8 представлены основные этапы метода микроструктурного анализа осцилляторной активности мозга.

С помощью данного метода выделен новый ЭЭГ-показатель активности локальных нейронных сетей в виде частотно-селективных гамма- и бета-генераторов, избирательно настроенных на свою частоту и отображающих активность пейсмекерных нейронов в локальных нейронных сетях. Его активность измеряется суммой локализованных эквивалентных диполей. Выявлена частотно-временная избирательность активности частотно-селективных генераторов (Данилова, 2005а, б, 2006а, б; Данилова, Быкова, 2003; Данилова и др., 2005). Генераторы, осциллирующие на соседних частотах, часто работают независимо друг от друга.

Активность частотно-селективных гамма-генераторов хорошо воспроизводит динамику угасания и растормаживания ОР. Суммарное число дипольных источников меняется пропорционально ориентировочному возбуждению. С развитием сонного торможения уменьшается число генераторов, работающих на высоких частотах, и увеличивается активность низкочастотных (Данилова, 2000; Данилова, Дмитриева, 2002, 2003).

Анализ мозговой локализации эквивалентных дипольных источников активированных гамма-генераторов позволяет выявлять те структуры мозга, в которых активирован тот или иной генератор. Этим способом можно получать карты очагов локальной активности мозга при реализации разных когнитивных процессов (Данилова, 2007а). Применение этого метода показало, что мозговая локализация эквивалентных диполей узкополосных гамма-генераторов характеризуется устойчивой привязкой к структуре мозга (Данилова, 2004, 2006а, б). Повторно появляющиеся диполи, отображающие активность определенного частотно-селективного генератора, могут длительно сохранять свою локализацию. Это говорит о том, что для активности частотно-селективных гамма-генераторов характерна не только частотно-временная, но и пространственная дискретность.

Изучение внимания методом микроструктурного анализа осцилляций показало, что при переходе от пассивного внимания к активному происходит изменение мозговой локализации активированных нейронных сетей (рис. 9). В условиях пассивного восприятия звука (индифферентная серия) локус активности возникает в модально-специфической

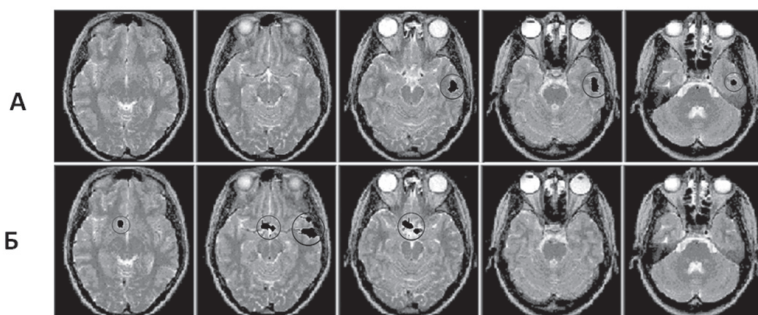


Рис. 9. Проекция дипольных источников частотно-селективного гамма-генератора, работающего на частоте в 35 Гц, на структурные аксиальные МРТ-срезы во время сенсорного ответа (0–100 мс) после включения звукового стимула для исп. М.С. Во время индифферентной серии (А) диполи локализованы в слуховой коре правого полушария. В серии с выполнением двигательной реакции на выключение звука (Б) диполи гамма-генератора, работающего с той же частотой 35 Гц, найдены в двух локальных зонах: в модально-специфической коре и медиальной префронтальной коре (Danilova, 2008a, b)

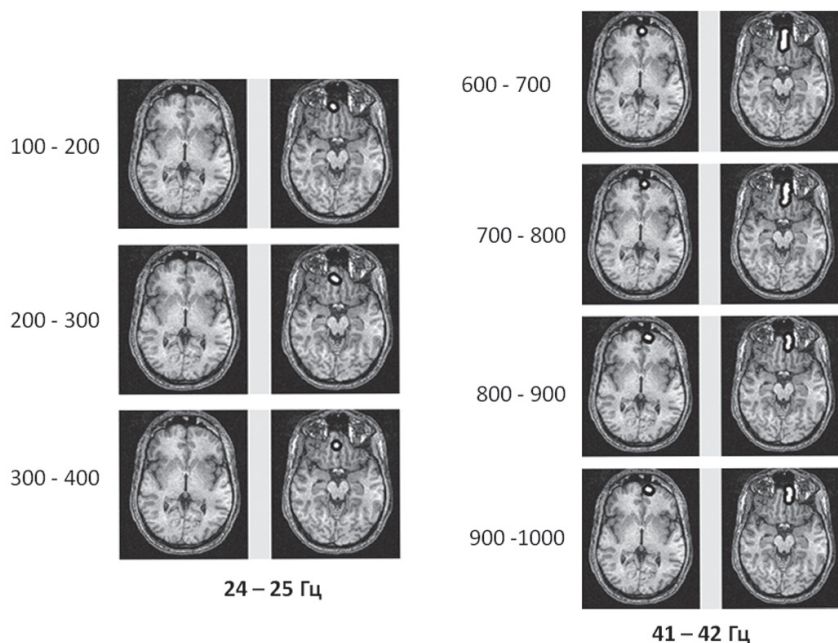


Рис. 10. Возрастание активности частотно-селективных генераторов во фронтальной системе мозга к концу восприятия чисел для запоминания. Оно представлено увеличением числа локализованных диполей активированных генераторов и возрастанием их частоты с 25 на 42 Гц. При этом локализация диполей сохраняется (Исп. С.3.). Цифры слева — кванты времени в мс (Данилова, 2009)

слуховой коре. В серии с выполнением моторной реакции на звук, требующей активного внимания, дополнительно возникает активация второй нейронной сети в области медиальной префронтальной и передней цингулярной коры. При этом активация обеих нейронных сетей представлена генераторами, работающими на общей частоте (35 Гц) и имеющими одинаковую фазовую задержку относительно звукового стимула. Это один из примеров синхронизации активности пространственно удаленных нейронных сетей, которая формирует из них функциональную систему (Данилова, 2006а, б; Данилова, Быкова, 2003; Danilova, 2010).

Другой вид синхронизации возникает между частотно-селективными генераторами, работающими на разных частотах. Он связан со вспышками совместной активности многих гамма- и бета-генераторов, совместная активность которых модулируется низкочастотной волновой активностью мозга (Данилова, 2005а, б, 2009). На рис. 10 представлена совместная активность гамма-генератора (35 Гц) и двух бета-генераторов (15 и 27 Гц) на интервале задержки, в течение которого нужно было удержать в памяти ранее предъявленную информацию о числах. На одной

частоте генераторы локализованы в височной коре и мозжечке (35 Гц), на другой (15 Гц) — в зрительной коре и на третьей (27 Гц) — во фронтальной коре. Видна устойчивая привязка каждого генератора к своей структуре. Эта привязка может сохраняться на протяжении 200—300 мс.

Антиципация, предвидение играет важную роль в адаптации живых организмов к среде обитания. Ее активное участие в когнитивных процессах подтверждено методом микроструктурного анализа осцилляций. Формирование антиципации выявлено в экспериментах с регулярным предъявлением звукового стимула (Данилова, Быкова, 2003; Danilova, 2008a, b) и в опытах с сохранением в рабочей памяти двузначных чисел (Danilova, 2009; Lukuanchikova, Danilova, 2008). В составе вызванных потенциалов на интервале 100 мс до стимула активированные частотно-селективные гамма-генераторы по частоте осцилляций и локализации воспроизводят сенсорный ответ (на интервале 100 мс после стимула). Антиципация в сенсорной коре является следствием появления антиципации во фронтальной коре и она не отражается в структуре компонентов вызванных потенциалов.

Метод микроструктурного анализа осцилляций позволяет исследовать динамику психических процессов. Рис. 11 демонстрирует

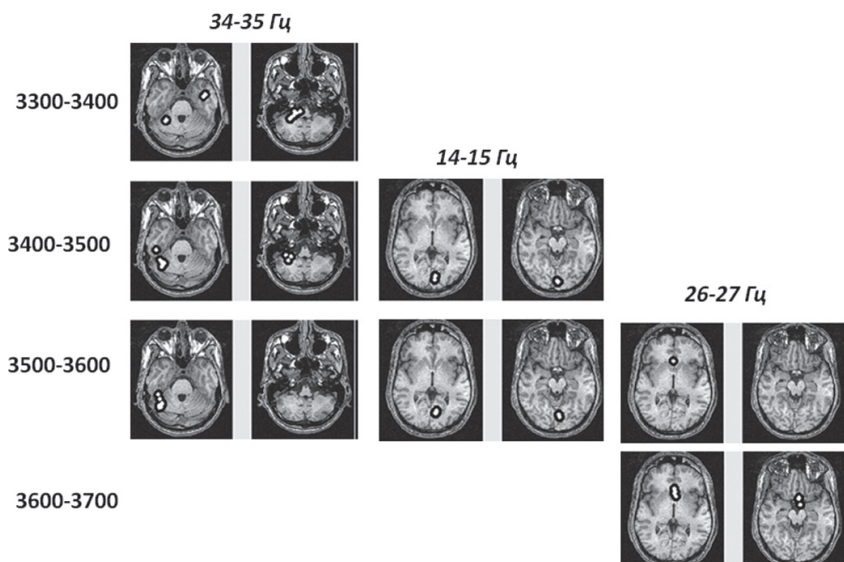


Рис. 11. Совместная активность частотно-селективных гамма- и бета-генераторов, работающих на разных частотах и локализованных в различных структурах мозга, на интервале 3300—3700 мс после предъявления чисел для запоминания. Генераторы, локализованные в височной коре и мозжечке, имеют общую частоту (35 Гц), зрительная кора и фронтальной коре активирована на частотах 15 и 27 Гц соответственно (Исп.С.З.) (Danilova, 2010)

динамику активационных процессов мозга при запоминании 4 пар двузначных чисел во время их экспозиции в течение 1 с. Видно, что во время запоминания активированы локальные нейронные сети медиальной префронтальной и передней цингулярной коры. Их активность постепенно возрастает к концу периода экспозиции чисел. В конце предъявления чисел, на интервале 600—1000 мс после включения стимула, число эквивалентных диполей в фокусе активности фронтальной зоны существенно превосходит количество диполей начала периода запоминания (на интервале 100—400 мс после стимула). При этом рост активности локальных нейронных сетей префронтальной коры к концу секундного периода предъявления обеспечивается гамма-генератором, осциллирующим на частоте 42 Гц. Тогда как в начале запоминания локальная активация префронтальной коры создается бета-генератором с частотой 25 Гц. Возрастание частоты активированных генераторов также указывает на возрастание активности мозга к концу периода запоминания.

Результаты применения метода микроструктурного анализа к изучению психических процессов (внимания, восприятия, памяти) позволяют утверждать, что локальные нейронные сети работающего мозга типично синхронизируются на частотах гамма- и бета-осцилляций, генерируемых пейсмекерными механизмами нейронов (Данилова, 2010). Работающие нейронные сети мозга представлены в ЭЭГ активированными частотно-селективными гамма- и бета-генераторами. Синхронизация нейронных сетей может быть следствием самоорганизации их взаимодействия в результате научения и нейронным базисом когнитивных функций.

Параллельное функционирование частотно-селективных генераторов, работающих на разных частотах, хорошо согласуется с результатами исследования В.А. Ильянка (1990). Он показал, что зрительная кора головного мозга человека способна одновременно усваивать до четырех разных и не кратных друг другу ритмов световых мельканий, подаваемых от независимых стимуляторов на один и тот же белый экран. В 95% случаев в спектрах ЭЭГ появлялись частоты, совпадающие не только с ритмом раздражителей, но и с частотой, соответствующей их сумме и разности. У людей, различающихся частотным спектром фоновой ЭЭГ, эта способность выражена в разной степени. Все это дает новое основание рассматривать реакцию усвоения ритма как эффективный метод выявления готовности частотно-селективных волновых генераторов к осцилляторной активности.

Таким образом, метод микроструктурного анализа по данным многоканальной ЭЭГ выявляет частотно-селективные генераторы, отображающие активность локальных нейронных сетей (Данилова, 2009; Danilova, 2010). Частота осцилляций частотно-селективных генераторов адекватно объясняется специфическими частотами пейсмекерных нейронов, встроенных в локальные нейронные сети, а синхронизация

активности частотно-селективных генераторов согласуется с механизмами локальной и дистантной синхронизации (Данилова, 2009; Данилова, Дмитриева, 2002), описанными для пейсмекерных нейронов — эндогенных генераторов волновой активности мозга. Следовательно, ответ на сигнал определяется, с одной стороны, вовлечением в реакцию локальных нейронных сетей (детекторов, гностических единиц, командных нейронов), а с другой — теми ритмическими составляющими, которые активируют эти нейронные сети. С позиции концепции векторного кодирования комбинация возбуждений нейронов локальной нейронной сети представлена вектором возбуждения и содержит информацию о стимуле, а осцилляторная активность в нейронной сети определяет эффективность действия вектора возбуждения.

Возможности метода микроструктурного анализа осцилляторной активности мозга позволяют исследовать мозговую структуру когнитивных процессов, а также их динамику с большим временным разрешением.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астафьев С.В. Психофизиологические показатели уровня внимания: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1999.

Ведерко О.В., Лазарева Н.А., Онуфриев М.В. и др. Изменение биохимических и электроэнцефалографических параметров при восприятии лицевой экспрессии эмоций // *Нейрохимия*. 2005. Т. 22. № 4. С. 345—352.

Ведерко О.В., Данилова Н.Н., Онуфриев М.В. и др. Системные изменения биохимических и электроэнцефалографических параметров под влиянием информационной нагрузки // *Нейрохимия*. 2007. Т. 24. № 2. С. 172—179.

Виноградова О.С. Роль ориентировочного рефлекса в процессе замыкания условной связи у человека // *Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности в норме и патологии* / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1959. С. 86—160.

Виноградова О.С. Гиппокамп и ориентировочный рефлекс // *Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса* / Под ред. Е.Н. Соколова, О.С. Виноградовой. М., 1970. С. 183—215.

Голубева Э.А. Исследование рефлекторных механизмов действия света на зрительный анализатор человека: Дис. ... канд. психол. наук. М., 1955.

Голубева Э.А. К вопросу о роли ориентировочного рефлекса в рецепции световых раздражителей // *Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности в норме и патологии* / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1959. С. 284—294.

Греченко Т.Н. Пейсмекерная активность нейронов: происхождение и функции // *Нейрон. Обработка сигналов. Пластичность. Моделирование* / Под ред. Е.Н. Соколова, В.А. Филиппова, А.М. Черноризова. Тюмень, 2008. С. 324—432.

Греченко Т.Н., Соколов Е.Н. Эндонейрональная пластичность изолированных нейронов виноградной улитки // *Журн. Внд*. 1979. Т. 29. № 5. С. 1093—1095.

Данилова Н.Н. О зависимости реакции перестройки биотоков мозга от ориентировочного рефлекса на ритмический световой раздражитель // *Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность* / Под ред. Л.Г. Воронина и др. М., 1958. С. 128—138.

Данилова Н.Н. Ориентировочный рефлекс и реакция перестройки биотоков мозга на ритмический световой раздражитель // *Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности* / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1959. С. 207—227.

Данилова Н.Н. Перестройка биотоков мозга человека при раздражении световыми мельканиями, близкими по частоте к альфа-ритму, в процессе развития сонного торможения // Вопросы электрофизиологии и энцефалографии: Труды 1-й Всесоюзной конференции (8—11 мая 1957 г.). Л., 1960. С. 31—40.

Данилова Н.Н. Реакция перестройки биотоков мозга и ориентировочный рефлекс: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1961а.

Данилова Н.Н. Реакция электрической активности головного мозга в ответ на световые мелькания, совпадающие по частоте с диапазоном альфа-ритма // Журн. ВнД. 1961б. Т. 11. № 1. С. 12—21.

Данилова Н.Н. Комплексное действие мелькающего светового раздражителя // Науч. доклады высшей школы. 1961в. № 3. С. 86—91.

Данилова Н.Н. Нейронные механизмы синхронизации и десинхронизации электрической активности мозга // Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. Е.Н. Соколова, О.С. Виноградовой. М., 1970а. С. 235—256.

Данилова Н.Н. Реакция десинхронизации спайковой активности нейронов таламуса и закономерности ее угасания // Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. Е.Н. Соколова, О.С. Виноградовой. М., 1970б. С. 257—269.

Данилова Н.Н. Функциональные состояния: диагностика и механизмы. М., 1984.

Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. М., 1992.

Данилова Н.Н. Томография активности локальных нейронных сетей мозга человека на основе регистрации гамма-ритма // Ежегодник РПО. Спец. выпуск. 2004. Т. 1. С. 255—257.

Данилова Н.Н. Микроструктурный анализ гамма-ритма как метод изучения когнитивных процессов // Проблемы нейрокибернетики: Мат-лы 14 Междунар. конф. по нейрокибернетике / Под ред. Е.К. Айдаркина и др. Ростов н/Д, 2005а. Т. 1. С. 16—18.

Данилова Н.Н. Частотная специфичность осцилляторов гамма-ритма // Рос. психол. журн. 2005б. Т. 3. № 2. С. 35—60.

Данилова Н.Н. Роль высокочастотных ритмов электрической активности мозга в обеспечении психических процессов // Психология. Журн. ВШЭ. 2006а. Т. 3. № 2. С. 62—72.

Данилова Н.Н. Временная и пространственная дискретность процессов мозговой активности в реализации когнитивных функций // Тез. докл. II Междунар. конф. по когнитивной науке (Санкт-Петербург, 9—13 июня 2006 г.). СПб., 2006б. Т. 1. С. 256—257.

Данилова Н.Н. Осцилляторная активность мозга и когнитивные процессы // Мат-лы конф. «Тенденции развития современной психологической науки». М., 2007а. Ч. 2. С. 320—331.

Данилова Н.Н. Неинвазивное отображение активности локальных нейронных сетей у человека по данным многоканальной регистрации ЭЭГ // Психология. Журн. ВШЭ. 2009. Т. 6. № 1. С. 114—131.

Данилова Н.Н. Частотно-селективные генераторы как базовый принцип активации и интеграции локальных нейронных сетей в когнитивные функциональные системы // Мат-лы IV Междунар. конф. по когнитивной науке (22—26 июня 2010, Томск). 2010. С. 235—236.

Данилова Н.Н., Астафьев С.В. Внимание человека как специфическая связь ритмов ЭЭГ с волновыми модуляторами сердечного ритма // Журн. ВнД. 2000. Т. 50. № 2. С. 791—804.

Данилова Н.Н., Быкова Н.Б. Осцилляторная активность мозга и информационные процессы // Психология: современные направления междисциплинарных исследований / Под ред. А. Журавлева, Н. Тарабриной. М., 2003. С. 271—283.

Данилова Н.Н., Быкова Н.Б., Анисимов Н.В. и др. Гамма-ритм электрической активности мозга человека в сенсорном кодировании // Биомед. радиоэлектроника. 2002. № 3. С. 34—42.

Данилова Н.Н., Быкова Н.Б., Пирогов Ю.А., Соколов Е.Н. Исследование частотной специфичности осцилляторов гамма-ритма методами дипольного анализа и анатомической магнитно-резонансной томографии // Биомедицинские технологии и радиоэлектроника. 2005. № 4—5. С. 89—97.

Данилова Н.Н., Дмитриева Е.С. Влияние сна и бодрствования на пространственное распределение активности узкополосных гамма осцилляторов, вовлекаемых в процесс сенсорного кодирования // Мат-лы Всерос. конф. «Актуальные проблемы сомнологии» (Санкт-Петербург, 21—22 ноября 2002 г.). М., 2002. С. 28—29.

Данилова Н.Н., Дмитриева Е.С. Фазические и тонические реакции гамма ритма в бодрствовании и медленно-волновом сне // Мат-лы 2-й Российской школы-конференции «Сон — окно в мир бодрствования» (Москва, 1—3 октября 2003 г.). М., 2003. С. 31—32.

Данилова Н.Н., Каминская Г.Т., Соколов Е.Н. Роль нейронов таламуса в происхождении альфаподобных колебаний ЭЭГ зрительной коры кролика // Функциональные состояния мозга / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Даниловой, Е.Д. Хомской. М., 1975. С. 137—159.

Данилова Н.Н., Ханкевич А.А. Гамма-ритм в условиях различения временных интервалов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2001. № 1. С. 51—64.

Иваницкий А.М. Сознание и рефлекс // Журн. ВВД. 1990. Т. 40. № 6. С. 1058—1062.

Ильянок В.А. Влияние условий освещения на электроэнцефалограмму человека: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990.

Коптелов Ю.М. Исследование и численное решение некоторых обратных задач электроэнцефалографии: Дис. ... канд. физ.-мат. наук. М., 1988.

Ливанов М.М. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972.

Михалевская М.Б. К вопросу о соотношении ориентировочных и двигательных реакций человека при определении порогов световой чувствительности // Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность / Под ред. Л.Г. Воронина и др. М., 1958. С. 151—157.

Парамонова Н.П. Влияние угашения и восстановления ориентировочного рефлекса на образование условных связей // Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность / Под ред. Л.Г. Воронина и др. М., 1958. С. 92—96.

Свидерская Н.Е. Осознаваемая и неосознаваемая информация в когнитивной деятельности человека // Журн. ВВД. 1993. Т. 43. № 2. С. 271—276.

Свидерская Н.Е., Королькова Т.А. Пространственная организация электрических процессов мозга: проблемы и решения // Журн. ВВД. 1997. Т. 47. № 5. С. 792—811.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.

Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучение. М., 1981.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.

Соколов Е.Н., Нездина Н.И. Условный рефлекс и командный нейрон // Журн. ВВД. 2007. Т. 57. № 1. С. 5—22.

Соколов Е.Н. Очерки по психофизиологии сознания. Часть I. Сферическая модель когнитивных процессов. Глава 2. От карты детекторов — к карте памяти и карте семантических единиц // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2009. № 3. С. 3—27.

Стеклова Р.П. О соотношении изменений световой чувствительности глаза и депрессии альфа-ритма при действии звуковых раздражителей // Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность / Под ред. Л.Г. Воронина и др. М., 1958. С. 183—190.

Сухов А.Г., Сердюк Т.С., Коныхина Л.А. Внутрикортковый механизм генерации веретенообразной активности в колонках соматической коры крысы // Вестн. Южного НЦ РАН. 2007. Т. 3. № 2. С. 86—94.

Basar E. Brain function and oscillations. II: Integrative brain function. Neurophysiology and cognitive processes. Berlin; Heidelberg, 1999.

Basar E., Basar-Eroglu C., Karakas S., Schurman M. Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes // Int. J. of Psychophysiol. 2001. Vol. 39. P. 241—248.

Bear M.F., Singer W. Modulation of visual cortical plasticity by acetylcholine and noradrenaline // Nature. 1986. Vol. 320. P. 172—176.

Buzsaki G. Rhythms of the brain. Oxford, 2006.

Crick F., Koch Ch. Towards a neurobiological theory of consciousness // Seminars in the Neurosciences. 1990. Vol. 2. P. 263—275.

Crick F., Koch Ch. Are we aware of neural activity in primary visual cortex? // Nature. 1995. Vol. 375. N 11. P. 121—123.

Danilova N.N. Dynamics of AEP and heart rate as indicators of individual arousal level and learning // The biological bases of personality and behavior / Ed. by Y. Strelau, F.H. Farly, A. Gale. Washington, N.Y., L., 1986. Vol. 2. P. 91—96.

Danilova N.N. Dipole analysis of event-related oscillations in anticipation processes // International Journal of Psychophysiology. Abstracts of the 14-th World Congress of Psychophysiology The Olympics of the Brain of the IOP. St. Petersburg. 2008 a. Vol. 69, N 3. P. 161-162.

Danilova N.N. Frequency-selective gamma generators in processing of auditory stimuli // Psychology in Russia State of the Art. Scientific yearbook / Ed. by Yu.P. Zinchenko, V.F. Petrenko. Moscow, 2008 b. Vol. 1. P. 299—308.

Danilova N.N. Top-down anticipatory control during perception and working memory // Methodology of psychophysiological research in Russia and China: theoretical and applied aspects. Moscow, 2009. P. 34—36.

Danilova N.N. Images of working memory processes by localization of activated frequency selective EEG generators // Psychology in Russia State of the Art. Scientific yearbook / Ed. by Yu.P. Zinchenko, V.F. Petrenko. Moscow, 2010. Vol. 3. P. 287—300.

Drew P.J., Duxyn J.H., Golanov E., Kleinfeld D. Finding coherence in spontaneous

Jensen O., Lisman J.E. Hippocampal sequence-encoding driven by a cortical multi-item working memory buffer // Trends in Neurosci. 2005. Vol. 28. N 2. P. 67—72.

Kazantsev V.B., Nekorkin V.I., Makarenko V.I., Llinas R. Self-referential phase reset based on inferior olive oscillator dynamics // PNAS. 2004. Vol. 101. N 52. P. 18183—18188.

Kirichenko E.Yu., Povilaitite P.E., Sukhov A.G. Role of gap junctions in local rhythmogenesis in cortical columns // Neurosci. and Behav. Physiol. 2009. Vol. 39. N 2. P. 199—202.

Logothetis N.K., Pauls J., Augath M. et al. Neurophysiological investigation of the basis the fMRI signal // Nature. 2001. Vol. 412. N 6843. P. 150—157.

Lukyanchikova M.S., Danilova N.N. The activity of frequency-selective gamma and beta generators during working memory // Int. J. of Psychophysiol. 2008. Vol. 69. N 3. P. 267—268.

Lutzenberger W., Pulvermuller F., Birbaumer N. Words and pseudowords elicit distinct patterns of 30-Hz activity in humans // Neurosci. Lett. 1994. Vol. 176. P. 115.

Pedroarena Ch., Llinas R. Dendritic calcium conductances generate high-frequency oscillation in thalamocortical neurons // PNAS. 1997. Vol. 94. P. 724—728.

Pulvermuller F., Preissl H., Lutzenberger W., Birbaumer N. Spectral responses in the gamma-band: physiological signs of higher cognitive processes? // NeuroReport. 1995. Vol. 6. P. 2057—2064.

Singer W. Response synchronization of cortical neurons: an epiphenomenon or a solution to the binding problem? // *IBRO News*. 1991. Vol. 19. N 1. P. 6—7.

Singer W., Gray C.M. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis // *Ann. Rev. Neurosci.* 1995. Vol. 18. P. 555—586.

Spydel J.D., Ford M.R., Sheer D.E. Task dependent cerebral lateralization of the 40 Hz EEG rhythm // *Psychophysiol.* 1979. Vol. 16. P. 347—350.

Tallon-Baudry C., Bertrand O., Bouchet P., Pernier J. Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans // *Eur. J. Neurosci.* 1995. Vol. 7. P. 1285—1291.

Tallonbaudry C., Kreiter A., Bertrand O. Sustained and transient oscillatory responses in the gamma-band and beta-band in a visual short-term-memory task in humans // *Visual Neurosci.* 1999. Vol. 16. N 3. P. 449—459.

Tiitinen, H., Sibkkonen J., Reinkainen K. et al. Selective attention enhances the auditory 40-Hz transient response in humans // *Nature*. 1993. Vol. 364. P. 59—60.

А. В. Латанов

СРАВНИТЕЛЬНАЯ НЕЙРОБИОЛОГИЯ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ ЖИВОТНЫХ-ТРИХРОМАТОВ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ И МОДЕЛИРОВАНИЕ

Методом цветowych дифференцировок исследовано различие спектральных излучений и яркости у обезьян (*Macaque rhesus*) и карпов (*Carpio Cyprinus L.*). По результатам инструментальных дифференцировок стимулов, различающихся по спектральному составу и яркости, составляли матрицы смешения. Эти матрицы обрабатывали методом факторного анализа для выявления базисных осей перцептивных пространств животных. В результате у обоих видов выявлена сферическая структура перцептивных цветowych и ахроматических пространств, сходных по конфигурации с аналогичными пространствами у человека с нормальным цветowym зрением. В соответствии со сферической моделью координатные оси этих пространств представлены уровнями возбуждения нейронных каналов, кодирующих яркостные и спектральные различия между стимулами.

Ключевые слова: ахроматическое зрение, хроматическое зрение, *Carpio Cyprinus L.*, *Macaque rhesus*, инструментальные дифференцировки, факторный анализ, перцептивное пространство, сферическая модель восприятия цвета и яркости.

Discrimination of colors and brightness was studied with instrumental learning paradigm in monkeys (*Macaque rhesus*) and fish (*Carpio Cyprinus L.*). The confusion matrices composed of percentage of instrumental responses were treated by principal components analysis. The spherical structure of perceptual color and brightness spaces revealed in both animals was similar to those in humans with normal color vision. In concordance with spherical model the eigenvectors constituting these spaces correspond to neuronal channels that encode differences between stimuli in color and brightness.

Key words: achromatic vision, chromatic vision, *Carpio Cyprinus L.*, *Macaque rhesus*, instrumental discrimination paradigm, principal components analysis, perceptual space, spherical model of color and brightness perception.

1. Введение

Сравнительно-физиологические исследования высшей нервной деятельности показывают, что более развитая нервная система отличается и более сложной аналитико-синтетической деятельностью.

Латанов Александр Васильевич — докт. биол. наук, профессор кафедры высшей нервной деятельности биологического ф-та МГУ. *E-mail:* avlatanov@mail.ru

Эволюция высшей нервной деятельности тесным образом связана с развитием сенсорных систем. Именно уровень развития сенсорных систем определяет сложность поведенческих механизмов, играющих решающую роль в адаптивной сигнальной деятельности при усложнении условий окружающей среды. Чем совершеннее сенсорные системы, тем более разнообразны и сложны механизмы поведения. Как показывают сравнительно-физиологические исследования сенсорных систем, в силу экологических особенностей в пределах одного класса животных могут быть не меньшие различия, чем между классами. Так, у большинства млекопитающих цветное зрение или практически отсутствует, или представлено в зачаточном состоянии. И только у представителей отряда приматов цветное зрение развито в полной мере. В то же время представители филогенетически далеких таксономических групп позвоночных могут иметь сходные механизмы цветового зрения, например некоторые рыбы, рептилии, птицы и приматы.

Традиционным научным направлением кафедры высшей нервной деятельности является сравнительное исследование сенсорных систем животных, в частности нейронных механизмов зрения у представителей разных видов. В работах, проводившихся под руководством Е.Н. Соколова в 1980—1990-х гг., исследовались нейронные механизмы цветового зрения у различных представителей позвоночных, обладающих трихроматическим цветовым зрением, — карповых рыб и низших приматов.

Яркость и спектральный состав излучения являются первичными свойствами зрительных сигналов, на которых базируются остальные атрибуты зрительных объектов. Нейронная организация каналов цвета и яркости отличается относительной простотой, что делает популярным моделирование цветовых и яркостных каналов широким кругом специалистов (Глезер и др., 1975; Фомин и др., 1979; Соколов, Вайткявичус, 1989; Derfeldt, 1991). Теоретические представления об общих механизмах цветового зрения были сформулированы Е.Н. Соколовым в 1980-х гг. в рамках так называемой сферической модели цветоразличения и первоначально были основаны на психофизических данных, полученных на человеке.

2. Перцептивные пространства цвета и яркости у человека

Методом многомерного шкалирования попарных балльных оценок цветовых различий показано, что у нормального трихромата стимулы, различающиеся по спектральному составу и яркости, представлены на поверхности гиперсферы в четырехмерном евклидовом перцептивном пространстве. Одноцветные стимулы, различающиеся только по яркости, формируют двумерное пространство яркости. При подравнении цветовых стимулов по субъективной яркости четырехмерное пространство редуцируется до трехмерной сферы (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989).

Субъективные различия между цветами можно получить не только их прямым сравнением, но и косвенно, используя метод называния цветов (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). В этом случае каждый предъявляемый испытуемому спектральный стимул относится им к определенной цветовой категории с некоторой вероятностью, которая обусловлена случайными ошибками в эксперименте.

Таким образом, каждый цвет характеризуется специфическим вектором частот, с которыми он относится к разным цветовым категориям. Представляя цвет таким вектором частот, вычисляют различия между стимулами как расстояния между концами соответствующих этим стимулам векторов частот. Обработывая полученную таким образом матрицу стимульных различий методом многомерного шкалирования, выделено пространство спектральных стимулов, совпадающее по своим свойствам с пространством, полученным на основе прямых оценок.

3. Возможность выявления пространства яркости и цвета у животных-трихроматов

Совпадение цветовых пространств, полученных в результате прямых оценок спектральных различий и на основе категоризации спектральных стимулов, открывает возможность построения цветового пространства, используя частоты условных инструментальных реакций при выработке цветовых дифференцировок у животных. В этом случае подкрепляемый спектральный стимул чередуется с несколькими ДС при последовательном предъявлении или подается с ними в паре при использовании методики выбора. В результате случайных ошибок (реакции на неподкрепляемые стимулы или отсутствие ответа на сигнальный) стимул, подкрепляемый в данной серии, характеризуется вектором частот реакций на все стимулы (УС и несколько ДС). Последовательно подкрепляя разные спектральные стимулы, составляют матрицу частот условных инструментальных реакций (матрицу смешения) и на ее основе вычисляют матрицу корреляций между векторами, представляющими стимулы. Обработывая корреляционную матрицу методом факторного анализа (Кулаичев, 1996), выделяют факторы, составляющие базис цветового пространства животных.

Возможность построения цветового пространства по результатам выработки дифференцировочных условных рефлексов вытекает из анализа нейронных механизмов кодирования сенсорной информации и, в частности, спектральных свойств стимулов (Соколов, 1981, 1995, 1996а). Реализация условной реакции на цветовой стимул определяется возбуждением того командного нейрона, который запускает специфическое движение. В свою очередь командный нейрон получает через пластичные синапсы сигналы от нейронов-детекторов. Под влиянием пищевого подкрепления, которое активирует систему «награждения»,

пластичные синапсы детекторов на командном нейроне возрастают пропорционально силе их активации. В результате в ходе обучения пластичные синапсы приобретают «веса», пропорциональные возбуждениям детекторов при действии условного раздражителя. Таким образом, командный нейрон становится избирательно настроенным на данный условный раздражитель. При этом вероятность генерации условной реакции определяется порогом активации командного нейрона. Дифференцировочные стимулы, активируя другие детекторы, не получают подкрепления, поэтому их пластичные синапсы слабеют. Чем дальше дифференцировочный раздражитель отстоит от условного, тем ниже вероятность того, что он вызовет условную реакцию. Таким образом, вероятности условных реакций содержат информацию о степени возбуждения тех детекторов, которые участвуют в восприятии дифференцировочных стимулов. И эта информация может быть извлечена путем анализа поведенческих данных.

Вырабатывая инструментальные дифференцировки на стимулы, различающиеся по спектральному составу и яркости, с использованием методов многомерного анализа определена структура пространств яркости и спектральных стимулов у карпов (*Carpio Cyprinus L.*) и обезьян (*Macaque rhesus*) — животных, обладающих трихроматическим зрением.

4. Перцептивное пространство яркости у животных-трихроматов

С целью построения перцептивного пространства яркости методом инструментальных дифференцировок исследовано различение стимулов по яркости у карпов и обезьян.

4.1. Эксперименты на карпах

В экспериментах использовали традиционную пищедобывательную методику, разработанную Н.В. Праздниковой (1953). Перед выработкой зрительных дифференцировок карпов предварительно обучали выполнять двигательную реакцию — «хватание» за бусину. Рыб обучали двухальтернативной задаче по выбору той из двух бусин, которая пространственно соответствовала стимулу определенной яркости или определенного цвета, используемому как УС (Леонова и др., 1994; Евтихин и др., 1995; Латанов и др., 1997). Инструментальные реакции, когда карпы «выбирали» бусину, которая пространственно соответствовала ДС, не подкреплялись. В одном опыте использовали до девяти различных ДС. Стимулы размером 40×40 мм предъявлялись одновременно парами (УС и один из ДС) на темном фоне. Положение УС в паре (слева или справа) и последовательность ДС изменялись в псевдослучайном порядке, что контролировалось специальной программой. Для предъявления стимулов использовали стандартный

графический монитор персонального компьютера, располагавшийся вплотную к стенке аквариума. Бусины подвешивались на нитях над местом, куда проецировались стимулы.

В данной части работы эксперименты проведены на двух карпах. С каждым карпом проведено по шесть серий по дифференцировкам десяти ароматических стимулов разной яркости. В каждой серии в качестве УС использовали один из 10 таких стимулов различной яркости. В одном опыте предъявляли 20—30 пар каждого из девяти ДС с УС. Число опытов в каждой серии варьировало от пяти до семи в за-

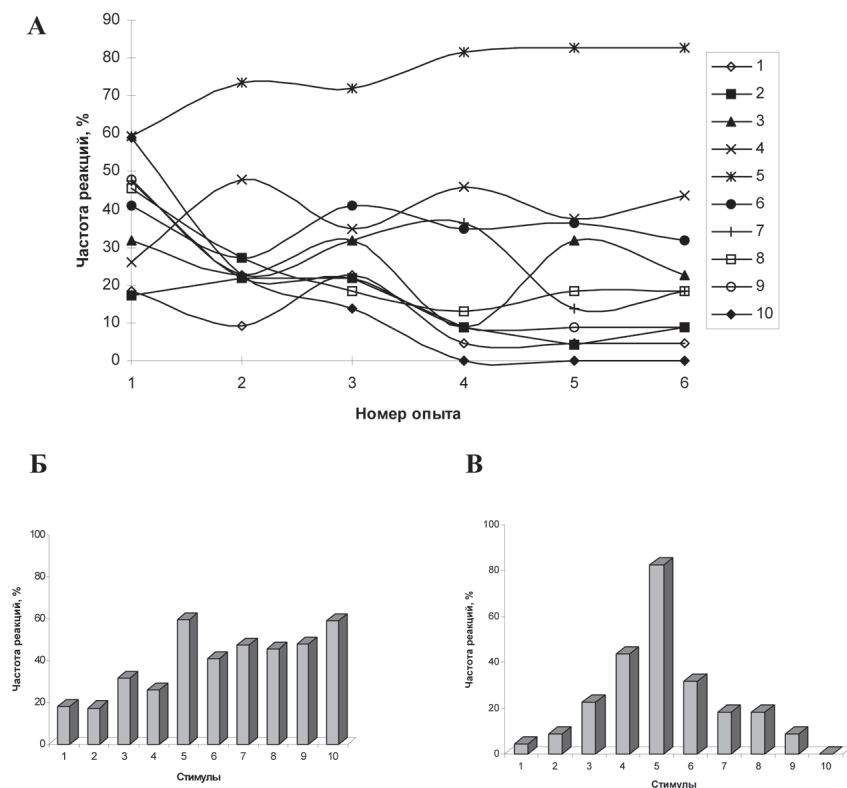


Рис. 1. А — динамика частоты инструментальных ответов карпа 4 на стимулы разной яркости в серии с УС 5. Стимулы пронумерованы в соответствии с их яркостью, которая представлена их удельной мощностью (мВт/м²): 1 — 146.1; 2 — 138.5; 3 — 124.2; 4 — 92.1; 5 — 63.5; 6 — 41.6; 7 — 29.3; 8 — 18.4; 9 — 12.3; 10 — 5.6. Значения мощности рассчитаны с учетом коэффициента поглощения слоя воды и стекла экспериментального отсека аквариума. Б — распределение частот инструментальных ответов в первом опыте. В — то же в последнем опыте. Частоты на подкрепляемый стимул вычислены для сочетаний со всеми ДС

висимости от скорости обучения рыб. По мере обучения усредненная частота условных реакций на УС, предъявляемый в парах с девятью ДС, возрастала. При этом частота реакций на все ДС уменьшалась. Обычно к четвертому опыту частоты ответов на ДС снижались до определенного уровня, незначительно варьируя в последующих опытах. Эта стадия обучения классифицировалась как стадия градиента генерализации, поскольку при этом частота реакций на ДС монотонно уменьшалась с увеличением различия между данным ДС и УС.

Примеры типичных кривых обучения приведены на рис. 1. Для ДС, наиболее близких по яркости с УС, частота реакций в последних опытах серий достигала 30—50%, монотонно уменьшаясь по мере увеличения яркостных различий между ДС и УС (рис. 1, А). На отдельных фрагментах приведены распределения частот реакций на УС и ДС в первом (рис. 1, Б) и последнем (рис. 1, В) опытах каждой серии. При сравнении распределения частот реакций в первом и последнем опытах очевидно, что по мере обучения формируется градиент частот реакций, определяемый различиями между ДС и УС. Градиент генерализации отчетливо проявляется на распределениях частот в последних опытах каждой серии (рис. 1, В). Таким образом, на стадии градиента генерализации частоты «ошибочных» реакций на различные ДС оказались пропорциональными яркостным различиям между ДС и УС. Из частот реакций на ДС составляли матрицы смещения, которые использовались для построения перцептивного пространства яркости у карпов.

Для построения пространства яркости для каждого карпа отдельно составляли матрицы смещения, столбцы которых соответствовали ДС, предъявляемым в паре с УС, а строки — опытам в серии с определенным УС. Матрицы смещения содержат частоты реакций на ДС в двух последних опытах каждой проведенной серии. В данных матрицах каждому стимулу соответствовал вектор-столбец. На основе этих матриц вычислялись матрицы попарных корреляций между векторами, представляющими стимулы. Корреляции принимались как меры стимульного сходства. Корреляционные матрицы обрабатывались методом факторного анализа для выявления базисных осей пространства яркости (Кулаичев, 1996). Из матриц корреляций для каждого карпа выделено по два значимых фактора, которые обуславливали соответственно около 60 и 25% дисперсии экспериментальных данных. Таким образом, перцептивные пространства яркости у карпов оказались двумерными. Стимулы располагаются на плоскости двух факторов на полуокружности в соответствии с монотонным изменением их яркости — от самых ярких (стимулы 146.1 и 138.5 мВт/м²) на положительном полюсе оси X1 до самых темных (стимулы 12.3 и 5.6 мВт/м²) на отрицательном полюсе оси X1 (рис. 2). Длины радиус-векторов, соответствующих стимулам разной яркости, варьировали незначительно, о чем свидетельствуют малые значения коэффициентов вариации (0.055 и 0.056).

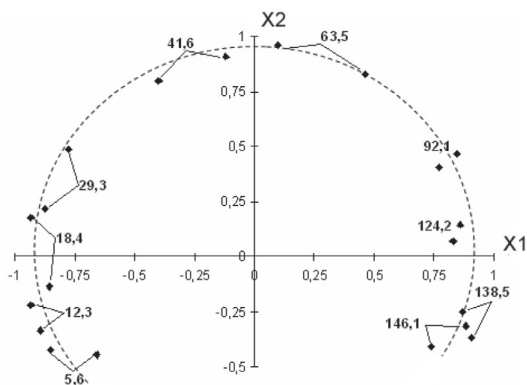


Рис. 2. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную биполярной световой (X1) и униполярной темновой (X2) осями перцептивного пространства яркости у карпов. На графике приведены проекции для обоих карпов. Числами обозначена мощность стимулов, мВт/м²

4.2. Эксперименты на обезьянах

При выработке инструментальных дифференцировок у обезьян использовалась парадигма двухальтернативного выбора. Обезьян обучали «выбирать» один из рычагов, который пространственно соответствовал стимулу определенной яркости или цвета, используемого как УС (Евтихин и др., 1997). Стимулы предъявляли на стандартном графическом мониторе персонального компьютера одновременно парами — УС и какой-либо ДС. Если животное в течение 10 с после предъявления стимулов осуществляло выбор, выполняя движение одним из рычагов, подавали подкрепление.

В данной части работы на двух обезьянах проведено по 10 серий по дифференцировкам черно-белых стимулов. В каждой серии в качестве УС использовался один из 10 стимулов различной яркости (от 1 до 37 кд/м²). По мере обучения частота условных реакций на ДС, предъявляемые в парах с УС, постепенно уменьшалась и снижались до определенного уровня, незначительно варьируя в последующих опытах (рис. 3, А). Эта стадия обучения представляла собой стадию градиента генерализации, поскольку при этом частота реакций на ДС монотонно уменьшалась с увеличением различия между данными ДС и УС (рис. 3, Б).

Для выявления сенсорного пространства яркости составляли матрицы смешения частот реакций размерностью 10×10, столбцы которых соответствовали предъявляемым стимулам, а строки — сериям, в которых указанный стимул подкреплялся. Частоты ответов, составляющие данные матрицы, усреднялись по двум последним опытам в каждой серии, т.е. на стадии градиента генерализации (рис. 3, В). По алгоритму, описанному выше, из матриц смешения выделено по два значимых

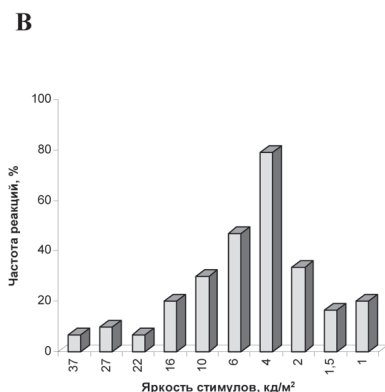
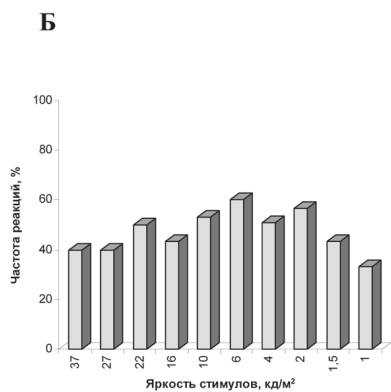
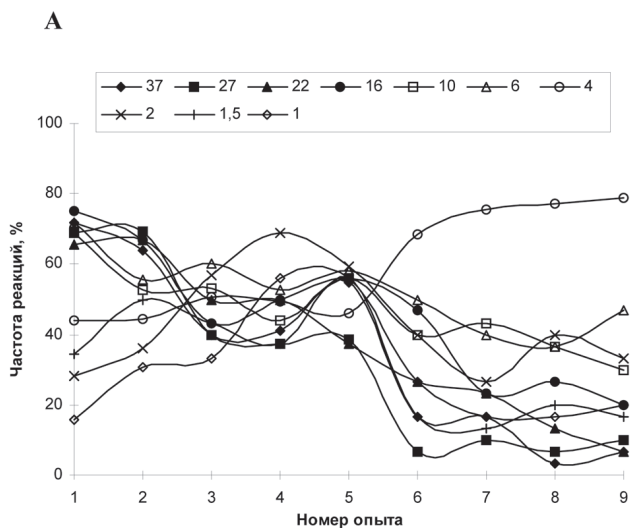


Рис. 3. А — динамика частоты инструментальных ответов обезьяны К на стимулы различной яркости в серии с подкрепляемым стимулом 4 кД/м². Числами над графиком обозначена яркость стимулов в кД/м². Б — распределение частот инструментальных ответов в третьем опыте. В — то же в последнем опыте. Частоты реакций на УС вычислены для сочетаний со всеми ДС

фактора, которые обуславливали соответственно около 63 и 21% дисперсии экспериментальных данных. Таким образом, перцептивные пространства яркости у обезьян оказались двумерными.

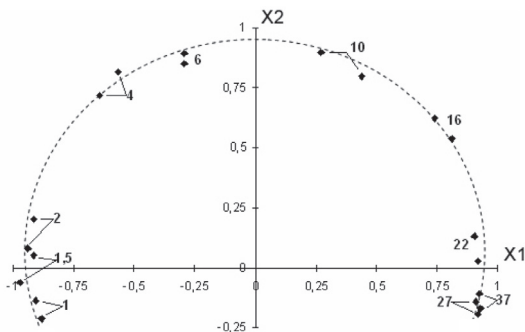


Рис. 4. Проекция стимульных точек на плоскость, образованную биполярной световой (X1) и униполярной темновой (X2) осями перцептивного пространства яркости у обезьян. На графике приведены проекции для двух обезьян. Числами обозначены значения яркости стимулов (кд/м²)

На плоскости выделенных факторов стимулы располагались на полуокружности в соответствии с монотонным изменением их яркости (рис. 4) — от самых ярких (стимулы 27 и 37 кд/м²) на положительном полюсе оси X1 до самых темных (стимулы 1 и 1.5 кд/м²) на отрицательном полюсе оси X1. Длины радиус-векторов, соответствующих стимулам разной яркости, варьировали незначительно, о чем свидетельствуют малые значения коэффициентов вариации (0.035 и 0.02).

4.3. Сферичность двумерного пространства яркости

Выявленные пространства яркости у карпов и обезьян оказались двумерными. Вклад в общую дисперсию двух выделенных факторов составлял около 85%. Такие высокие значения относительной части от общей дисперсии свидетельствуют о достаточности двумерной модели для описания яркостных различий. Длины радиус-векторов стимульных точек в двумерном пространстве варьировали незначительно, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин (0.055 и 0.056 у карпов; 0.02 и 0.035 у обезьян). Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое вблизи дуги окружности. Таким образом, двумерные пространства яркости удовлетворяют свойству сферичности.

4.4. Воспринимаемая яркость кодируется углом на плоскости двумерного пространства яркости

Расположение стимулов на полуокружности в двумерных ахроматических пространствах у обезьян и карпов позволяет рассматривать оси X1 и X2 как соответствующие биполярному световому и монополярному темновому ахроматическим каналам. В соответствии с такой интерпретацией горизонтальный угол, характеризующий положение стимульных точек на данной плоскости, отражает субъективную яркость. В проекции на плоскость, образованную двумя выделенными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с физической

яркостью стимулов и могут рассматриваться как мера светлоты (воспринимаемой яркости). Логарифм яркости стимулов высоко коррелирует с углом радиус-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости: коэффициенты линейной корреляции составляют 0.96 для карпов и 0.99 для обезьян.

4.5. Частота инструментальных реакций коррелирует со скалярными произведениями между двумерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия модели, на основе которой выявляется базис перцептивного пространства яркости на основе частот инструментальных реакций животных, состоит в сравнении экспериментальных данных с данным, предсказанным моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами ответов животных на ДС в сериях с разными УС и скалярными произведениями между двумерными векторами, представляющими стимулы в ахроматических пространствах животных. Коэффициенты линейной корреляции между этими величинами составляли 0.91 для карпов и 0.93 для обезьян. Такая высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения между двумерными векторами, представляющие стимулы в перцептивном ахроматическом пространстве, прямо пропорционально связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС.

Приведенные данные свидетельствуют об адекватности двумерной сферической модели для описания различий между ахроматическими стимулами. Чем больше скалярное произведение между векторами, представляющими стимулы, тем ближе расположены в пространстве эти стимулы, и соответственно тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется в данной серии как УС. Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе векторной модели кодирования яркостных различий и используемые для выявления перцептивного пространства стимулов разной яркости, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается высоким уровнем совпадения экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью.

* * *

У исследованных животных-трихроматов пространства яркости оказались двумерными, подобными аналогичному пространству яркости у человека, полученному методами психофизики. Модель одновременного яркостного контраста (Фомин и др., 1979; Соколов, 1996в) объясняет биполярную конфигурацию световой оси (X_1) при одновременном предъявлении УС и ДС. Ось X_2 в соответствии с данной моделью является темновой осью, максимальное значение координат по которой имеют стимулы промежуточных значений субъективной яркости.

5. Перцептивное пространство равноярких цветов у животных-трихроматов

5.1. Подравнивание цветовых стимулов по субъективной яркости

При исследовании цветоразличения у животных стимулы различного спектрального состава предварительно подравнивают по воспринимаемой яркости, чтобы устранить (или по крайней мере минимизировать) вклад механизмов кодирования яркости в процесс различения цветовых стимулов. Поскольку зрительная система животных характеризуется различной чувствительностью к излучениям разных диапазонов видимого спектра, встает задача определить значения яркостей цветовых стимулов, оказывающих на зрительную систему одинаковое влияние по какому-либо критерию. При использовании для стимуляции монохроматических излучений для этого достаточно подравнять их по пороговому критерию, например по кривой видности (V_λ), отражающей спектральную чувствительность зрительной системы животных. Спектральная чувствительность исследована у многих животных, у которых изучается цветовое зрение (Yager, 1967; Neumeier et al., 1991; Jacobs, 1993). Полученные в таких работах функции спектральной чувствительности (V_λ) обычно используются для подравнивания монохроматических излучений по субъективной яркости. Однако при использовании широкополосных спектральных излучений, например генерируемых графическими мониторами, необходимо оценить эффективность таких стимулов непосредственно в конкретных экспериментальных условиях.

Карпов обучали инструментальной задаче («хватание» за бусину) в ответ на предъявление цветового стимула различной яркости. В девяти сериях экспериментов использовали девять стимулов различной яркости. По результатам экспериментов строили графики зависимости частоты ответов от яркости стимулов, по которым определяли то значение яркостей всех девяти стимулов, при которых частоты инструментальных ответов составляли 75% (Neumeier et al., 1991).

Для подравнивания цветовых стимулов по субъективной яркости у обезьян использовали так называемую методику «минимального движения», основанную на эффекте иллюзии движения решетки, когда полосы двух цветов, из которых составлены решетки, различаются по субъективной яркости (Anstis, Cavanagh, 1983; Logothetis, Charles, 1990). В специальных экспериментах были определены значения субъективно равных яркостей девяти цветов, сочетания которых в решетках не вызывали иллюзию движения.

Подравненные по субъективной яркости стимулы использовались в дифференцировках с целью выявления перцептивного пространства субъективно равноярких цветов. Схема экспериментов и процедура выявления перцептивных пространств равноярких цветовых стимулов были аналогичными, как и в серии по дифференцировкам ахроматических стимулов.

5.2. Эксперименты на карпах

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок у двух карпов выделено по три значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию трех выделенных факторов составлял 84 и 82%.

В проекции на плоскость X_1X_2 (двух первых по весу факторов) (рис. 5, сверху) точки, соответствующие стимулам, располагаются приблизительно

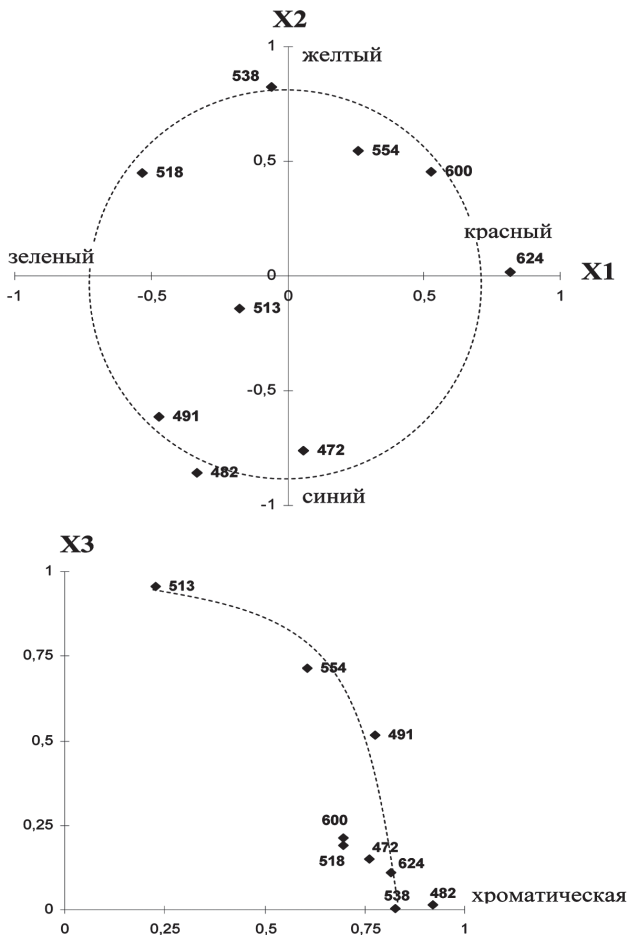


Рис. 5. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у карпа: сверху — на плоскость, образованную цветоопponentными осями (X_1 и X_2); внизу — на плоскость, образованную обобщенной хроматической ($(X_{12}+X_{22})^{1/2}$) и ахроматической (X_3) осями. Цветовые стимулы обозначены эквивалентными длинами волн, которые рассчитаны с учетом спектральной чувствительности колбочковых пигментов семейства карповых (Narosi, 1976)

по круговой траектории в соответствии с кругом Ньютона. Так, стимулы длинноволновой (624 и 600 нм) и средневолновой (518 нм) частей спектра располагаются на противоположных концах оси X1. Стимулы средневолновой (538 и 554 нм) и коротковолновой (472 и 482 нм) частей спектра — на противоположных концах оси X2, ортогональной оси X1. Стимул, образованный смешением коротко- и средневолновых излучений (491 нм), располагается на плоскости X1X2 между средне- и коротковолновыми стимулами. Широкополосный стимул 513 нм (серый для человека), образованный смешением первичных цветов монитора, на проекции располагается ближе к центру данной плоскости. Такая конфигурация стимульных точек на плоскости X1X2 позволяет интерпретировать первые два фактора как цветокодирующие каналы: один (ось X1) кодирует оппонентность между средне- и длинноволновыми излучениями, а другой (ось X2) — оппонентность между коротковолновыми излучениями и суммой средне- и длинноволновых излучений.

Для удобства представления данных мы «свернули» хроматическую плоскость X1X2 в комбинированную хроматическую ось $(X1^2+X2^2)^{1/2}$, координата на которой численно соответствовала длине радиус-векторов стимульных точек на плоскости X1X2 и отражала вклад хроматических каналов в конфигурацию стимулов. На плоскости, образованной комбинированной хроматической осью и осью X3, представляющей третий фактор (рис. 5, внизу), широкополосный стимул 513 нм, характеризующийся минимальной спектральной чистотой (0.40), располагается на полюсе оси X3. Спектральная чистота излучения в системе спецификации цвета является характеристикой отличия от белого (нецветного стимула) и связана с такой субъективной характеристикой цвета, как насыщенность. Поэтому стимул широкополосный стимул 513 нм является наименее насыщенным. Более насыщенные стимулы 482, 538 и 624 нм, представленные первичными цветами монитора, располагаются вблизи полюса комбинированной хроматической оси. При этом стимулы 482 и 624 нм характеризуются наибольшими значениями спектральной чистоты (0.86—0.97). Остальные стимулы, образованные смешением каких-либо двух первичных излучений, на проекции занимают промежуточное положение между наиболее и наименее насыщенными. Такая конфигурация стимулов означает, что угол в данной проекции отражает свойство насыщенности стимулов.

5.3. Эксперименты на обезьянах

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок у двух обезьян выделено три значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию трех выделенных факторов составлял 81 и 86%.

На рис. 6 (вверху) представлены проекции стимульных точек на плоскость X1X2, образованную осями X1 и X2 перцептивного цветового

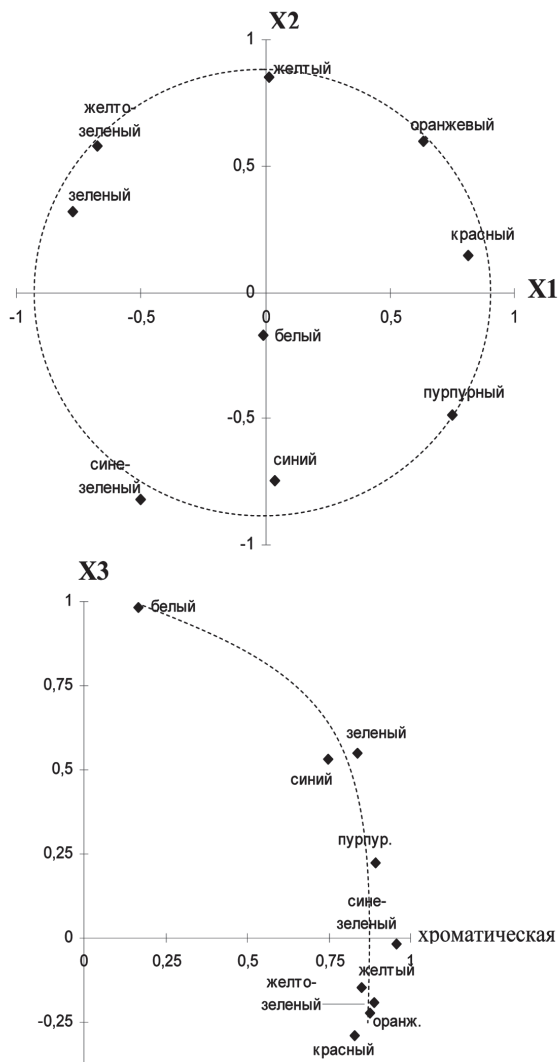


Рис. 6. Проекция стимульных точек на две плоскости трехмерного пространства равноярких цветов у обезьян: вверху — на плоскость, образованную цветоопponentными осями (X1 и X2); внизу — на плоскость, образованную обобщенной хроматической $((X1^2+X2^2)^{1/2})$ и ахроматической (X3) осями. Стимулы обозначены в соответствии с международной спецификацией цветов для человека (диаграмма цветности МКО-31) (Джадд, Вышецки, 1978)

пространства обезьян. Стимульные точки располагаются на данной плоскости в соответствии с расположением цветов на круге Ньютона. Так, красный и зеленый стимулы располагаются на противоположных

концах оси X1, а желтый и синий — на противоположных концах оси X2, ортогональной оси X1. Такая конфигурация точек дает основание для интерпретации двух факторов, представленных данными осями, как двух цветоопponentных красно-зеленого и сине-желтого каналов. Стимулы, образованные смешением первичных цветов, располагаются в проекции X1X2 между компонентами, из которых они образованы. Так, пурпурный цвет, получаемый смешением красного и синего, располагается между этими стимулами, сине-зеленый стимул располагается между первичными синим и зеленым. Белый, образованный смешением красного, зеленого и синего, располагается в центре цветовой плоскости.

Для исследования распределения стимулов в направлении оси X3 строилась проекция цветowych точек на плоскость, образованную этой осью и комбинированной осью $(X1^2+X2^2)^{1/2}$, координата на которой численно соответствует длине радиус-векторов стимульных точек на плоскости X1X2 и отражает вклад цветоопponentных каналов в конфигурацию стимулов. Цветовые точки располагаются в такой проекции примерно на дуге окружности (рис. 6, внизу). Максимальное значение координаты белого стимула по оси X3 позволяет рассматривать эту ось как отражающую степень ахроматичности, интерпретируемой как субъективное свойство белизны. При этом координата белого стимула (с минимальной спектральной чистотой 0.19) на комбинированной хроматической оси близка к нулю. Свойство ахроматичности, представленное в цветовом пространстве осью X3, обратно связано со спектральной чистотой. На другой стороне дуги располагаются цветowych стимулы, характеризующиеся большими значениями спектральной чистоты. Стимулы с промежуточными значениями спектральной чистоты располагаются между двумя крайними положениями.

Таким образом, угол в координатах этих осей увеличивается с увеличением ахроматичности (белизны) и соответственно с уменьшением хроматичности. В условиях, когда цветowych стимулы подравнены по субъективной яркости, влияние яркости на свойство насыщенности значительно уменьшается, и насыщенность главным образом определяется свойством ахроматичности, т.е. степенью сходства цвета с белым (серым), которое обратно пропорционально спектральной чистоте. Таким образом, угол, образованный радиус-векторами стимульных точек на данной плоскости, может интерпретироваться как насыщенность цветowych стимулов.

5.4. Сферичность трехмерного пространства равноярких цветowych стимулов

Выявленные пространства равноярких цветowych стимулов у карпов и обезьян оказались трехмерными. Вклад в общую дисперсию трех выделенных факторов составлял более 80%. Высокие значения относительной части от общей дисперсии свидетельствуют о достаточности трехмерной модели для описания различий для равноярких цветowych

стимулов. Длины радиус-векторов стимульных точек в трехмерном пространстве варьировали незначительно, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин: 0.10—0.11 для карпов и 0.05—0.07 для обезьян. Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое на сферической поверхности. Таким образом, трехмерные цветовые пространства удовлетворяют свойству сферичности.

5.5. Цветовой тон кодируется углом на хроматической плоскости трехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с длинами волн стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств (рис. 5, 6, вверху). Длина волны определяет такую субъективную характеристику цветовосприятия, как цветовой тон. Углы радиус-векторов стимульных точек на хроматической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны стимулов: коэффициенты линейной корреляции между указанными величинами составляли 0.95 и 0.98 для карпов, а также 0.97 и 0.96 для обезьян.

5.6. Насыщенность кодируется углом, образованным комбинированной хроматической и ахроматической осями трехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную комбинированной хроматической и ахроматической осями трехмерных цветовых пространств карпов и обезьян (рис. 5, 6, внизу), точки, представляющие цветовые стимулы, располагаются в соответствии с их насыщенностью. Большими значениями координат по обобщенной хроматической оси $(X_1^2 + X_2^2)^{1/2}$ характеризуются насыщенные стимулы, а большими значениями координат по ахроматической оси X_3 — ненасыщенные стимулы. Таким образом, насыщенность цветовых стимулов кодируется также двумя координатами, и этому свойству соответствует угол на комбинированной плоскости трехмерного цветового пространства.

5.7. Частота инструментальных реакций коррелирует со скалярными произведениями между трехмерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия модели, на основе которой выявляется базис перцептивного пространства равноярких цветов на основе частот инструментальных реакций животных, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами инструментальных ответов животных, полученными в эксперименте, со скалярными произведениями между трехмерными векторами, представляющими стимулы в перцептивных пространствах равноярких цветов у животных. Коэффициенты линейной

корреляции между этими величинами составляли 0.85 и 0.80 для карпов, а также 0.80 и 0.87 для обезьян. Высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения между трехмерными векторами, представляющие стимулы в перцептивном цветовом пространстве, прямо пропорционально связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС. Такие результаты позволяют судить об адекватности трехмерной сферической модели для описания цветовых различий. Чем больше скалярное произведение между векторами, представляющие стимулы, тем ближе расположены в пространстве эти стимулы, и соответственно тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется в данной серии как УС. Таким образом, принципы анализа, лежащие в основе векторной модели кодирования различий субъективно равноярких цветовых стимулов и используемые для выявления перцептивного цветового пространства, являются адекватными целям данного исследования, что подтверждается высокой степенью совпадения экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью.

* * *

Структура перцептивного пространства равноярких цветов у животных-трихроматов оказалась аналогичной структуре пространства равноярких цветов у человека (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). Причем в указанных работах структура этого пространства не зависела от типа исходных данных: одинаковое решение получалось как с использованием метода называния цветов, так и по прямым оценкам субъективных различий равноярких цветов.

Как показывают наши данные, при уравнивании цветов по субъективной яркости пространство не редуцируется до двух цветооппозитных осей. В решении всегда присутствует третий фактор, по своим свойствам сходный с униполярным механизмом белизны (Heggelund, 1993) ахроматического пространства. С позиций сферической модели цветового зрения (Соколов, Измайлов, 1984; Соколов, 1996 б, г) в условиях равной яркости стимулов третья ось представляет собой комбинацию уравненных возбуждений светового и темного каналов. Но поскольку зрительная система характеризуется неодинаковой чувствительностью к различным частям видимого спектра, абсолютные значения возбуждений ахроматических каналов и соответственно результат их комбинации для разных спектральных композиций будут различны.

В трехмерном пространстве этот механизм связан с таким субъективным свойством, как белизна, обратным свойству спектральной чистоты. Таким образом, в цветовом пространстве присутствует фактор (а в зрительной системе — механизм) для кодирования серо-белых стимулов, которые воспринимаются как собственно цвета в отсутствие яркостного контраста. Так как белый (у обезьян) и широкополосный (513 нм у карпов)

стимулы характеризуются высоким, а другие стимулы — более низким значением координаты по оси X_3 , эта ось может интерпретироваться как связанная с насыщенностью. Такая интерпретация согласуется с моделью различения субъективно равноярких цветов, согласно которой не только цветовой тон определяется двумя евклидовыми координатами, но и изменение цветовой насыщенности также определяется двумя ортогональными направлениями в трехмерном евклидовом пространстве: одно из них представляется радиальным направлением на плоскости X_1X_2 , а другое — направлением оси X_3 (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989; Соколов, 1996 г). Другими словами, изменение цветового тона характеризуется горизонтальным углом, а насыщенность — вертикальным углом в трехмерном евклидовом пространстве равноярких стимулов.

6. Перцептивное пространство стимулов, различающихся по цветовому тону и по яркости, у животных-трихроматов

Исследование ахроматического зрения у карпов и обезьян показало, что оно является двумерным. С другой стороны, анализ пространства цветов равной яркости выявил их трехмерную конфигурацию. С целью определения размерности пространство цветов разной яркости проведены эксперименты на карпах и обезьянах, в которых цветовые стимулы не подравнивались по субъективной яркости.

Схема экспериментов и процедура выявления перцептивных пространств стимулов, различающихся по спектральному составу и по яркости, была аналогичной, как и в двух предыдущих сериях.

6.1. Эксперименты на карпах

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок десяти стимулов, различающихся по цветовому тону и яркости, у двух карпов выделено по четыре значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию четырех выделенных факторов составлял 75 и 76%.

В проекции на плоскость X_1X_2 (рис. 7, А) точки, соответствующие стимулам, располагаются в соответствии с кругом Ньютона. Так, длинноволновые стимулы (624 и 596 нм) и средневолновые (538 нм) стимулы располагаются на противоположных концах оси X_1 . Стимулы, образованные смешением длинно- и средневолновых (564 и 572 нм) и коротковолновые (479, 483 и 491 нм) располагаются на противоположных концах оси X_2 , ортогональной оси X_1 . Таким образом, первые два фактора можно интерпретировать как цветоопponentные красно-зеленый и желто-синий механизмы. В проекции на плоскость, образованную двумя цветоопponentными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с цветовым тоном стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств.

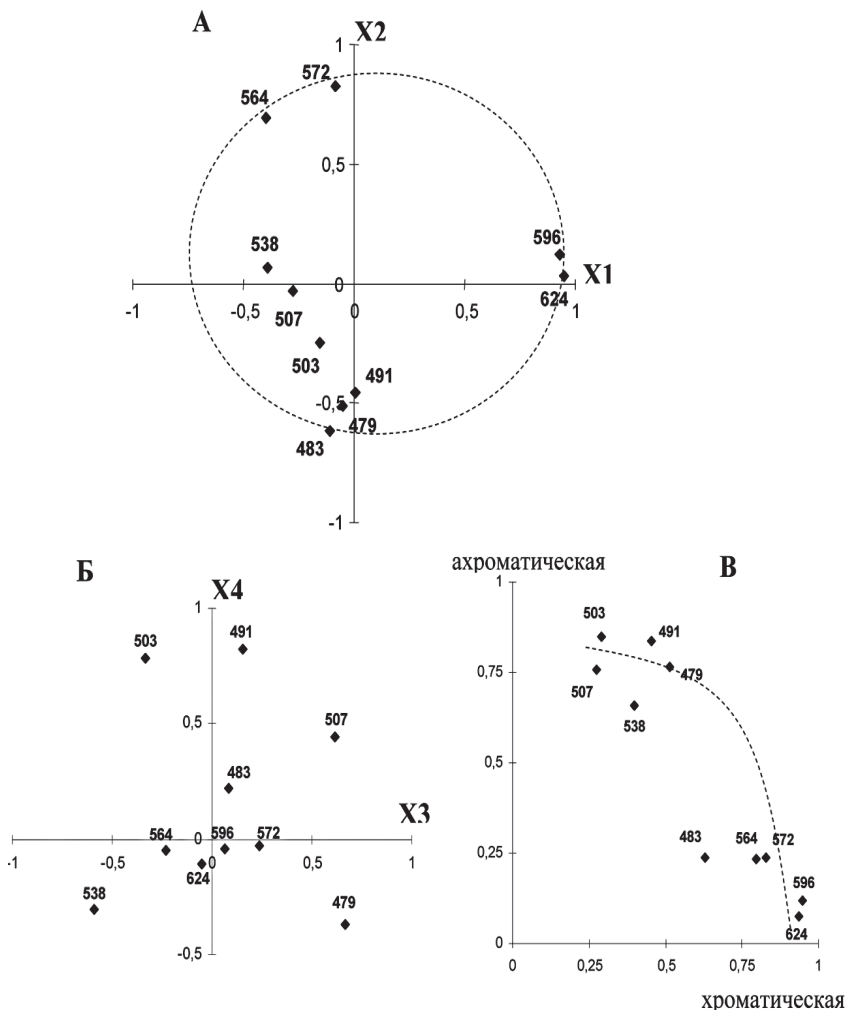


Рис. 7. Проекция стимульных точек на различные плоскости четырехмерного цветового пространства карпов. А — плоскость, образованная цветоопponentными осями; Б — плоскость, образованная ахроматическими осями; В — плоскость, образованная обобщенной хроматической и обобщенной ахроматической осями. Цветовые стимулы обозначены эквивалентными длинами волн, которые рассчитаны с учетом спектральной чувствительности колбочковых пигментов семейства карповых (Harosi, 1976)

Яркость цветных стимулов оценивали по результатам специальных экспериментов, используемых для подравнивания цветных стимулов по их эффективности, в серии по дифференцировкам равноярких стимулов. Эффективность стимулов определяется их физической яркостью, а также чувствительностью карпов к определенному диапазону излучений, со-

ставляющих данный стимул. В соответствии с такой оценкой яркостной составляющей цветовых стимулов их эффективность связана с воспринимаемой (субъективной) яркостью. В проекции стимульных точек на плоскость, образованную осями X3 и X4 (рис. 7, Б), наименее эффективный (и, вероятно, субъективно более темный) для карпов стимул 538 нм (показатель эффективности 0.18) располагается на отрицательном полюсе оси X3. В направлении по часовой стрелке эффективность стимулов, расположенных практически на дуге окружности, возрастает до 0.51 для стимула 479 нм, который располагается ближе к положительному полюсу оси X3. Наибольшее значение координаты по оси X4, ортогональной оси X3, имеют стимулы с промежуточной эффективностью — 503 нм (эффективность 0.24) и 491 нм (эффективность 0.33).

Такое расположение стимулов в соответствии с монотонным изменением их субъективной яркости позволяет рассматривать оси X3 и X4 как представляющие соответственно световой и темновой ахроматические каналы. Модель одновременного яркостного контраста (Фомин и др., 1979; Соколов, 1996в) объясняет биполярную конфигурацию световой оси (X3) при одновременном предъявлении УС и ДС. Ось X4 в соответствии с данной моделью представляет темновой механизм. Максимальное значение координат по этой оси имеют стимулы промежуточных значений субъективной яркости.

По нашим результатам, только часть стимулов располагается на данной плоскости в соответствии с показателем эффективности, отражающим субъективную яркость. Остальные пять стимулов проецируются в область начала координат, два из которых (596 и 483 нм) характеризуются высокой эффективностью, а у остальных трех показатель эффективности составляет 0.24—0.51. Можно предположить, что ахроматические механизмы не вносят существенного вклада в различение раздражителей, которые характеризуются пренебрежимо малыми значениями координат по ахроматическим (X3 и X4) осям. По данным К. Неймеер с соавт. (Neumeier et al., 1991), при выработке дифференцировок на темный стимул, когда светлый является дифференцировочным (D-серия, по определению К. Неймеер), золотые рыбки «используют» спектральные различия. Напротив, когда у рыб вырабатывают рефлекс на светлый стимул, а темный является дифференцировочным (L-серия, по определению К. Неймеер), животные «используют» яркостные различия. Такая разная «стратегия» животных может иметь место и в наших исследованиях, поскольку используемые стимулы различаются по яркости. Причем трудность разделения этих «стратегий» увеличивается при использовании в одном опыте сразу девяти ДС, разных по спектральному составу и яркости.

С другой стороны, в проекции на хроматическую плоскость стимулы средне-коротковолновой части спектра 479—538 нм занимают локальную область и характеризуются невысокими значениями хроматических координат по сравнению с остальными стимулами. Можно

предположить, что относительно малые цветовые различия «компенсируются» включением в процесс дифференцировки раздражителей ахроматических механизмов, что выражается в больших различиях между этими стимулами в координатах ахроматических осей. Для различения остальных стимулов оказывается «достаточно» спектральных различий, в связи с чем ахроматические механизмы практически «не вовлекаются» при дифференцировках этих стимулов.

Несмотря на то что карпы, по-видимому, используют две «стратегии» при дифференцировках, соотношения частот инструментальных реакций на различные ДС тем не менее содержат информацию о преимущественном включении хроматических механизмов при различении стимулов в диапазоне 564—624 нм и стимула 483 нм. При различении средне-коротковолновых стимулов карпы, видимо, «используют» как хроматические, так и ахроматические свойства стимулов.

Таким образом, оси Х3 и Х4 отражают вклад соответственно яркового и темного каналов, а угол, характеризующий положение цветовой точки на плоскости Х3Х4, соответствует субъективной яркости.

В проекции на плоскость, образованную комбинированными осями $(X1^2+X2^2)^{1/2}$ и $(X3^2+X4^2)^{1/2}$ (т.е. длинами радиус-векторов на плоскостях Х1Х2 и Х3Х4) (рис. 7, В), точки располагаются по дуге в соответствии с насыщенностью с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси для насыщенных (в порядке уменьшения 624, 596, 572, 564 и 483 нм) и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси для ненасыщенных (в порядке уменьшения 503, 507, 479, 491 и 538 нм) стимулов. Наименее насыщенные стимулы 503 и 507 нм характеризуются высокими значениями координат по обобщенной хроматической оси и низкими значениями координат по обобщенной ахроматической оси. У наиболее насыщенных стимулов 596 и 624 нм соотношение данных координат обратное. Смешанные (из первичных цветов) стимулы на данной проекции занимают промежуточное положение. Такая конфигурация стимульных точек на данной плоскости позволяет интерпретировать угол, образованный их радиус-векторами, как насыщенность стимулов. Малые углы соответствуют наиболее насыщенным стимулам, а с уменьшением насыщенности угол увеличивается и достигает максимума для широкополосных стимулов 503 и 507 нм.

6.2. Эксперименты на обезьянах

В данной серии экспериментов по выработке дифференцировок УС и шесть ДС предъявлялись последовательно в случайном порядке (Латанов и др., 1991). Обезьян обучали нажимать рукой на педаль в ответ на предъявление УС. Для поддержания пищевой мотивации УС предъявлялся чаще, чем каждый из шести ДС (33% против 11%). По достижении стадии градиента генерализации, когда частоты реакций на ДС незначительно варьировали в течение нескольких опытов, начинали серию с другим УС.

В результате обработки результатов цветовых дифференцировок семи стимулов, различающихся по цветовому тону и яркости, у трех обезьян выделено по четыре значимых фактора, составляющих базис их перцептивного пространства. Вклад в общую дисперсию четырех выделенных факторов составлял 82—86%.

В проекции на плоскость, образованную осями X1 и X2 (рис. 8, А), точки, соответствующие стимулам, располагаются в соответствии с

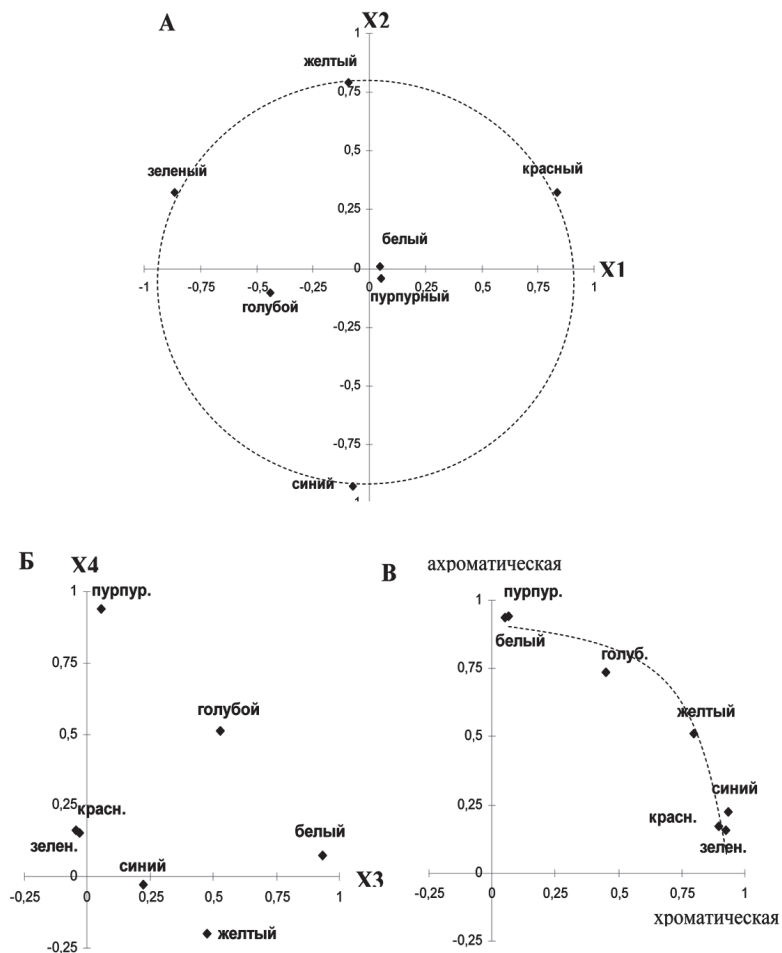


Рис. 8. Проекция стимульных точек на различные плоскости четырехмерного цветового пространства обезьяны: А — на плоскость, образованную цветоопонентными осями; Б — на плоскость, образованную ахроматическими осями; В — на плоскость, образованную обобщенными хроматической и ахроматической осями. Стимулы обозначены в соответствии с международной спецификацией цветов для человека (диаграмма цветности МКО-31) (Джадд, Вышецки, 1978)

кругом Ньютона. Такая конфигурация стимульных точек на плоскости X_1X_2 позволяет интерпретировать первые два фактора как цветоопponentные красно-зеленый и желто-синий каналы, а горизонтальный угол на данной плоскости связан с доминирующей длиной стимулов, которая определяет такую субъективную характеристику стимула, как цветовой тон.

В проекции на плоскость, образованную осями X_3 и X_4 (рис. 8, Б), стимулы, представленные первичными зеленым, красным и синим, а также желтый, проецируются в область начала координат. Можно предположить, что ахроматические механизмы вносят незначительный вклад в различение этих стимулов, поскольку эти стимулы представляют основные цвета и характеризуются большими цветовыми различиями. Из оставшихся трех наиболее темный для обезьян (и для человека) пурпурный (0.076 Вт/м^2) располагается вблизи полюса оси X_4 , тогда как наиболее светлый белый (0.289 Вт/м^2) - вблизи полюса оси X_3 . Голубой стимул (0.093 Вт/м^2) занимает промежуточное положение между белым и пурпурным. Субъективно относительно яркий (по оценкам человека) желтый располагается вблизи наиболее светлого белого. Таким образом, максимальную координату по оси X_3 имеет самый яркий белый, а максимальную координату по оси X_4 — самый темный пурпурный.

Оси X_3 и X_4 по своим характеристикам соответствуют яркостному и темновому каналам соответственно. Расположение стимулов на данной проекции в одном квадранте связано с отсутствием влияния одновременного контраста, который обуславливает появление отрицательной ветви на оси X_3 , выявленной в других экспериментах при одновременном предъявлении дифференцируемых стимулов. Такая конфигурация стимульных точек в осях яркостного и темного каналов позволяет интерпретировать угол на плоскости X_3X_4 как соответствующий субъективной яркости.

В проекции на плоскость X_1X_2 первичные цветовые стимулы и желтый располагаются ближе к полюсам хроматических осей, а голубой, пурпурный и белый — ближе к началу координат (рис. 8, А). Такое положение стимулов на хроматической плоскости коррелирует со спектральной чистотой, определяемой по диаграмме цветности. Так, спектральная чистота стимулов первой группы составляла $0.75-0.95$, тогда как для стимулов второй группы — $0.12-0.48$. Спектральная чистота цветового стимула определяет такую субъективную характеристику как его насыщенность. По нашим данным, спектральная чистота (и, следовательно, насыщенность) оказалась пропорциональна длине радиус-вектора стимульных точек на хроматической плоскости.

С другой стороны, в проекции на плоскости ахроматических осей X_3X_4 длины радиус-векторов стимульных точек, напротив, обратно пропорциональны спектральной чистоте (и насыщенности) стимулов (рис. 8, Б). Представляя длины радиусов-векторов в плоскостях X_1X_2

и X_3X_4 , вычисленных по формулам $(X_1^2+X_2^2)^{1/2}$ и $(X_3^2+X_4^2)^{1/2}$ соответственно, как обобщенные координаты двух хроматических и двух ахроматических осей, четырехмерное пространство преобразуется в плоскость. Проекция точек на эту плоскость (рис. 8, В) показывает, что стимулы располагаются по дуге в зависимости от насыщенности с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси для насыщенных стимулов (красного, синего и зеленого) и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси для ненасыщенных стимулов — самого яркого белого и самого темного пурпурного. Наименее насыщенные белый и пурпурный характеризуются высоким значением координаты по обобщенной ахроматической оси и низким значением координаты по обобщенной хроматической оси. У насыщенных стимулов соотношение данных координат обратное. Смешанные голубой и желтый стимулы в данной проекции занимают промежуточное положение между крайними значениями спектральной чистоты и соответственно насыщенности. Таким образом, угол, образованный радиус-векторами стимульных точек на этой плоскости, можно интерпретировать как насыщенность стимулов.

6.3. Сферичность четырехмерного пространства цветов разной яркости

Выявленные сенсорные пространства стимулов, различающихся по цветовому тону и спектральному составу, у карпов и обезьян оказались четырехмерными. Вклад в общую дисперсию четырех выделенных факторов составлял 82—86% у обезьян и 75—76% у карпов. Высокие значения вклада четырех факторов в общую дисперсию свидетельствуют о достаточности четырехмерной модели для описания различий цветowych стимулов различной яркости. Длины радиус-векторов стимульных точек в четырехмерном пространстве варьировали незначительно, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов вариации их усредненных величин (0.11 и 0.08 у карпов; 0.04—0.06 у обезьян). Малые значения коэффициентов вариации означают, что стимулы в пространстве располагаются в тонком слое на сферической поверхности. Таким образом, четырехмерные цветовые пространства удовлетворяют свойству сферичности.

6.4. Цветовой тон связан с углом на хроматической плоскости четырехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную двумя цветооппонентными факторами, углы радиус-векторов стимульных точек монотонно связаны с доминирующей длиной волны стимулов, определяющей их цветовой тон, и могут рассматриваться как мера воспринимаемых хроматических свойств. Углы радиус-векторов стимульных точек на хроматической плоскости высоко коррелируют с доминирующей длиной волны стимулов:

коэффициенты линейной корреляций между указанными величинами составляли 0.96—0.98 для карпов и 0.95—0.97 для обезьян.

6.5. Субъективная яркость связана с углом на ахроматической плоскости четырехмерного цветового пространства

Углы радиус-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости цветового пространства карпов высоко коррелируют с относительной эффективностью стимулов: коэффициенты линейной корреляции между указанными величинами составляли 0.99 и 0.97 для карпов. Коэффициент корреляции между логарифмом яркости стимулов и их положением на ахроматической плоскости (углом радиус-вектора) цветового пространства обезьян, вычисленный суммарно для трех животных, составлял 0.97. Таким образом, углы радиус-векторов стимульных точек на ахроматической плоскости монотонно связаны с яркостными свойствами стимулов и могут рассматриваться как мера воспринимаемой яркости (светлоты).

6.6. Насыщенность кодируется углом, образованным комбинированными хроматическими и ахроматическими осями четырехмерного цветового пространства

В проекции на плоскость, образованную комбинированными хроматическими и ахроматическими осями четырехмерных цветовых пространств карпов и обезьян, точки, представляющие цветовые стимулы, располагаются в соответствии с их насыщенностью. Цветовые стимулы располагаются по дуге в зависимости от насыщенности с большими значениями координат по обобщенной хроматической оси $(X1^2+X2^2)^{1/2}$ для насыщенных стимулов и с большими значениями координат по обобщенной ахроматической оси $(X3^2+X4^2)^{1/2}$ для ненасыщенных стимулов.

Коэффициенты линейной корреляции между величиной угла радиус-векторов стимульных точек на комбинированной плоскости цветового пространства и спектральной чистотой стимулов составляли 0.75—0.82 для карпов и 0.90—0.94 для обезьян. Таким образом, насыщенность цветовых стимулов кодируется также двумя координатами и этому свойству соответствует угол на комбинированной плоскости четырехмерного цветового пространства.

6.7. Частота инструментальных реакций коррелирует со скалярными произведениями между четырехмерными векторами, соответствующими стимулам

Проверка соответствия выявленной конфигурации цветового пространства экспериментальным данным состоит в оценке связи (корреляции) частоты реакции на тот или иной стимул, когда он дифференцируется в различных условиях (в сериях с различными условными

стимулами) с каким-либо параметром, отражающим степень сходства стимулов в четырехмерном цветовом пространстве. Как показали проведенные исследования, частота реакции на ДС стимул монотонно зависит от степени его сходства с УС.

Проверка соответствия модели, объясняющей такой способ выявления базиса перцептивного пространства, состоит в сравнении экспериментальных данных с данными, предсказанными моделью. С этой целью оценивалась корреляция между частотами инструментальных ответов животных, полученными в эксперименте, со скалярными произведениями между четырехмерными (по числу осей пространства) векторами, представляющими стимулы в перцептивных пространствах животных. Коэффициенты линейной корреляции между этими величинами составляли 0.80—0.83 для карпов и 0.84—0.89 для обезьян. Относительно высокая корреляция свидетельствует о том, что скалярные произведения между четырехмерными векторами, представляющие стимулы в перцептивном цветовом пространстве, прямо пропорционально связаны с частотами реакций на ДС в сериях с различными УС. Это свидетельствует об адекватности четырехмерной сферической модели для описания цветовых и яркостных различий. Чем больше скалярное произведение между четырехмерными векторами, представляющими стимулы, тем ближе эти стимулы расположены в пространстве и соответственно тем больше частота «ошибок» на тот из них, который используется как ДС, в то время как другой используется как УС.

7. Заключение

Обобщая результаты, полученные в данной работе, можно утверждать, что в экспериментах по цветовым дифференцировкам вероятность условного ответа на дифференцировочный цвет является мерой его сходства с цветом, используемым в качестве условного раздражителя. Матрица смещения, составленная из вероятностей условных реакций, может рассматриваться как матрица цветового сходства, содержащая информацию о тех нейронных каналах, которые определяют эти сходства. Использование метода факторного анализа позволяет выявить структуру перцептивного пространства животных. Анализ цветовых пространств карпов и обезьян показывает, что они организованы по тому же принципу, что и цветовое пространство человека (Соколов, Измайлов, 1984; Измайлов и др., 1989). Как и цветовое пространство человека, они определяются четырьмя параллельно работающими каналами.

Нейрофизиологическим базисом цветокодирующих каналов можно рассматривать нейроны сетчатки карпов и обезьян, обладающие цветооппонентными свойствами (Daw, 1972). Реакции этих клеток на различные цвета коррелируют с изменениями значений координат цветовых точек на хроматической плоскости X_1X_2 перцептивных про-

странств животных. Нейроны с такими свойствами обнаружены также и в НКТ обезьян (Valois de et al., 1967).

В классификации корковых нейронов кошки, предложенной Р. Юнгом (Yung, 1973), выделены так называемые В- и D-клетки. В-клетки характеризуются возбуждательной реакцией на включение света и сохраняют реакцию во время действия стимула. Выключение света вызывает у этих клеток сильную тормозную реакцию по сравнению с фоновой активностью. D-нейроны, напротив, возбуждаются при выключении светового пятна и тормозятся при его включении. Реакции этих типов клеток в зрительной коре обладают ярко выраженной реципрокностью по отношению к одному и тому же изменению освещенности, что объясняется почти полным перекрытием рецептивных полей В- и D-клеток. Подобными свойствами характеризуются также и горизонтальные клетки в сетчатке кошек и обезьян (Shapley, Perry, 1986). В работе С.В. Фомина с соавт. (1979) предложена модель, связывающая функции этих клеток с различием яркости локальных стимулов, предъявляемых в условиях одновременного или последовательного контраста, и объясняющая биполярность яркостного канала. Ахроматическое зрение рыб исследовано не так подробно, как у млекопитающих. Однако в некоторых работах (Weiler, Wagner, 1984; Neumeyer et al., 1991) показано, что в сетчатке рыб имеются физиологические предпосылки для подразделения зрительной системы на цветовой и ахроматический каналы.

Согласно сферической модели кодирования цвета и яркости, четыре описанных типа нейронов конвергируют на селективных нейронах, которые могут рассматриваться как элементы цветотопической проекции. По данным Р. Ваутин и Б. Дау (Vautin, Dow, 1985), в стриарной коре мозга обезьян описаны нейроны, избирательно возбуждающиеся в узком диапазоне длин волн с максимумами реакций в области 450, 506, 577 и 656 нм. Эти максимумы соответствуют положению в спектре «основных цветов» у человека и обезьяны — «синего» (450 нм), «зеленого» (506 нм), «желтого» (577 нм) и «красного» (656 нм). Существование перечисленных типов нейронов в нервной системе рыб и приматов позволяет связать эти клетки в специализированную нейронную сеть, кодирующую различия стимулов по цветовому тону и яркости.

Совпадение стимульных переменных, определяющих различия по яркости и по цвету и выявленных как по показателям инструментального поведения у животных, так и по прямым оценкам у испытуемого человека, свидетельствует о применимости подхода, используемого в данной работе, для исследования различных аспектов зрения методом инструментальных дифференцировок. Принципиальное совпадение пространств яркости и цвета у человека и животных дает возможность использовать частоты инструментальных реакций при выработке дифференцировок как меру межстимульных различий. Таким образом, методические подходы и алгоритмы, традиционно используемые в

психофизике для определения базиса сенсорных пространств, применимы для исследования механизмов восприятия у животных при использовании в качестве меры стимульных различий показателей условнорефлекторных реакций.

Стимульные переменные, выявляемые методом многомерного анализа и составляющие базис цветовых перцептивных пространств человека и животных, по своим свойствам соответствуют ответам цветокодирующих нейронов различных уровней зрительной системы. Это свидетельствует о том, что сферическая модель воспроизводит свойства цветооппонентных нейронов, кодирующих спектральные различия, а также световых (ON-) и темновых (OFF-) нейронов, кодирующих яркостные различия. Такие количественные соответствия (высокая корреляция между физическими свойствами стимулов и их свойствами, вычисленными по модели) выгодно отличают сферическую модель от большого числа моделей цветового зрения. Векторный принцип преобразования информации в концептуальной рефлекторной дуге (Сokolov, 1995, 1996а), лежащий в основе алгоритмов и приемов для выявления перцептивных пространств по частотам условнорефлекторных реакций, согласуется с классическими представлениями о градиенте генерализации, развиваемые в Павловской школе. Явление градиента генерализации объясняется представлениями о векторном кодировании сигнала, когда условный раздражитель вызывает вектор возбуждения, представляющий собой одновременное возбуждение некоторого множества детекторов, «настроенных» на различные диапазоны изменения какого-либо стимульного признака, но имеющих перекрывающиеся селективные характеристики. Центральным звеном сферической модели являются такие функциональные элементы, как детекторы, однозначно кодирующие набор первичных признаков, и командные нейроны, запускающие фиксированный набор двигательных программ условнорефлекторную реакцию. С позиций сферической модели процесс интеграции сенсорной и исполнительной частями рефлекторной дуги описывается в терминах векторных операций.

Изменение угла между вектором возбуждения детекторов и вектором связи командного нейрона с набором детекторов выражается в вариациях величины условнорефлекторных реакций, выраженных через их частоту. Эти вариации определяются степенью сходства между УС и ДС.

Существенной особенностью сферической модели является ее универсальность для описания либо цветовых, либо яркостных стимульных различий, а также в случае, когда раздражители отличаются и по цвету и по яркости. В последнем случае перцептивное пространство представляет собой четырехмерную сферу, включающую как цветовые, так и яркостные оси. При устранении различия по какому-либо одному стимульному свойству четырехмерное пространство редуцируется до

частных случаев. Трехмерное пространство субъективно равноярких цветовых стимулов и двумерное пространство яркости являются частными случаями общего четырехмерного цветового пространства.

Методологические подходы и методы анализа, использованные в данной работе, открывают перспективы для исследования процессов преобразования сенсорной информации как в других каналах зрительной системы (формы, ориентации и т.п.), так и в других анализаторах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Джадд Д., Вышецки Г.* Цвет в науке и технике. М., 1978.
- Глезер В.Д., Дудкин К.Н., Куперман А.М. и др.* Зрительное опознание и его нейрофизиологические механизмы. Л., 1975.
- Евтихин Д.В., Латанов А.В., Соколов Е.Н.* Перцептивное пространство яркости у карпа (*Carpio Cyprinus L.*) // Журн. ВНД. 1995. Т. 45. № 5. С. 964—975.
- Евтихин Д.В., Латанов А.В., Соколов Е.Н.* Перцептивное пространство яркости у обезьяны (*Macaque rhesus*) // Журн. ВНД. 1997. Т. 47. № 1. С. 98—108.
- Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М.* Психофизиология цветового зрения. М., 1989.
- Кулаичев А.П.* Методы и средства анализа данных в среде Windows: Stadia 6.0. М., 1996.
- Латанов А.В., Леонова А.Ю., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н.* Сравнительная нейробиология цветового зрения человека и животных // Журн. ВНД. 1997. Т. 47. № 2. С. 308—320.
- Латанов А.В., Полянский В.Б., Соколов Е.Н.* Четырехмерное сферическое цветовое пространство обезьяны // Журн. ВНД. 1991. Т. 41. № 4. С. 636—646.
- Леонова А.Ю., Латанов А.В., Полянский В.Б., Соколов Е.Н.* Перцептивное цветовое пространство карпа (*Carpio Cyprinus L.*) // Журн. ВНД. 1994. Т. 44. № 6. С. 1059—1069.
- Праздниковой Н.В.* Пищевые двигательные рефлексы и условный тормоз у рыб // Труды ин-та физиологии им. И.П. Павлова. 1953. Т. 2. С. 370—384.
- Соколов Е.Н.* Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981.
- Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в нервной системе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3—13.
- Соколов Е.Н.* Векторное кодирование и нейронные карты // Журн. ВНД. 1996а. Т. 46. № 1. С. 7—14.
- Соколов Е.Н.* Проблема гештальта в нейробиологии // Журн. ВНД. 1996б. Т. 46. № 2. С. 229—240.
- Соколов Е.Н.* Векторная модель одновременного контраста ахроматических стимулов // Журн. ВНД. 1996в. Т. 46. № 3. С. 419—428.
- Соколов Е.Н.* Нейронная сеть, имитирующая одновременный контраст равноярких цветов // Журн. ВНД. 1996г. Т. 46. № 6. С. 979—988.
- Соколов Е.Н., Вайтквявичус Г.Г.* Нейроинтеллект. От нейрона к компьютеру. М., 1989.
- Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А.* Цветовое зрение. М., 1984.
- Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайтквявичус Г.Г.* Искусственные органы чувств. Проблемы моделирования сенсорных систем. М., 1979.
- Anstis S.M., Cavanagh P.* A minimum motion technique for judging equiluminance // Color vision: Physiology and psychophysics / Ed. by J.D. Mollon, L.T. Sharpe. L., 1983. P. 156—166.

- Daw N.W.* Color-coded cells in goldfish, cat and rhesus monkey // Invest. Ophthalmol. 1972. Vol. 11. P. 411—417.
- Derefeld G.* Color appearance systems // Vision and visual dysfunction: In 17 vol. Vol. 6: The perception of color / Ed. by P. Gouras. N.Y., 1991. P. 218—261.
- Harosi F.I.* Spectral relations of cone photopigments in goldfish // J. Gen. Physiol. 1976. Vol. 68. P. 65—80.
- Heggelund P.* Simultaneous luminance contrast with chromatic colors // Vision Res. 1993. Vol. 33. P. 1709—1722.
- Jacobs G.H.* The distribution and nature of color vision among the mammals // Biol. Rev. 1993. Vol. 68. P. 413—471.
- Logothetis N.K., Charles E.R.* The minimum motion technique applied to determine isoluminance in psychophysical experiments with monkeys // Vision Res. 1990. Vol. 30. P. 829—838.
- Neumeyer C., Wietsma J.J., Spekrijse H.* Separate processing of “color” and “brightness” in goldfish // Vision Res. 1991. Vol. 31. P. 537—549.
- Shapley R., Perry V.H.* Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles // Trends Neurosci. 1986. Vol. 9. P. 229—235.
- Weiler R., Wagner H.-J.* Light dependent change of cone-horizontal interactions in carp retina // Brain Res. 1984. Vol. 298. P. 1—9.
- Valois de R.L., Abramov I., Mead W.R.* Single cell analysis of wavelength discrimination at the lateral geniculate nucleus in the macaque // J. Neurophysiol. 1967. Vol. 30. P. 415—433.
- Vautin R.G., Dow B.M.* Color cell groups in foveal striate cortex of the behaving macaque // J. Neurophysiol. 1985. Vol. 54. P. 273—292.
- Yager D.* Behavioral measures and theoretical analysis of spectral sensitivity and spectral saturation in the goldfish, *Carassius auratus* // Vision Res. 1967. Vol. 7. P. 707—727.
- Yung R.* Visual perception and neurophysiology // Handbook of sensory physiology. Vol. VII/3: Central visual information. Part A / Ed. by R. Yung. N.Y.; L., 1973. P. 3—152.

В. Б. Полянский

**ШКОЛА Е.Н. СОКОЛОВА
И ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ НА ЖИВОТНЫХ**

В статье представлены выполненные под руководством Е.Н. Соколова исследования механизмов обработки информации в зрительной системе животных (кроликов и кошек). Рассмотрены результаты изучения критической частоты слияния мельканий, привыкания ответов нейронов зрительной коры на повторяющиеся стимулы, характеристик реакций нейронов на разномодальные стимулы. Получены сенсорные когнитивные пространства на разные атрибуты зрительного стимула: интенсивность, цвет, ориентацию. Совпадение этих пространств с аналогичными пространствами, полученными на людях на основе экспертных оценок и при анализе вызванных потенциалов в тех же условиях стимуляции, подтверждает фундаментальную гипотезу Е.Н. Соколова о векторном кодировании информации в мозге человека и животных.

Ключевые слова: психофизиологические исследования на животных, зрительная кора, атрибуты зрительного стимула, сенсорное пространство, векторное кодирование.

This article is devoted to E.N. Sokolov and his role in the scientific guidance to neurophysiology studies. Research of animal's visual cortex neurons showed that many features of neuronal discharges, e.g. correlation with EEG-activity, coincide with such features revealed in human psychophysiology studies. Sensory spaces were revealed using the rates of animal's neuronal discharges in response to substitution of stimuli with different intensity, color and orientation. These spaces were similar to such spaces reconstructed using psychophysiological methods in human. Coincidence of spaces structure and some other facts corroborate the theory of vector encoding of information in nervous system.

Key words: psychophysiological studies on animals, visual cortex, attributes of visual stimulus, sensory space, vector encoding.

Е.Н. Соколов полагал, что базовые психофизиологические процессы у человека и животных сходны. Поэтому он активно выступал за исследования на животных для проверки своих гипотез о нейронах-детекторах комплексных стимулов, о векторном кодировании сенсорной информации в мозге и других.

Полянский Владимир Борисович — докт. биол. наук, профессор биологического ф-та МГУ. *E-mail:* pol@neurobiology.ru

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 04-04-48345, № 07-04-00259, № 10-04-00313).

Еще в 1964—1966 гг. в опытах на бодрствующем кролике нами были записаны ответы на вспышки света отдельных нейронов первичной (стриарной) зрительной коры. При этом от одного и того же вольфрамового микроэлектрода регистрировались как экстраклеточная активность нейрона, так и локальная электроэнцефалограмма и вызванные светом потенциалы. Опыты показали, что вспышка вызывает фазный ответ нейрона — начальный разряд (50—90 мс), глубокое торможение разряда (90—180 мс), мощный вторичный разряд и далее возвращение к фону. Возбуждению и торможению соответствовали медленные вызванные волны — негативные и позитивные.

Первые исследования были посвящены изучению ответов нейронов первичной зрительной коры кролика на вспышки света различной яркости. Совместно с И.Н. Кондратьевой (Институт высшей нервной деятельности) было описано возвратное торможение на вспышку света (Kondratjeva, Polyansky, 1968), игравшего важную роль в формировании ответа нейрона на зрительный стимул. К тому же торможение, как выяснилось, определяло циклы возбудимости ответов одиночных нейронов на двойные вспышки света (Полянский, 1967). Изучение циклов возбудимости нейронов зрительной коры кролика (а также кошки и обезьяны) позволяло установить возбудимость клетки, ее рефрактерный период, что существенно для определения частоты подачи стимулов в целях получения адекватного ответа.

Циклы восстановления отдельных нейронов первичной зрительной коры на парные вспышки света показали, что существует определенный рефрактерный период, связанный с возвратным торможением нейронов и определяющий восприятие двух отдельных вспышек света. Этот период, равный 50—90 мс, зависел от яркости вспышек. Того же порядка были и промежутки между двумя вспышками у человека, когда они воспринимались раздельно. Наконец, было установлено, что локальный вызванный потенциал зрительной коры кролика коррелирует с разрядом нейронов, что весьма важно в электрофизиологических исследованиях на человеке.

Схожесть психофизиологических исследований на человеке и животных выявилась в наших экспериментах на кролике и при изучении ответов на ритмический световой раздражитель. Критическая частота следования ответов нейронов зрительной коры на ритмический световой раздражитель лежит в пределах 12—15 Гц, что соответствует критической частоте слияния мельканий у человека.

Далее по совету Е.Н. Соколова мы занялись подробным изучением активности нейронов первичной зрительной коры кролика, применяя зрительные и незрительные стимулы. Е.Н. Соколов настаивал на том, чтобы исследования проводились на нейронах, поскольку только нейроны дают заключение о том, что именно происходит в мозге.

Е.Н. Соколов был уверен, что в структурах зрительной системы, особенно в коре головного мозга особую роль играют нейроны-детекторы разных атрибутов зрительного стимула, а кроме того детекторы полимодального, комплексного стимула. Его догадки были подтверждены в наших опытах. Так, у 16% исследованных нейронов в зрительной коре кролика была обнаружена селективная зависимость в первой фазе ответов нейронов на вспышки света разной интенсивности. При этом разные клетки имели свою оптимальную интенсивность (Полянский, 1990).

В зрительной коре кролика мы обнаружили клетки, которые реагировали на звуковые щелчки и электрокожное раздражение лапы (соответственно 21 и 37% клеток), причем эти ответы не угасали при повторении раздражений, они были специфическими по отношению к незрительным стимулам (Полянский, 1990, 2010).

Особую группу клеток со специфическими взаимодействиями составили своеобразные «детекторы комплекса», реагирующие лишь на комплексный раздражитель (звук+свет), но не отвечающие на компоненты этого комплекса. Таких нейронов было обнаружено мало, всего 3 из 150 исследованных (2%), но они существуют, и их наличие предсказал Е.Н. Соколов. Возможно, эти нейроны специально настроены на быструю встречу в зрительной коре зрительного и звукового сигналов, чтобы произошла быстрая реакция мозга и всего организма на этот комплекс (Polyansky, Sokolov, 1975).

Далее мы развили исследования ответов нейронов зрительной коры на гетеромодальные стимулы. К специфическим ответам гетеромодального взаимодействия мы отнесли такие изменения ответа на свет при добавлении звука, которые зависели от расположения источника стимулов относительно друг друга в пространстве. Последнее положение хорошо иллюстрируется на нейронах стриарной коры кошки. Кошка была обездвижена курарином и переведена на искусственное дыхание. На экране ей предьявлялись в случайном порядке световые точки и по ним строилось рецептивное поле клетки. Звук подавался из нескольких микродинамиков, расположенных у источника света. Было обнаружено, что рассматриваемая клетка зрительной коры не дает ответа на щелчки из разных точек пространства. Однако звук все же специфически модулирует, усиливает ответ на локальное раздражение светом центра рецептивного поля, причем это усиление наибольшее, когда источники света и звука находятся в одном и том же месте. Можно предположить, что карты звукового и зрительного пространства в данном случае совпадают (Полянский, 1990). Исследования ответов нейронов на разномодальные стимулы показали, что первичная зрительная кора животных — ассоциативная структура, участвующая в создании элементов полимодального зрительного образа в его константном пространственном восприятии.

В следующей части работы были проведены исследования динамических перестроек активности нейронов зрительной коры. Установлено два вида динамических перестроек — быстрые и медленные. Они свойственны ответам на все виды применяемых стимулов. Быстрые динамические изменения активности происходили в пределах 10—20 ритмических применений стимула, развитие и стабилизация медленных перестроек укладывались в пределы 30—100 повторов стимула.

Мы полагаем, что быстрая динамика ответов связана с генерализованным компонентом привыкания, угашения *arousal*-реакции (Скребицкий, 1977; Соколов, 1958, 2003) и с настройкой анализатора на восприятие раздражителей, повышением точности дифференцирования сигнала (Супин, 1974). Медленные динамические изменения активности отражают, видимо, перестройки в самой сенсорной системе, направленные или на сохранение ее ареактивности к применению незначимых для организма стимулов, или на создание предпосылок для длительных пластических перестроек активности нейронов. Кроме того, медленные перестройки разряда связаны, видимо, с изменением уровня центрального тонуса, управляемого деятельностью ретикулярных и лимбических структур.

В работе установлено, что часть клеток стриарной коры кролика не подвержена динамическим перестройкам разряда, она стабильна, что составляет 46% в ответах на свет и 23% в ответах на звук. Именно эти нейроны, по нашему мнению, образуют основную часть клеток со специфическим типом ответа на незрительные стимулы. Видимо, нейроны со стабильным типом ответа осуществляют более быструю и точную обработку сведений о физических параметрах стимулов разных модальностей. Исследование динамических перестроек активности велось при прямом участии Е.Н. Соколова и под его идейным руководством.

Еще одна часть работы связана с модельным исследованием на кошках действия звука на постановку лапы на опору при *электрическом раздражении зрительной коры* (ЭРЗК). Дело в том, что при разработке зрительных протезов для слепых людей возникновение фосфенов вызывается путем ЭРЗК через множественные электроды. Пороги возникновения фосфенов достаточно высоки и это, несомненно, вредно для ткани мозга. Предполагалось, что присоединение звука к ЭРЗК поможет снизить эти пороги. Опыты проведены на 7 кошках. В серии опытов проверялось добавление к ЭРЗК звукового щелчка при разных вероятностях (от 0.3 до 1.0) выполнения условной двигательной реакции на ток. При этом звук всегда подавался из одной точки пространства в 50 см прямо перед головой животного. Опыты показали, что звук достоверно снижал латентные периоды реакций на ЭРЗК на 11—30 мс, или на 3—7%, при этом чем ниже была вероятность реакции на ЭРЗК, тем сильнее действовал звук. Добавление звука к ЭРЗК влияло также на вероятность двигательной реакции: при низкой вероятности от-

ветов на ток добавление звука повышало вероятность ответа почти в 2 раза; влияние звука уменьшалось с повышением вероятности ответа на ЭРЗК. Таким образом, удалось показать, что при добавлении звука можно при гораздо меньших значениях тока вызывать фосфены, а при их возникновении — и двигательные реакции животного. Эти опыты могут пригодиться при дальнейшей разработке зрительных протезов для незрячих.

Другой цикл исследований, проведенный на животных под руководством Е.Н. Соколова, касался проверки гипотезы векторного кодирования в мозге различных атрибутов зрительного стимула — интенсивности, цвета, ориентации. Исследования по этой теме выполнялись в рамках 4 проектов РФФИ.

Исследования были проведены разными методами: поведенческими (выработка условного рефлекса и дифференцировок), а также путем анализа амплитуд зрительных вызванных потенциалов и реакций нейронов различных зрительных структур мозга кролика в ответ на замену разных интенсивностей, цветов и ориентаций друг на друга.

Вопросы о том, каким образом происходит кодирование информации об изменениях яркости, цвета, ориентации, как реагируют нейроны на замену этих атрибутов в зрительном поле, остаются малоисследованными. Е.Н. Соколов (2003) предложил гипотезу векторного кодирования сенсорной и другой информации в мозге.

Обработка психофизических данных у испытуемых на замены 8 стимулов каждого атрибута зрительного стимула с разными параметрами методом многомерного шкалирования и факторного анализа позволила построить цветовое перцептивное пространство для человека. Оно представляет собой гиперсферу в четырехмерном евклидовом пространстве. Базисные оси интерпретировались как красно-зеленый, сине-желтый, яркостной и темновой каналы информации (Измайлов и др., 1989). Эти исследования оказались перспективными и на животных.

Мы остановимся прежде всего на исследованиях реакций нейронов разных отделов зрительной системы кролика на замены атрибутов зрительного стимула. Кролик — дихромат, протаноп, у него в сетчатке отсутствует краснопоглощающий пигмент. Сначала было проведено исследование нейронов первичной зрительной коры (ЗК) кролика, а затем изучены нейроны релейного таламического ядра — латерального коленчатого тела (ЛКТ) и подкоркового зрительного центра — верхнего двухолмия (ВД). Кролик находился в бодрствующем состоянии, он жестко фиксировался в станке, существенных движений глаз во время опыта не было. Во время опытов на экране цветного монитора диффузно происходили замены 8 белых стимулов разной яркости (4—19 кд/м²) и 8 разноярких цветовых стимулов (белый, красный, желтый, желто-зеленый, зеленый, сине-зеленый, синий и черный) — всего 64 пары (включая замены идентичных стимулов друг на друга). Для подавляющей части

нейронов подсчитывалась средняя частота спайков в раннем разряде фазных нейронов (50—90 мс от момента замены стимулов) — «разряде различия». Зарегистрированы реакции 54 нейронов ЗК, 51 нейрона ЛКТ, 83 нейронов ВД. Для нейронов всех структур показано, что при заменах белых стимулов, различающихся только по яркости, сенсорное пространство имело двумерную структуру с осями яркости и темноты. Стимулы в пространстве располагались по дуге окружности от малых к большим значениям яркости (Evtichin et al., 2008).

В том случае, когда использовали разнояркие цветовые стимулы, были реконструированы сенсорные пространства, имевшие либо четырехмерную структуру, т.е. отражающую взаимодействие 4 различных факторов, либо пространство было двумерным. В случае двумерного решения стимулы располагались по дуге в пределах полуокружности от темных (черного и красного) до ярких (сине-зеленого и синего) цветов. Стимулы, уравненные по интенсивности для кролика, группировались в области средних значений. Такие пространства означают, что эти нейроны участвуют только в обработке информации об изменении интенсивности стимулов. Процентное соотношение таких нейронов оказалось неодинаковым в разных структурах зрительной системы кролика: двумерное пространство удалось реконструировать для 30% нейронов в ЗК и ВД, а для нейронов ЛКТ этот процент был намного больше — 86.

Удалось реконструировать четырехмерное цветовое пространство для 22% нейронов ЗК, для 14% нейронов ЛКТ, в ВД 4% клеток показали четырехмерное пространство по первичному, раннему разряду, а 15% клеток — по вторичному разряду (в диапазоне 120—150 мс от момента замены стимулов). В четырехмерных цветовых пространствах два фактора интерпретируются как цветовые, а два других — как ахроматические. Два цветовых фактора для кролика рассматриваются нами фактически как полуоси (синяя и зеленая). Эти факторы интерпретируются как оппонентные красно-зеленый и сине-желтый механизмы, характерные для трихроматов, но редуцированные до полуосей у кролика-дихромата.

В целом оказалось, что не только для нейронов исследованных структур, но и для пространств, построенных по данным анализа амплитуд пиков вызванных потенциалов зрительной коры и латерального коленчатого тела и пространств, полученных по данным поведенческих опытов, все соответствующие сенсорные пространства (двух- или четырехмерные) практически изоморфны. Это свидетельствует об определенной закономерности и говорит об адекватности и значимости гипотезы о векторном кодировании сенсорной информации, предложенной Е.Н. Соколовым (2003).

В других сериях экспериментов, проведенных на первичной зрительной коре кролика, показано, что по данным измерения пика N85

зрительного вызванного потенциала и в 22% случаев по замене комплексов «интенсивность+ориентация» друг на друга удалось выявить тенденцию построения четырехмерного сенсорного пространства с двумя плоскостями — ориентации и интенсивности. При регистрации нейронов зрительной коры кролика показано, что 7 из 57 исследованных клеток (12%) анализируют и интегрируют такие атрибуты зрительного стимула, как интенсивность и ориентация. Судя по тому, что в опытах с отдельными нейронами зрительной коры процент клеток с взаимодействием таких атрибутов зрительного стимула, как ориентация и интенсивность, не высок, следует предположить, что такая задача для нейронов стриарной коры кролика сложна и трудна, но интеграция этих атрибутов все же происходит.

Нейроны латерального коленчатого тела и верхнего двуххолмия оказалось возможным разделить на две группы: с монотонно возрастающей и монотонно убывающей частотой тонического разряда при увеличении яркости предъявляемых стимулов. Что касается корковых нейронов, то подобной градуальной зависимости тонического разряда от изменения интенсивности стимулов обнаружено не было. Значительная часть нейронов коры не реагировала на изменение яркости или цвета стимулов. Однако среди исследованных нейронов были найдены клетки, избирательно реагирующие увеличением или снижением тонической активности на тот или иной стимул. Можно сказать, что такие нейроны проявляют детекторные (селективные) свойства, выделяя тот или иной стимул определенной частотой импульсации в тоническом ответе.

В последнее время мы исследовали влияние звука на световые ответы в зрительной коре кролика. Предварительные исследования зрительных вызванных потенциалов в ответ на мгновенную замену диффузных ахроматических стимулов и комплексов «свет+звук» показали, что для первичной зрительной коры кролика характерно взаимодействие зрительной и звуковой информации. Амплитуды фаз зрительного вызванного потенциала (ЗВП) P1 (50—75 мс) и N1 (95—110 мс) на комбинации света разной яркости со звуком сравнивались с амплитудами на замены диффузных черно-белых стимулов. Диапазон яркостей составлял 0—0.72 кд/м², т.е. здесь применялись околопороговые интенсивности зрительного стимула. В опытах использовался звук частотой 500 Гц. Громкость звуков — 81—91 дБ, длительность — 350 мс.

Применяемые звуки были подпороговыми и сами по себе не вызывали ЗВП в первичной зрительной коре. Комбинация этих звуков со зрительными стимулами приводила к статистически значимым изменениям ($p < 0.05$) амплитуд фаз ЗВП по сравнению с амплитудами на замены зрительных стимулов без звуков. Так, при заменах стимула 0.28 кд/м² на стимул 0.31 кд/м², каждый из которых сопровождался звуковым сигналом, средняя амплитуда фазы N1 ЗВП увеличивалась в 1.8 раза (с

8.4 до 14.8 мкВ) по сравнению амплитудой на замену тех же стимулов без звука. При обратной замене комплексных стимулов амплитуда N1 также увеличивалась в 1.7 раза (с 7.3 до 12.3 мкВ).

Подобные изменения свидетельствуют о том, что звуковое воздействие может влиять на обработку зрительной информации (особенно при малых значениях интенсивности стимула) уже на самых ранних этапах зрительного анализа.

В целом наши опыты показали, что уже в первичной зрительной коре наблюдается взаимодействие и интеграция таких разных атрибутов зрительного стимула, как цвет и интенсивность, ориентация и интенсивность. Если ранее многие исследователи зрительной системы считали, что в первичной зрительной коре каждый атрибут зрительного стимула анализируется специализированными нейронами, а затем информация передается в другие, более сложные ассоциативные зоны зрительной коры, то наши работы и исследования других авторов (Roelfsema, 2006) свидетельствуют, что ряд атрибутов зрительного стимула анализируется и интегрируется на одних и тех же одиночных нейронах первичной зрительной коры. Таким образом, первичная зрительная кора предстает более сложным зрительным центром, чем думали ранее, она анализирует зрительные признаки второго, а возможно, и более высоких порядков.

Характеризуя наши исследования на нейронах животных, следует отметить, что действительно подтверждаются идеи Е.Н. Соколова о том, что некоторые базовые механизмы деятельности мозга (в нашем случае механизмы деятельности зрительной системы) являются общими для человека и животных. Например, сенсорные ахроматические и цветовые перцептивные пространства, полученные на человеке по данным экспертных оценок и анализа вызванных потенциалов, очень схожи с соответствующими пространствами, полученными на кролике по данным вызванных потенциалов и реакций нейронов зрительной коры.

Вспоминая 50-летний период совместной работы с Е.Н. Соколовым, хочу отметить, что это было светлое время. Е.Н. Соколов постоянно высказывал новые идеи, созвучные мировым установкам в психофизиологии и нейрофизиологии. Эти идеи требовали проверки как в исследовании на людях, так и в опытах на животных. И многие идеи Е.Н. Соколова были подтверждены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М. Психофизиология цветового зрения. М., 1989.

Полянский В.Б. Циклы восстановления нейронов зрительной коры бодрствующего кролика на двойные вспышки света // Журн. ВНД. 1967. Т. 17. № 4. С. 714—721.

Полянский В.Б. Особенности конвергенции и взаимодействия гетеромодальной информации в стриарной коре мозга: Дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. М., 1990.

Полянский В.Б. Принципы переработки сенсорной информации в зрительной системе животных // Высшая нервная деятельность — вчера и сегодня. М., 2010 (в печати).

Скребицкий В.Г. Регуляция проведения возбуждения в зрительном анализаторе. М., 1977.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.

Супин А.Я. Нейронные механизмы зрительного анализа. М., 1974.

Etikhin D.V., Polianskii, Alumkylov D.E., Sokolov E.N. Coding of luminance and color differences on neurons in the rabbit's visual system // Spanish J. Psychol. 2008. Vol. 11. N 2. P. 349—362.

Kondratjeva I.N., Polyansky V.B. Inhibition in the neuronal systems of the visual cortex // *Activitas Nervosa Superior*. 1968. Vol. 10. N 1. P. 1—11.

Polyansky V.B., Sokolov E.N. Responses of the rabbit's visual neurons to a simultaneous complex stimulus of sound and light // *Neuronal mechanisms of the orienting reflex* / Ed. by E.N. Sokolov, O.S. Vinogradova, W.M. Weinberger. N.Y.; Toronto; L.; Sydney, 1975. P. 63—77.

Roelfsema P.R. Cortical algorithms for perceptual grouping // *Ann. Rev. of Neurosci.* 2006. Vol. 29. P. 203—227.

Т. А. Палихова

НЕЙРОНЫ И СИНАПСЫ ВИНОГРАДНОЙ УЛИТКИ В ВЕКТОРНОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ Е.Н. СОКОЛОВА

Наземные улитки рода *Helix* являются стратегическим объектом психофизиологических исследований, объединенных стратегией «человек—нейрон—модель». Е.Н. Соколов рассматривал исследования нейронов виноградных улиток как очень важные для теории психофизиологии. Единая сферическая модель, сформировавшаяся в векторной психофизиологии, состоит из элементов, подобных нейронам. «Простая нервная система» моллюсков позволяет экспериментально проверить сферическую модель на уровне реальных нейронов и синапсов. Задача данной статьи — представить результаты, полученные на нейронах улиток под руководством Е.Н. Соколова, и запланированные им будущие экспериментальные исследования сферической модели на нейронном уровне.

Ключевые слова: нейрон, синапс, возбуждающий и тормозный постсинаптический потенциал (ВПСП и ТПСР), потенциал действия (ПД), научение, пластичность, память, сферическая модель.

Terrestrial snails *Helix* are the strategic objects for the psychophysiological studies at the scientific school united by the research strategy “Human—Neuron—Model”. E.N. Sokolov considered studies of the snails’ neurons as very meaningful for the theory of psychophysiology. The unified spherical model developed by Sokolov using vectorial approach consists from the elements similar to the nerve cells. “Simpler nervous systems” of mollusks such the snails present a possibility for experimental testing of spherical model at the level of real neurons and synapses. A task of following talk is to present the results obtained at the snails’ neurons under leadership of E.N. Sokolov and the experiments that he planned for future studies of the spherical model at the level of neurons and synapses.

Key words: neuron, synapse, excitatory and inhibitory postsynaptic potentials (EPSP and IPSP), learning, plasticity, memory, spherical model.

В последние годы жизни Е.Н. Соколов разрабатывал ряд направлений психофизиологических исследований, непосредственно связанных с изучением нейронных и синаптических механизмов работы мозга. В данной статье эти направления будут представлены под теми названиями, которые предлагал сам Е.Н. Соколов.

1. Концептуальная рефлекторная дуга

О рефлексе как о реактивном способе поведения известно со времен Декарта, хотя сам термин появился только в XVIII в. (Шеперд, 1987). И.М. Сеченов (2001) рассматривал рефлекс как основной принцип работы мозга. Термины «рефлекс» и особенно «условный рефлекс» неразрывно связаны с именем И.П. Павлова. Введенное Е.Н. Соколовым понятие «концептуальная рефлекторная дуга» (КРД) раскрывает механизм осуществления рефлекса мозгом (Соколов, 1985, 1992). В векторной психофизиологии КРД условного рефлекса обязательно включает такие элементы, как преддетекторы, детекторы, командные нейроны, премоторные и мотонейроны (Соколов, 1995, 2003; Соколов, Незлина, 2007; Sokolov, 2000).

Простейший вариант КРД безусловного рефлекса представлен сетью из трех уровней, по которым сенсорный сигнал передается от чувствительных элементов органов чувств к органам, осуществляющим двигательную или секреторную реакцию организма. Такая сеть состоит из сенсорных нейронов на входе, командных нейронов, собирающих

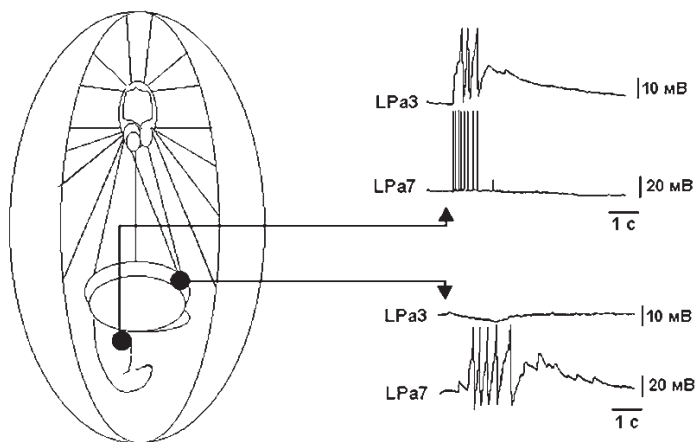


Рис. 1. Ответы на локальную тактильную стимуляцию, зарегистрированные внутриклеточно в командном (LPa3) и в сенсорном (LPa7) нейронах улитки. На схеме полуинтактного препарата виноградной улитки указаны места локальной механической стимуляции поверхности тела животного. Сенсорный нейрон отвечает возбуждением — генерирует пачку низкопороговых потенциалов действия (ПД) — только при стимуляции локального участка в висцеральной области на поверхности внутренних органов животного. Стимуляция мантийного валика улитки вызывает в сенсорном нейроне тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП). Командный нейрон LPa3 пассивно-оборонительного рефлекса отвечает активацией — генерирует возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) и ПД — на стимуляцию практически любой точки на кожной поверхности тела животного

информацию от сенсорных нейронов-детекторов, формирующих паттерн рефлекторной реакции и передающих этот паттерн на моторные нейроны. Особое внимание Е.Н. Соколов уделял «командным нейронам», так как именно они являются фокусом пластичности в нейронных сетях, формирующих новое поведение организма.

Простейший вариант нейронной сети, представленный КРД, удалось идентифицировать для пассивно-оборонительного рефлекса виноградной улитки (Аракелов, 2009; Захаров, 1992). На рис. 1 представлены регистрируемые внутриклеточно ответы сенсорного и командного нейронов на стимуляцию разных участков тела улитки. Рисунок иллюстрирует представление о локальном (для сенсорных нейронов) и генерализованном (для командных) рецептивных полях (Палихова, Аракелов, 1990; Шехтер, Аракелов, 1985). Рисунок иллюстрирует также базовое положение Соколова о разнонаправленных (деполяризация и гиперполяризация) реакциях сенсорного нейрона-детектора при стимуляции фокуса и периферии его рецептивного поля (Sokolov, 1991).

Более сложные, чем для рефлекса улитки, варианты КРД являются основой компьютерных моделей психических процессов, названных Е.Н. Соколовым нейроинтеллект (Соколов, Вяйткявичус, 1989). В эти модели введены новые элементы — «нейроны новизны» и модулирующие нейроны (Соколов, Незлина, 2003). Правомерность введения в нейроинтеллект новых элементов подтверждается результатами экспериментов на реальных нейронах позвоночных и беспозвоночных животных. Нейроинтеллект умеет обучаться и запоминать. Большая часть данных о пластичности нейронных сетей не только на нейронном, но и на синаптическом уровне получена на таких экспериментальных моделях, как моллюски, виноградные улитки (Балабан, Захаров, 1992; Палихова, 1995; Сахаров, 1992).

2. Память и пластичность

Феномен памяти относится к организму как к целому и является психологическим и поведенческим феноменом. Генетическая память, отраженная в организации и механизмах работы мозга, также проявляется в поведении целого организма и с представлением о существовании врожденной памяти не спорят. Но при описании функционирования отдельных структур и элементов нервной системы используется другой термин — пластичность. Возникает проблема связи памяти и пластичности мозга.

По определению, память и пластичность предполагают динамику — изменение во времени. Отследить эту динамику можно и на уровне поведения (память и обучение), и на разных уровнях работы мозга (пластичность). А.Р. Лурия (1979) исследовал связь между памятью и структурой мозга. Сегодня стоит задача объединения результатов, по-

лученных на разных уровнях (Mangina, Sokolov, 2006). Для решения этой задачи оформилась нейронаука, в которой память занимает одно из центральных мест (Анохин, 2001; Виноградова, 2000; Simpler nervous systems, 1991).

3. Нанонейроника. Нанонейроника памяти

Стратегия психофизиологии, в отличие от стратегии нейронауки, требует конкретизации понятий и терминов на каждом уровне исследования (Соколов, 2003). В психофизиологической триаде «человек—нейрон—модель» нейрон олицетворяет все уровни работы мозга. Введение термина «нейроника» обусловлено стремлением ограничить область исследований, охваченных нейронаукой, направив внимание на механизмы работы нервной клетки. Нейроника фокусирует свое внимание на нейроне, привлекая по мере необходимости данные из других дисциплин. Нанонейроника вводит дополнительное ограничение на размеры исследуемых в нейроне органелл (Соколов, Палихова, 2007). Нейрон является элементом передачи, преобразования и хранения информации, поэтому большое значение в нем имеют те нанообъекты, которые определяют эти его функции. Операции, осуществляемые нанообъектами и участвующие в передаче информации, принадлежат к молекулярному и субмолекулярному уровням (Анохин, 1997). К нанообъектам относятся пресинаптический бутон, постсинаптический шипик дендрита, микротрубочки.

На нанонейронном уровне механизм памяти распределен в локальных взаимодействиях пресинаптических бутонов с дендритными шипиками постсинаптической клетки (Соколов и др., 2009). Пресинаптическая пластичность выражается в мобилизации-демобилизации активных зон на пресинаптической решетке аксонных терминалей, определяющей квантовый состав выброса медиатора. Долговременные процессы сопровождаются изменением числа аксонных терминалей и включением в сеть новых нейронов, формирующихся из стволовых клеток. На постсинаптическом уровне пластичность определяется соотношением фосфорилированных-дефосфорилированных молекул рецепторного белка. Кратковременные процессы дополняются структурными перестройками, включающими экспрессию ранних и поздних структурных генов, что требует передачи информации от пресинаптического бутона и дендритного шипика к ядру нейрона и транспорта синтезированных белков к шипику и аксонным терминалям. Этот перенос макромолекул осуществляется микротубулярным аппаратом.

Нанонейронный уровень предполагает проведение экспериментов, в которых фиксируется функционирование отдельных синапсов. Изучение пластичности синапсов, в том числе долговременной и ассоциативной пластичности, требует идентификации этих синапсов. Такую возможность представляют синаптические связи между идентифициро-

ванными нейронами виноградной улитки (Палихова, 2000; Палихова и др., 1992; Arakelov et al., 1991; Marakujeva et al., 1992).

4. Идентифицированные синапсы

Моллюски, и в частности виноградные улитки, стали излюбленным объектом исследований нейробиологов благодаря возможности индивидуальной идентификации их нервных клеток. Первые карты идентифицированных нейронов появились еще в 1970-х гг. в работах Д.А. Сахарова и его венгерских коллег (Сахаров, 1974). Затем эти карты были расширены и дополнены (Иерусалимский и др., 1992).

Е.Н. Соколов ввел термин «идентифицированный синапс», обозначающий связь между двумя идентифицированными нейронами. Обнаружить такие связи в нервной системе улитки непросто. В ней определяются две группы небольших сенсорных нейронов (одна — в левом париетальном и вторая — в правом плевральном ганглиях), моносинаптически связанных с командными нейронами пассивно-оборонительного рефлекса улитки (Палихова, 2000; Ierusalimsky, Balaban, 2007). На кафедре психофизиологии основные результаты получены для синапсов между идентифицированными нейронами париетальных ганглиев.

Постсинаптическая часть идентифицированных синапсов представлена командными нейронами пассивно-оборонительного рефлекса улитки. Для пресинаптических нейронов также определена их функция (сенсорные нейроны). В области внутренних органов найдены локальные рецептивные поля, механическая или электрическая стимуляция которых вызывает в пресинаптических нейронах разряд, состоящий из одного (рис. 2) или нескольких (рис. 3) низкопороговых потенциалов действия (ПД) (Палихова, Араkelов, 1990; Sokolov, 1991). В постсинап-

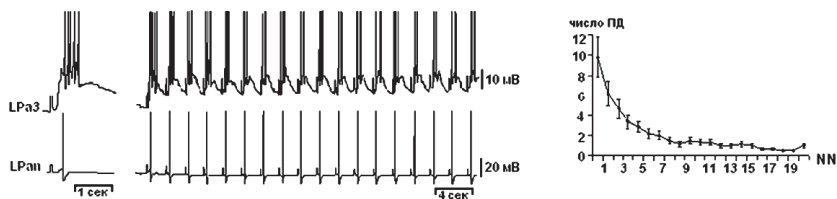


Рис. 2. Внутриклеточные ответы пресинаптического сенсорного (LPan) и постсинаптического командного (RPa3) нейронов при ритмической (0.1 Гц) стимуляции локального рецептивного поля сенсорного нейрона. Ответ сенсорного нейрона не изменяется при многократной стимуляции, ответ постсинаптического командного нейрона уменьшается по амплитуде суммарного ВПСП и числу ПД. На графике (справа) показано изменение числа ПД в ответе командного нейрона (усреднение по 6 экспериментам) при многократном предъявлении сенсорного стимула (NN — порядковый номер в серии)

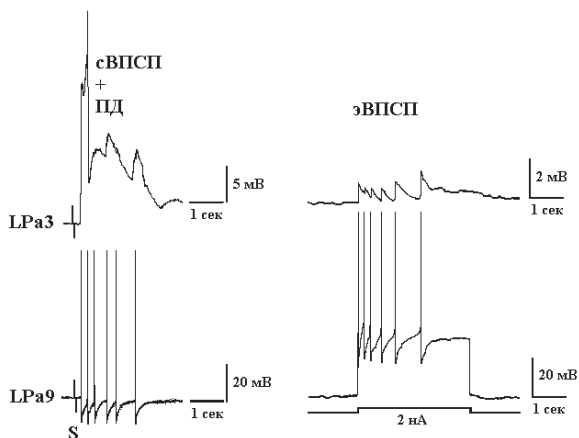


Рис. 3. Одновременная регистрация ответов сенсорного (LPa9) и командного (LPa3) нейронов при электрической стимуляции внутренних органов. Суммарный возбуждающий постсинаптический потенциал (сВПСП), регистрируемый в командном нейроне в ответ на сенсорный стимул (слева), состоит из синаптических ответов на активацию несколько сенсорных нейронов, каждый из которых генерирует несколько потенциалов действия (ПД). В ответ на каждый пресинаптический ПД в постсинаптическом нейроне регистрируется элементарный возбуждающий постсинаптический потенциал (эВПСП). Постсинаптический ответ на активацию одного из сенсорных нейронов, вызванный инъекцией внутриклеточного тока и имитирующий ответ на сенсорный стимул (справа), состоит из серии изменяющихся по амплитуде эВПСП

тических командных нейронах в ответ на такую стимуляцию регистрируется суммарный возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП). Установить вклад одного пресинаптического нейрона в суммарный ответ командного нейрона на сенсорный стимул можно путем прямой стимуляции пресинаптического нейрона внутриклеточной инъекцией деполяризующего тока. Для рассматриваемых идентифицированных синапсов этот вклад составляет несколько процентов (Sokolov, Palikhova, 1999b).

На нанонейронном уровне эксперименты с идентификацией синапсов позволяют установить детали организации и функционирования синаптической связи. У виноградной улитки с помощью реконструкции срезов препаратов с одновременно окрашенными пресинаптическим и постсинаптическим париетальными нейронами выявлена тонкая структура контактов между ними (Палихова и др., 1992; Arakelov et al., 1991; Marakujeva et al., 1992). На срезах удалось выявить 12 контактов, из которых состоит синаптическая связь между двумя нейронами. Повидимому, каждый из этих контактов содержит одну активную зону, так как динамика изменения амплитуды элементарного ВПСП при многократной низкочастотной стимуляции носит квантовый характер

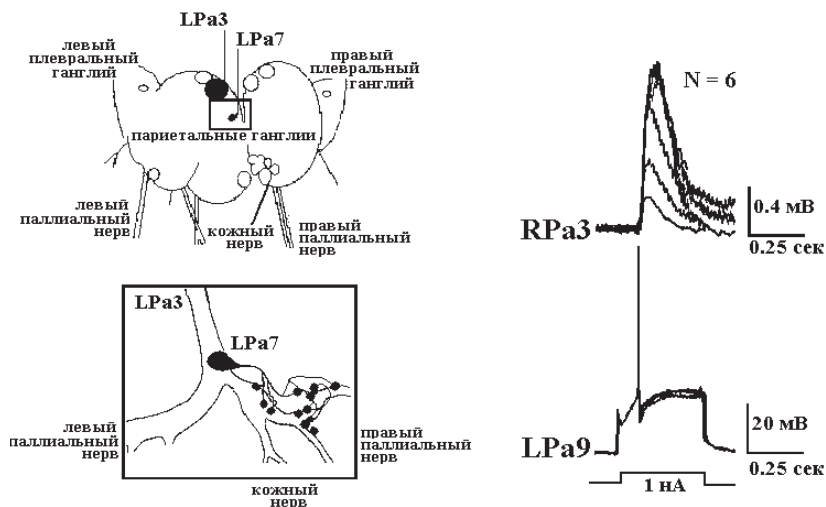


Рис. 4. Синаптическая связь между пресинаптическим сенсорным (LPa7) и постсинаптическим командным (LPa3) нейронами. Внизу под схемой подглоточного комплекса ганглиев улитки представлена реконструкция синапса между LPa7 и LPa3, состоящего из нескольких контактов. Активация каждого из контактов при генерации пресинаптического ПД вносит единичный (унитарный) вклад в элементарный ВПСП, регистрируемый в постсинаптическом командном нейроне (справа). Изменение амплитуды эВПСП в нейроне RPa3 при многократной (N=6) активации пресинаптического нейрона LPa9 носит квантовый характер

(рис. 4). Квантовое изменение амплитуды элементарных ВПСП позволяет предполагать пресинаптическую локализацию механизма изменений, лежащих в основе привыкания ответов командного нейрона при ритмической сенсорной стимуляции (рис. 2).

Для представления пластичности синапсов во время ответа на сенсорный стимул Е.Н. Соколов предложил термин «немедленная пластичность» (Sokolov, Palikhova, 1999a).

5. Немедленная пластичность

Немедленная пластичность позволяет объяснить сложную структуру синаптических потенциалов, регистрируемых в командных нейронах парietальных ганглиев улитки в ответ на механическую или электрическую стимуляцию кожной поверхности. Типичной для суммарных ВПСП на подпороговые стимулы является двухкомпонентная структура (рис. 5).

В командном нейроне улитки вызванные одним пресинаптическим ПД элементарный (э) и сенсорным стимулом суммарный (с) ВПСП сравнимы по длительности. Для эВПСП она составляет десятки, а для

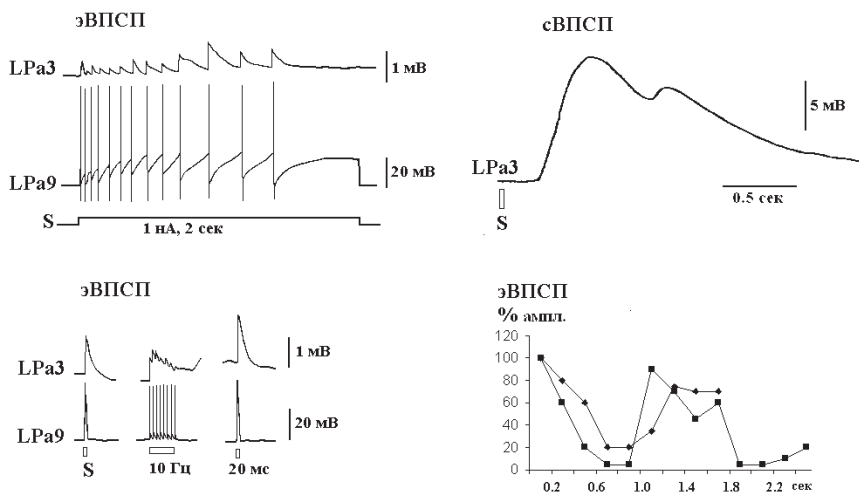


Рис. 5. Немедленная пластичность. Динамика ЭВПСП, регистрируемых в постсинаптическом командном нейроне (LPa3) во время ответа пресинаптического сенсорного нейрона (LPa7) на инъекцию деполяризующего тока. Гомосинаптическая потенция (слева) — высокочастотная внутриклеточная стимуляция в серии низкочастотных стимулов приводит к увеличению амплитуды ЭВПСП. Пачка ПД в ответ на постоянный деполяризующий ток, имитирующая ответ сенсорного нейрона на сенсорный стимул, вызывает в постсинаптическом командном нейроне серию ЭВПСП изменяющейся амплитуды (справа) с первоначальным уменьшением при высокочастотном спайковом разряде с последующим ростом амплитуды при уменьшении частоты пресинаптических ПД. Такая динамика ЭВПСП во время ответа на сенсорный стимул, немедленная пластичность, позволяет объяснить типичную для парietальных командных нейронов двухкомпонентную структуру суммарных ВПСП, регистрируемых в ответ на сенсорный стимул

сВПСП — сотни миллисекунд. В ответ на сенсорный стимул средней интенсивности в сенсорном нейроне генерируется несколько ПД. Длительность такого разряда также составляет сотни миллисекунд. Эффективность передачи сигнала в отдельных синапсах во время разряда пресинаптического нейрона может значительно меняться. Такая «немедленная» пластичность была показана для синапсов между идентифицированными сенсорными и командными нейронами улитки (Sokolov, Palikhova, 1999a). Немедленную пластичность можно продемонстрировать, вызвав внутриклеточной инъекцией тока разряд ПД, аналогичный ответу пресинаптического нейрона на сенсорный стимул (рис. 3) (Mangina, Sokolov, 2006).

Структура сВПСП в командном нейроне непосредственно связана с динамикой ЭВПСП, вызванных отдельными ПД в пресинаптическом сенсорном нейроне (Sokolov, Palikhova, 1999b). В командном нейроне улитки сВПСП состоит из двух компонентов (рис. 5). Второй компо-

нент можно объяснить немедленной пластичностью, которая, в свою очередь, является результатом суммации разнонаправленных феноменов пластичности — депрессии и потенциации.

Депрессия и потенциация эВПСП при ритмической пресинаптической стимуляции хорошо изучены. Были определены частоты ритмической стимуляции, при которых снижение амплитуды эВПСП не наблюдалось. Также было показано, что даже двух пресинаптических ПД, следующих с интервалом менее 200 мс, достаточно, чтобы вызвать увеличение амплитуды последующих эВПСП в серии низкочастотной стимуляции (Palikhova, 2002). Потенциация эВПСП систематически регистрируется после разряда ПД, вызванного сенсорным стимулом. Во время разряда, состоящего из нескольких пресинаптических ПД, динамика вызванных ими эВПСП зависит от временного паттерна этого разряда. Паттерн ПД в ответе нейрона на сенсорный стимул зависит от параметров этого стимула. Типичный паттерн разряда пресинаптического нейрона в ответе на сенсорный стимул средней интенсивности — высокочастотная пачка, сопровождающаяся торможением с последующей генерацией ПД уменьшающейся частоты. Такой паттерн дает проявиться высокочастотной депрессии с последующей потенциацией эВПСП в полной мере. Фаза торможения является результатом следовых процессов спайковой активации. Она появляется благодаря широкому распространению в нервной системе обратных тормозных связей.

6. Пейсмекерные потенциалы

В 1975 г. под редакцией Е.Н. Соколова и Н.Н. Тавкхелидзе вышло специальное издание, посвященное пейсмекерным потенциалам, в котором нашли место результаты исследований эндогенной активности нейронов улитки на кафедре психофизиологии (Аракелов, Соколов, 1975; Греченко, 2008). Интерес к теме пейсмекерной активности со стороны психофизиологов, работающих с суммарными потенциалами мозга, не удивителен. Вопросы об эндогенной активности мозга возникали и продолжают возникать. В частности, эта активность рассматривается как основа для активного целенаправленного способа реагирования организмов на воздействия внешней среды (Александров, 2008).

Пейсмекерные потенциалы — это эндогенные колебания мембранного потенциала, связанные с работой натрий-калиевого насоса или с взаимодействием кальциевых и кальций-зависимых калиевых каналов. Суммируясь с синаптическими, пейсмекерные потенциалы участвуют в генерации ПД и таким образом обеспечивают усиление постсинаптической эффективности. Пейсмекерные потенциалы могут принимать участие в ассоциативном синаптическом научении, увеличивая входящий ток кальция, вызванный безусловным стимулом, и играющий роль подкрепления. Пейсмекерное привыкание также вносит вклад в привыкание на поведенческом уровне, представляя дополнительный

к синаптическому механизму пластичности. Кроме того, привыкание пейсмекерных потенциалов может участвовать в уменьшении поведенческих проявлений при угашении условных рефлексов.

Генерируемые пейсмекерными нейронами ПД оказывают ритмическое синаптическое воздействие на нейроны следующего уровня. Эффективность проведения сигнала через синапсы зависит от паттерна, в частности от частоты следования пресинаптических ПД. Особенно это касается центральных синапсов, большинство из которых пластичны. Частотная фасилитация и/или депрессия синапсов показана на нейронах разных структур мозга позвоночных и ганглиев беспозвоночных животных. Мы утверждаем, что разные типы синапсов могут устойчиво проводить ритмические сигналы только в узком диапазоне частот. Основанием для такого утверждения являются результаты исследования пластичности идентифицированных синапсов виноградной улитки.

В экспериментах с одновременной внутриклеточной регистрацией электрической активности идентифицированных пресинаптического сенсорного и постсинаптического командного нейронов левого париеального ганглия улитки было показано, что в зависимости от паттерна разряда пресинаптического нейрона амплитуда регистрируемого в ответ на каждый пресинаптический ПД элементарного постсинаптического потенциала закономерно меняется (Palikhova, 2002). Пресинаптические ПД, следующие с частотой 2—10 Гц, вызывают уменьшение амплитуды эВПСП (высокочастотная депрессия). При низких частотах (0.5—0.01 Гц) амплитуда эВПСП также снижается (низкочастотная депрессия). Однако высокочастотный разряд во время низкочастотной стимуляции вызывает увеличение амплитуды последующих эВПСП до значений, превышающих первоначальное (посттетаническая потенциация). Возрастание амплитуды эВПСП можно наблюдать в течение десятков секунд даже после двух пресинаптических ПД, следующих с интервалом менее 200 мс. Таким образом, суммарную динамику синапса определяют процессы, направленные как на снижение, так и на увеличение его эффективности, а значит должна существовать частота пресинаптической активации, при которой передача сигнала через данный синапс стабильна, т.е. происходит без снижения амплитуды эВПСП. В экспериментах на идентифицированном синапсе улитки такая стабильная амплитуда эВПСП наблюдалась при частотах пресинаптических ПД порядка 1 Гц.

Изучение молекулярных механизмов не было задачей данной работы, но мы предполагаем, что и высокочастотную депрессию, и потенциацию обеспечивают пресинаптические механизмы, связанные с транспортом и присоединением синаптических пузырьков к пресинаптической мембране (*docking, priming*) и с перестройкой работы митохондрий. За низкочастотную депрессию эВПСП, по-видимому, отвечают постсинаптические механизмы.

Пейсмекерная активность часто регистрируется в нейронах улитки параллельно со спонтанной и/или вызванной синаптической активностью. Исследование взаимодействия пейсмекерных потенциалов и вызванных стимуляцией ВПСП показало, что пейсмекерную активность можно рассматривать как частотный фильтр сенсорных сигналов (Sheviakova, Palikhova, 2002).

7. Синаптическая пластичность и эргичность синапса: проект

В планах Е.Н. Соколова было множество экспериментальных исследовательских проектов как для проверки теоретических положений векторной психофизиологии, так и для дальнейшего развития представлений о механизмах восприятия, памяти и научения. Мы остановимся на двух проектах, модельным объектом для которых планировались идентифицированные нейроны виноградной улитки.

Задача объединить в единое целое данные, полученные на разных уровнях, остается базовой проблемой векторной психофизиологии. Такую возможность представляют исследования пластичности мозга для объяснения механизмов памяти и научения. Только изучение изменений, происходящих параллельно в мозге и в поведении, представляет возможность связать исследования, проводимые на разных уровнях, начиная с молекулярного и биофизического и заканчивая психологическим и поведенческим. Изучение процессов в их динамике позволяет сравнивать их на единой временной шкале. Другой нерешенной проблемой является роль нейрохимии мозга в процессах памяти и обучения. Предлагаемый нами исследовательский проект посвящен сравнению пластичности разных по эргичности синаптических входов на отростках одного нейрона.

Клиницисты давно показали и продолжают показывать участие различных медиаторных систем в формировании патологических психических состояний. Большая часть исследований механизмов памяти на клеточном уровне проводится на глутаматергических синапсах. В связи с ассоциативной пластичностью название одного из типов рецепторов глутамата (NMDA-рецепторов) звучит настолько часто, что создается впечатление, будто ни холинергическая, ни моноаминергическая, ни пептидергическая и другие по эргичности виды синаптической передачи в процессах научения и памяти не участвуют. Но это не так. Известно, как важны исследования разных медиаторных систем для лечения патологии, включающей в качестве основного проявления нарушение памяти. Общая проблема касается роли медиаторной специфичности в различных психологических процессах. В большинстве современных моделей передачи информации в мозге не учитывается, что в разных нейронных системах для передачи сигналов с нейрона на нейрон используются разные медиаторы. От эргичности синапсов зависят пара-

метры передачи информации, в том числе и динамические — параметры пластичности.

Мы предлагаем оценить параметры разных видов пластичности, депрессии и привыкания, сенситизации и потенциации для разных по эргичности синаптических входов на отростках одного и того же идентифицированного командного нейрона париетальных ганглиев виноградной улитки. Преимуществом моллюсков при изучении памяти и пластичности является возможность внутриклеточной регистрации активности идентифицированных нейронов на полуинтактных препаратах. В париетальном ганглии виноградной улитки идентифицированы пресинаптические к командным холинергические сенсорные нейроны, имеющие локальные механосенсорные рецептивные поля в висцеральной области (Абрамова и др., 2007; Палихова, Аракелов, 1990; Палихова и др., 2006; Тер-Маркарян и др., 1990). В плевральных ганглиях идентифицированы глутаматергические сенсорные нейроны, также являющиеся пресинаптическими к париетальным командным нейронам, но имеющие рецептивные поля в области ноги улитки (Иерусалимский, Захаров, 1992; Ierusalimsky, Balaban, 2007).

Целью предполагаемого исследования является сравнение параметров пластичности глутаматергических и холинергических синаптических входов к командному нейрону. В рамках этого проекта предполагается получение данных о параметрах разных видов синаптической пластичности при предъявлении сенсорных стимулов и при непосредственной активации пресинаптических сенсорных нейронов. Мы ожидаем получить разные значения этих параметров для разных по эргичности сенсорных входов.

8. Кодирование интенсивности кожных стимулов: проект

Одним из основных представлений, формирующих векторную психофизиологию, является представление о сферичности субъективного пространства. Такая сферичность показана при исследовании цветового и яркостного восприятия у человека и животных (Полянский и др., 2005; Соколов, 1995, 2003; Izmailov, Sokolov, 1991). Е.Н. Соколов планировал показать сферичность пространства в модели восприятия кожных стимулов разной интенсивности. Улиткам в этом проекте предназначалась роль индикатора реакций на стимулы подпороговой интенсивности.

Субъективные оценки различий между светом разной интенсивности показали, что определенные интенсивности световых стимулов у людей кодируются возбуждением двух нейронов: спонтанно активного «нейрона темноты» и возбуждающегося светом «нейрона яркости». Световой стимул вызывает торможение нейрона темноты и возбуждение нейрона яркости пропорционально интенсивности света. Таким

образом, интенсивности световых стимулов кодируются двумерными векторами одинаковой длины. Это означает, что интенсивности света образуют двумерное сферическое пространство, организованное в полусферу. Субъективные различия в этой модели представлены евклидовыми расстояниями между точками на вершинах векторов (Izmailov, Sokolov, 1991). Предъявление людям стимулов разной интенсивности при регистрации у них ВП показало, что ВП меняются параллельно с субъективными оценками различий между стимулами таким образом, что пространство интенсивности света, полученное по ВП, тоже имеет двумерную сферическую структуру.

Внеклеточная регистрация спайковой активности отдельных нейронов зрительной коры кролика показала, что ВП является результатом спайкового разряда, появляющегося через 40—90 мс после изменения интенсивности стимула. Этот разряд сопровождался генерацией спайков меньшей частоты. При одновременной регистрации ВП эти спайковые разряды и регулярные спайки соответствовали фазическим и тоническим компонентами ВП (Полянский и др., 2005).

Двумерное сферическое пространство является адекватным для представления не только интенсивности света, но и для тактильной чувствительности. Недавние эксперименты на человеке показали, что пространство ощущений от прикосновения к надувному шарикку, стимулирующего кожу с разной интенсивностью, также имеет двумерную сферическую структуру. Предполагается, что фазический и тонический компоненты ВП определяются постсинаптическими потенциалами — экстраклеточно регистрируемыми фазическими и тоническими ВПСР.

Для проверки этого предположения планируется внутриклеточно регистрировать ВПСР в командных нейронах при электрической стимуляции кожи на полуинтактном препарате улитки (Sokolov, Palikhova, 2008). Интенсивность стимула измеряется различной силой тока, локально предъявляемого на поверхность тела улитки. Локальная электрическая стимуляция кожи вызывает в командных нейронах париеальных ганглиев сВПСР, состоящий из двух компонентов: 1) ранний, совпадающий по латенции и длительности с фазическим компонентом ВП кролика; 2) поздний, совпадающий с тоническим компонентом ВП (Полянский и др., 2005). Предполагается, что амплитуда ранних, фазических компонентов сВПСР отражает различия между стимулами и демонстрирует двумерное пространство восприятия интенсивностей тактильных стимулов. Поздние, тонические компоненты сВПСР меняются параллельно длине векторов возбуждения. Многомерное шкалирование матриц, составленных из значений амплитуд фазических компонентов сВПСР, должно обнаружить двумерные векторы постоянной длины. Также предполагается, что кодирующий вектор является универсальным для интенсивностей стимулов вне зависимости от их

сенсорной модальности. Сравнение результатов, полученных в экспериментах на зрительной сенсорной системе и на системе кожной чувствительности, несмотря на разный уровень их организации, позволит проверить универсальность сферической модели кодирования интенсивности стимулов.

Этот проект был предложен Е.Н. Соколовым и представлен нами на III Международном конгрессе по когнитивным наукам, проходившем в Москве летом 2008 г., но уже без его участия. Будем надеяться, что многие планы Е.Н. Соколова осуществляются, и будем стараться, чтобы так и было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова М.С., Палихова Т.А., Пивоваров А.С. Гетеросинаптическая потенциация холинергических возбуждающих постсинаптических ответов командных нейронов виноградной улитки // Журн. ВНД. 2007. Т. 57. № 5. С. 588—596.

Александров Ю.И. Активный нейрон // Нейрон: обработка сигналов, пластичность, моделирование: фундаментальное руководство / Под ред. Е.Н. Соколова, В.А. Филиппова, А.М. Черноризова. Тюмень, 2008. Гл. 2. С. 33—58.

Анохин К.В. Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Журн. ВНД. 1997. Т. 47. № 2. С. 261—280.

Анохин К.В. Нобелевская премия по физиологии и медицине за 2000 год // Природа. 2001. № 1. С. 3—15.

Аракелов Г.Г. Простые системы в формировании концептуальной рефлекторной дуги в работах Е.Н. Соколова и его учеников // V Междунар. конф. по истории психологии (Москва, 2—5 июля 2009 г.). Симп.: «Психофизиологическая школа акад. Е.Н. Соколова: Человек—Нейрон—Модель».

Аракелов Г.Г., Соколов Е.Н. Пейсмекерный потенциал нервной клетки // Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н.Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975. С. 14—60.

Балабан П.М., Захаров И.С. Обучение и развитие: общая основа двух явлений. М., 1992.

Виноградова О.С. Нейронаука конца второго тысячелетия: смена парадигм // Журн. ВНД. 2000 Т. 50. № 5. С. 743—774.

Греченко Т.Н. Пейсмекерная активность нейронов: происхождение и функции // Нейрон: обработка сигналов, пластичность, моделирование: фундаментальное руководство / Под ред. Е.Н. Соколова, В.А. Филиппова, А.М. Черноризова. Тюмень, 2008. Гл. 13. С. 324—432.

Захаров И.С. Оборонительное поведение виноградной улитки // Журн. ВНД. 1992. Т. 42. № 6. С. 1156—1169.

Иерусалимский В.Н., Захаров И.С. Картирование нейронов, участвующих в иннервации стенки тела виноградной улитки // Журн. ВНД. 1992. Т. 42. № 6. С. 1116—1123.

Иерусалимский В.Н., Захаров И.С., Палихова Т.А., Балабан П.М. Нервная система и картирование нейронов брюхоногого моллюска *Helix lucorum* L. // Журн. ВНД. 1992. Т. 42. № 6. С. 1075—1089.

Лурия А.Р. Маленькая книжка о большой памяти // Хрестоматия по общей психологии. Психология памяти / Под. ред. Ю. Б. Гиппенрейтер, В.Я. Романова. М., 1979. С. 193—207.

Палихова Т.А. Виноградные улитки в психофизиологии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 54—62.

- Палихова Т.А.* Синапсы, идентифицируемые в парietальных ганглиях виноградной улитки // Журн. ВНД. 2000. Т. 50. № 5. С. 775—790.
- Палихова Т.А., Абрамова М.С., Пивоваров А.С.* Холинергические сенсорные входы к командным нейронам виноградной улитки // Бюл. Эксперим. Биол. Мед. 2006. Т. 142. № 9. С. 244—247.
- Палихова Т.А., Араkelов Г.Г.* Моносинаптические связи в центральной нервной системе виноградной улитки: рецептивные поля пресинаптических нейронов // Журн. ВНД. 1990. Т. 40. № 6. С. 1186—1189.
- Палихова Т.А., Маракуева И.В., Араkelов Г.Г.* Моно- и полисинаптические связи между идентифицированными нейронами в системе пассивно-оборонительного рефлекса виноградной улитки // Журн. ВНД. 1992. Т. 42. № 6. С. 1170—1179.
- Полянский В.Б., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н.* Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кроликов // Журн. ВНД. 2005. Т. 55. № 1. С. 60—70.
- Сахаров Д.А.* Генеалогия нейронов. М., 1974.
- Сахаров Д.А.* Долгий путь улитки // Журн. ВНД. 1992. Т. 42. № 6. С. 1059—1063.
- Сеченов И.М.* Элементы мысли. СПб., 2001. (Сер. Психология-классика)
- Соколов Е.Н.* Концептуальная рефлекторная дуга // Вопросы кибернетики: нейрокибернетический анализ механизмов поведения / Под ред. Е.Н. Соколова, Л.А. Шмелева. М., 1985. С. 5—28.
- Соколов Е.Н.* Архитектура рефлекторной дуги // Журн. ВНД. 1992. Т. 42. № 6. С. 1064—1074.
- Соколов Е.Н.* Принцип векторного кодирования в психофизиологии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1995. № 4. С. 3—13.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.
- Соколов Е.Н., Вяйткявичус Г.Г.* Нейроинтеллект: от нейрона к нейрокомпьютеру. М., 1989.
- Соколов Е.Н., Незлина Н.И.* Долговременная память, нейрогенез и сигнал новизны // Журн. ВНД. 2003. Т. 53. № 4. С. 451—463.
- Соколов Е.Н., Незлина Н.И.* Условный рефлекс: детектор и командный нейрон // Журн. ВНД. 2007. Т. 57. № 1. С. 5—22.
- Соколов Е.Н., Палихова Т.А.* Нанонейроника // III Междунар. конф. «Развитие научного наследия А.Р. Лурия в отечественной и мировой психологии» (Белгород, 10—12 октября 2007 г.) / Под ред. В.А. Москвина. Белгород, 2007. С. 187—189.
- Соколов Е.Н., Палихова Т.А.* Нанонейроника памяти // Междисциплинарные исследования памяти / Под ред. А.Л. Журавлева, Н.Н. Корж. М., 2009. С. 249—257.
- Тер-Маркарян А.Г., Палихова Т.А., Соколов Е.Н.* Действие атропина и d-тубокурарина на моносинаптические связи между идентифицированными нейронами в центральной нервной системе виноградной улитки // Журн. ВНД. 1990. Т. 40. № 1. С. 183—184.
- Шенерд Г.* Нейробиология. М., 1987. Гл. 20. С. 47—67.
- Шехтер Е.Д., Араkelов Г.Г.* Рецептивное поле командного нейрона // Вопросы кибернетики. Нейрокибернетический анализ механизмов поведения / Под ред. Е.Н. Соколова, Л.А. Шмелева. М., 1985. С. 64—84.
- Arakelov G.G., Marakujeva I.V., Palikhova T.A.* Structural and functional analysis of monosynaptic connections between identified neurons of *Helix lucorum* // Simpler nervous systems / Ed. by D.A. Sakharov, W. Winlow. Manchester; N.Y., 1991. N 13. Ch. 16. P. 258—269.
- Ierusalimsky V.N., Balaban P.M.* Primary sensory neurons containing command neuron peptide constitute a morphologically distinct class of sensory neurons in the terrestrial snail // Cell Tissue Res. 2007. Vol. 330. N 1. P. 169—177.

Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. Spherical model of color and brightness discrimination // Psychol. Sci. 1991. Vol. 2. N 4. P. 249—259.

Mangina C.A., Sokolov E.N. Neuronal plasticity in memory and learning abilities: Theoretical position and selective review // Int. J. of Psychophysiol. 2006. Vol. 60. N 3. P. 203—214.

Marakujeva I.V., Palikhova T.A., Trepakov V.V., Arakelov G.G. Identified synapses in the snail's brain // Neuroinformatics and Neurocomputers. RNNs/IEEE. Rostov-on-Don, 1992. Vol. 1. P. 497—508.

Palikhova T.A. Plasticity of identified synapses in *Helix* depends on presynaptic spike pattern // J. Physiol. (Paris). 2002. Vol. 96. P. 154—155.

Sheviakova A., Palikhova T. Pacemaker activity as a frequency filter // Int. J. of Psychophysiol. 2002. Vol. 45. P. 14.

Simpler nervous systems // Studies in neuroscience / Ed. by D.A. Sakharov, W. Winlow. Manchester; N.Y., 1991. N 13. Ch. 16. P. 189—391.

Sokolov E.N. Local plasticity in neuronal learning // Memory: Organization and locus of change / Ed. by L.R. Squire et al. Oxford, NY, 1991. P. 364—391.

Sokolov E.N. Perception and the conditioning reflex: vector encoding // Int. J. of Psychophysiol. 2000. Vol. 35. P. 197—217.

Sokolov E.N., Palikhova T.A. Immediate plasticity of identifiable synapses in the land snails *Helix lucorum* // Acta Neurobiol. Exp. 1999a. Vol. 59. P. 161—169.

Sokolov E.N., Palikhova T.A. Elementary and compound postsynaptic potentials in the defensive command neurons of *Helix lucorum* // Acta Biologica Hungarica. 1999b. Vol. 50. N 1—2. P. 1—11.

Sokolov E.N., Palikhova T.A. Stimulus intensity encoding on skin // The Third International Conference on Cognitive Science (Moscow, 20—25 June 2008) / Ed. by B.M. Velichkovski, Yu. Alexandrov, O. Svarnik. Vol. 1. P. 152.

А. В. Варганов, И. В. Пасечник

ФЕНОМЕН СЕМАНТИЧЕСКОГО КОНФЛИКТА НА МОДЕЛИ ИСКУССТВЕННО СФОРМИРОВАННЫХ БИМОДАЛЬНЫХ ЗНАКОВ

В статье обсуждаются мозговые механизмы аудиовизуальной интеграции и понимания знака как прямого автоматического процесса (ранняя интеграция) и как процесса, требующего вторичной подстройки системы (поздняя интеграция) в ситуации семантического конфликта. Описывается формирование искусственных понятий с помощью специально разработанной системы бимодальных стимулов-знаков. Показано существование аудиовизуального семантического конфликта и выделены четыре стратегии его разрешения. Для каждой стратегии построены математические модели, описываемые линейными уравнениями, различающимися весами вкладов аудиальной и визуальной модальностей.

Ключевые слова: аудиовизуальная интеграция, формирование понятий, бимодальный знак, семантический конфликт.

We discussed the brain mechanisms of audiovisual integration and semantic comprehension as a direct process of comprehension (early integration) and process with second tuning (late integration) necessary in conflict situations. Existing of such audiovisual semantic conflict and four strategies to solve it were obtained in psychophysical experiment. Mathematic models were formulated according to that data. All models were described by linear equations, which were noted for the different weights of contributions of audio and visual modalities.

Key words: audiovisual integration, forming of concepts, bimodal sign, semantic conflict.

Проблемный контекст исследования

Мозговые механизмы функционирования знаковой (понятийной) системы человека, понимания и порождения речи, а также ряда сопутствующих когнитивных процессов давно интересуют психологов и психофизиологов. При этом проблема мозговых механизмов семантики и речи постепенно выходит на первый план. Она получила особое значение и в предложенной Е.Н. Соколовым теории «кодирования номером

Варганов Александр Валентинович — канд. психол. наук, ст. науч. сотр. кафедры психофизиологии ф-та психологии МГУ. *E-mail:* a_v_vartanov@mail.ru

Пасечник Инна Викторовна — науч. сотр. Института когнитивных исследований РНЦ «Курчатовский институт». *E-mail:* Passechnik@yandex.ru

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-06-80335).

канала». Задача обосновать общий, универсальный характер принципов кодирования, описанных первоначально на материале восприятия (Измайлов, Соколов, 1984; Соколов, Вайткявичус, 1989; Фомин и др., 1979), распространить их на все высшие психические функции человека была поставлена давно. В связи с этим в 1980-х гг. были начаты исследования семантики (первоначально на примере слов-названий цветов: Вартанов, Соколов, 1994, 1995; Соколов, Вартанов, 1987) и памяти (Вартанов и др., 1995). В настоящее время активно изучаются различные классы феноменов, связанных с интеграцией разномодальной информации (влияние контекста на понимание речевых высказываний, зависимость ошибок припоминания от условий и контекста запоминания).

Многие работы в этой области проведены на материале широко известного феномена (иллюзии) МакГурка—МакДональда (McGurk, MacDonald, 1976), обнаруженного в следующей экспериментальной ситуации. Испытуемым предъявлялся комбинированный стимул, состоящий из видеозаписи произнесения человеком слога «га» и аудиозаписи произнесения тем же человеком слога «ба». В итоге испытуемые слышали слог «да», которого реально не было ни в слуховой, ни в зрительной стимуляции¹. Такое влияние зрительной информации на слуховое восприятие было названо *аудиовизуальной интеграцией* (АВИ). Механизм этого влияния до конца не изучен. Остаются вопросы. Можно ли предсказать, в каком направлении трансформируется воспринимаемый звук под воздействием зрительной стимуляции? Может ли слуховая информация повлиять на зрительное восприятие? На каком уровне переработки информации происходит АВИ и какими физиологическими процессами она обеспечивается?

Один из методов изучения мозговых механизмов АВИ — сопоставление вызванных потенциалов (ВП), зарегистрированных на зрительные и слуховые стимулы, предъявляемые отдельно и вместе (бимодально). В качестве стимулов в исследованиях использовались семантические единицы разного уровня — фонемы, слоги, слова. Ставился вопрос: является ли АВИ результатом простого смешения стимулов разной модальности на сенсорном уровне или существует самостоятельный процесс интегрирования изначально раздельных слуховых и зрительных ощущений? В ряде экспериментальных работ (Besle et al., 2004; Kelly et al., 2004; Klucharev et al., 2003; Pourtois et al., 2000) было показано существование отдельного физиологического процесса, обеспечивающего АВИ, и вместе с тем высказано предположение о наличии так называемой ранней АВИ, происходящей на этапе восприятия. Эти результаты подтверждаются в исследовании физиологических механизмов эффекта МакГурка—МакДональда, проведенном в рамках «одд-болл парадиг-

¹ С иллюзией МакГурка—МакДональда можно ознакомиться в Интернете: <http://www.psy.msu.ru/illusion/others.html>

мы» (Colin et al., 2002): обнаружена негативность рассогласования на латенции 100—200 мс как для случая аудиовизуального восприятия (предполагающего процесс АВИ), так и отдельно для аудиального восприятия. Имеются аргументы и в пользу поздней интеграции (Kelly et al., 2004), возможно, связанной со специфической языковой обработкой информации (Klucharev et al., 2003).

Вопрос о времени развертывания процесса возникает и в связи со спецификой восприятия значения слова в разных контекстах. При этом дихотомия «ранняя/поздняя», отражающая *время* обработки речевой информации, соотносится с дихотомией «непосредственная (невербальная)/речевая (семантическая)», отражающей *уровень* ее обработки. Так, считается, что семантический анализ слова осуществляется позже (говорят о «когнитивном» компоненте N400), чем воспринимается его сенсорная оболочка. Обнаружено, например, что различие мозговых процессов, связанных с пониманием абстрактных и конкретных слов, проявляется в динамике именно поздних компонентов ВП — на латенции порядка 400 мс после подачи стимула (Friederici, 2004; Nittono et al., 2002). Однако имеются аргументы в пользу существования системы быстрого семантического анализа. Различия в мозговой активности, отражающие обработку слов и их семантический анализ, обнаруживаются на латенции порядка 100 мс (Skrandies, 1998; Worden, Foxe, 2003). В наших электрофизиологических исследованиях (Вартанов, Пасечник, 2005, 2006) также описаны мозговые механизмы раннего этапа понимания человеком значения слова-омонима. Показано, что амплитуда раннего компонента ВП P200 изменяется при изменении сложности семантического анализа.

Таким образом, можно признать, что существуют как ранние, так и поздние этапы АВИ. Ранний этап заключается во взаимном влиянии специфических сенсорных зон (Besle et al., 2004), тогда как поздний протекает в гетеромодальной коре. В ряде исследований, в том числе выполненных с помощью фМРТ, в качестве такой гетеромодальной коры указывается верхняя височная извилина (Callan et al., 2003; Jones, Callan, 2003; Macaluso et al., 2004; Mottonen et al., 2002; Sekiyama et al., 2003). Было обнаружено увеличение активности этой извилины в ситуации восприятия зашумленного звука при бимодальной стимуляции (Callan et al., 2003; Sekiyama et al., 2003). Есть несколько моделей поздней интеграции. Автор одной из них (Massaro, 1998) полагает, что интеграция двух модальностей происходит на основе сличения отдельных частей бимодального стимула с некоторым внутренним образом. Существует и моторная модель (Gentilucci, Cattaneo, 2005), исходящая из того, что для восприятия элементов речи (особенно в ситуации, когда она зашумлена) необходимо скрытое повторение речевых движений; при смешении этих скрытых артикуляторных движений происходит интеграция. Здесь предполагается, что речь должна быть достаточно развита.

Однако имеются данные, подтверждающие существование внеречевой АВИ, проявляющейся на сенсорном уровне с простейшими не-семантическими стимулами. Так, было показано, что если без всякого предварительного обучения сопровождать одну вспышку света двумя или тремя щелчками, то испытуемый переоценивает количество вспышек (Andersen et al., 2004; Shams et al., 2000, 2002). Кроме того, в ряде работ иллюзия МакГурка—МакДональда была обнаружена у 6-месячных младенцев, еще не владеющих речью (Burnham, Dodd, 2004; Rosenblum et al., 1997). Это указывает на существование врожденных механизмов более низкого (досемантического) уровня межмодального взаимодействия и АВИ. Изучение процессов аудиовизуальной интеграции в речи, их искажения, а также специфики их протекания в патологии (de Gelder et al., 2003; Williams, Massaro, 2004) показало, что у больных с поражениями стриарной коры сознательное восприятие эмоционального выражения лица или эмоциональной картинки вовсе не является обязательным условием для возникновения АВИ с эмоционально-выразительным голосом (Gelder et al., 2002). Этот вывод подтвержден на физиологическом уровне — уменьшением амплитуды слухового ВП. Исследование возрастных особенностей эффекта МакГурка—МакДональда (Cienkowski, Carney, 2002) выявило следующее: в ситуации когнитивного конфликта, в процессе принятия решения молодые люди чаще опираются на звуковую стимуляцию; с возрастом опора смещается в сторону визуальной стимуляции. В ситуации конфликта при бимодальном предъявлении речи человек делает выбор в пользу наименее неопределенного стимула той модальности, которая преимущественно характерна для данной возрастной категории.

Однако во всех вышеописанных экспериментах обычно использовались методики дихотомического ответа, которые не позволяли получить промежуточные варианты и количественно описать феномен АВИ. Вследствие этого было невозможно предсказать содержание возникающей иллюзии, т.е. объяснить механизм взаимовлияния модальностей при восприятии конфликтного стимула. Таким образом, хотя данных по аудиовизуальной интеграции, включая семантический уровень, а также по эффекту МакГурка—МакДональда в целом достаточно много, общие механизмы АВИ этого феномена остаются невыясненными.

Цель настоящей работы заключалась в исследовании механизмов функционирования понятий, предполагающих наличие связи между означаемым и означающим, т.е. взаимодействия соответствующих локальных анализаторов. Применение специальной системы бимодальных знаков позволяет использовать феномены АВИ и организовать управляемый конфликт. Для этого была разработана специальная методика формирования понятия и градуальной оценки его значения, а также количественного описания способов решения конфликта.

Методика

Процедура. Эксперимент заключался в формировании искусственных понятий на основе простой ассоциации двух наборов стимулов — означающих и означаемых. В качестве означающего использовались специально сформированные бимодальные стимулы, означаемым служили цветовые стимулы. Формирование проводилось посредством чередования обучающей и проверочной серий. *Обучающая серия:* испытуемому в случайном порядке предъявляются по 3 раза все ассоциации означающих и означаемых стимулов. *Проверочная серия:* испытуемому предъявляется стимул-означающее, к которому надо выбрать из ряда стимулов-означаемых правильную ассоциацию. Обратная связь о правильности или неправильности ответов испытуемому не давалась. Серии повторялись несколько раз до тех пор, пока испытуемый не достигал полной уверенности в правильном усвоении материала. Только после усвоения испытуемому давались 3 проверочные серии, дополнительно включающие 2 конфликтных стимула (принцип составления конфликтных стимулов будет описан ниже). Фиксировались ответы испытуемых во всех проверочных сериях — с конфликтными стимулами и без них.

Стимуляция. Бимодальные стимулы образовывались сочетанием двух градуально варьируемых качеств: 1) визуальная часть задавалась размером серого квадрата (9 градаций со стороны от 3 до 14 см), экспонируемого в течение 500 мс в центре экрана монитора компьютера; 2) аудиальная часть задавалась звуковыми интервалами (аккордами), образованными из двух чистых (синусоидальные колебания) тонов, синтезированных на компьютере: постоянный нижний тон — 180 Гц и изменяющийся по высоте второй тон (9 градаций от 200 до 300 Гц, длительность 200 мс).

В эксперименте использовались два *конфликтных стимула* (КС). В одном из них квадрат из стимула 3 сочетался со звуковым интервалом из стимула 5 (условное обозначение — КС[3+5]), во втором квадрат из стимула 5 сочетался со звуковым интервалом из стимула 3 (условное обозначение — КС[5+3]). Такие КС были основаны на возможности человека к АВИ, однако проявляется этот конфликт и в качестве семантического, т.к. означающему должно соответствовать какое-либо означаемое, а каждая из составных частей стимула в обучении соответствовала разным означаемым. Таким образом, в данном случае можно говорить о семантическом аудиовизуальном конфликте.

Означаемое задавалось в виде оттенков цветов равной яркости и насыщенности в диапазоне от красного к зеленому через желтый. Для проверочной серии было подобрано 50 оттенков, образующих градуально изменяющуюся цветовую систему, равномерно заполняющую весь экран монитора компьютера. Цветовая таблица состояла из вертикально расположенных цветных полосок, еле заметно изменяющихся слева на-

право от красного до зеленого. При этом только девять оттенков цветов являлись «правильными» означаемыми, т.е. соответствовали определенным бимодальным знакам, а другие были нужны для усложнения задачи испытуемому и определения величины ошибки означения. В проверочной серии испытуемый, перемещая курсор с помощью компьютерной мыши, должен был найти на палитре оттенок, означаемый предъявленным бимодальным стимулом. Каждому цвету на данной палитре приписывалось цифровое значение (в условных единицах перемещения курсора мыши), так что «самый красный» цвет (левый край монитора) соответствовал минимальному значению, а «самый зеленый» (правый край монитора) — максимальному.

Градации всех трех качеств (два качества означающего и качество означаемого) выбирались так, чтобы сохранить субъективное равенство шагов. Данные параметры стимулов определялись на основе предварительного психофизического эксперимента с попарным шкалированием различий большого набора стимулов: была показана одномерность обеих систем — и квадратов, и аккордов, отобранные стимулы образовывали соответствующие линейные функции. Параметры цветовых стимулов тоже выбирались (на основе проведенных ранее экспериментов с попарным шкалированием цветовых различий) так, чтобы возникла линейная зависимость воспринимаемого цветового качества от местоположения соответствующих цветовых образцов. В итоге все градации выбранных качеств оказались линейно связанными друг с другом и с цифровым значением местоположения проверочного материала (цветов-означающих) на экране компьютера.

Ассоциации составлялись так, чтобы выполнялась следующая закономерность: чем *больше* квадрат и сопровождающий его звуковой интервал, тем «более зеленому» стимулу соответствует данный бимодальный знак. В дополнительном эксперименте некоторым испытуемым предлагалось обратное соотношение величины квадрата с высотой звука — чем *больше* квадрат и *меньше* сопровождающий его звуковой интервал, тем «более зеленому» стимулу соответствует данный бимодальный знак.

Испытуемые. В эксперименте приняли участие 24 женщины и 7 мужчин в возрасте 20—65 лет. Еще двое мужчин и две женщины участвовали в дополнительном эксперименте.

Результаты

В каждой проверочной серии (с КС и без них) были получены оценки (в условных единицах, однозначно соответствующих оттенкам цвета заданной линейки спектра), являющиеся цифровыми эквивалентами значения знака. Для каждого испытуемого строились графики зависимости этих оценок от номера бимодального стимула (номер стимула определялся заданными величинами его составляющих). При сравнении

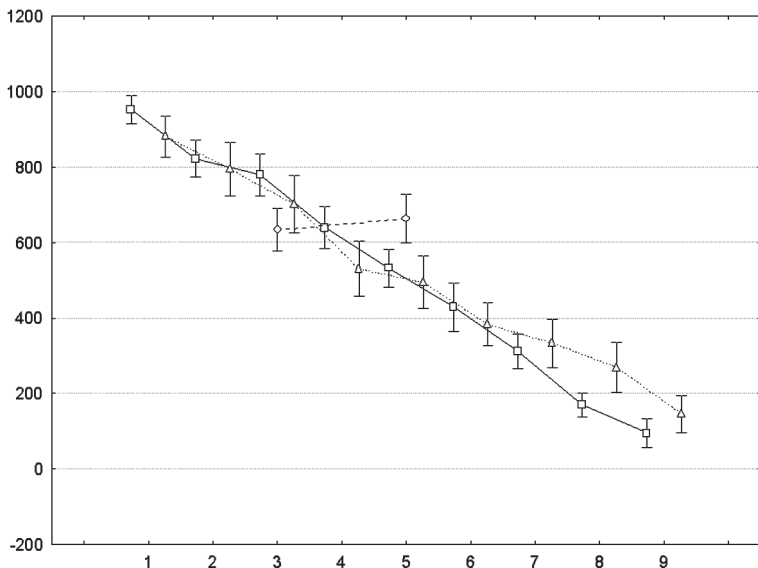


Рис. 1. Графики усредненных значений ответов испытуемых, reagировавших на конфликтные стимулы (КС) по первому типу (группа I, $n=7$). Здесь и на рис. 2, 3, 4: по абсциссе — номера бимодальных знаков, по ординате — цифровые эквиваленты выбираемых цветовых стимулов; условные обозначения: КС — ромб, штриховая линия; обычные стимулы в серии с КС — квадрат, сплошная линия; обычные стимулы в серии без КС — треугольник, пунктирная линия; скобочками показаны 95%-ные доверительные интервалы

распределений данных в сериях с КС и без них, т.е. по типу реакции на аудиовизуальный конфликт, все испытуемые были разделены на четыре группы. Следует отметить, что групповые графики для обычных (бесконфликтных) стимулов хорошо описываются линейной функцией (как и ожидалось). При этом для каждой группы испытуемых удалось построить линейную модель аудиовизуального конфликта, т.е. для всех бимодальных стимулов (и обычных, и конфликтных) подобрать единые коэффициенты аудиальной (A_{BC}) и визуальной (B_{BC}) составляющих, что позволяет предсказать результат АВИ для каждого испытуемого в зависимости от значений этих составляющих.

Проанализируем графики усредненных (групповых) значений ответов испытуемых, reagировавших на КС по тому или иному типу.

В **группе I** (7 испытуемых, рис. 1) наблюдается приближение значений обоих КС к значению стимула 4 (среднего между стимулами 3 и 5). Иными словами, КС[3+5] оценивается испытуемыми как «более зеленый», чем стимул 3 (различие достоверно по Т-критерию Стьюдента на уровне $p < 0.001$), а КС[5+3] как «более красный», чем стимул 5 (различие достоверно по Т-критерию Стьюдента на уровне $p < 0.002$). Также

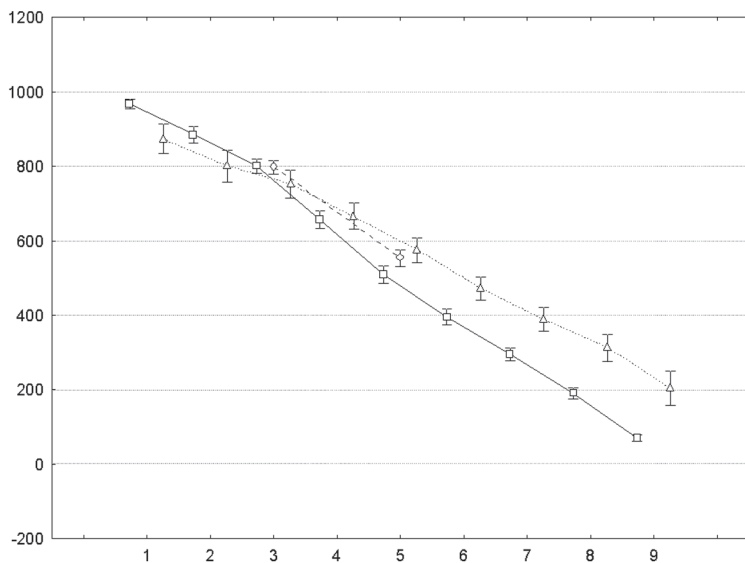


Рис. 2. Графики усредненных значений ответов испытуемых, reagировавших на конфликтные стимулы по второму типу (группа II, n=16)

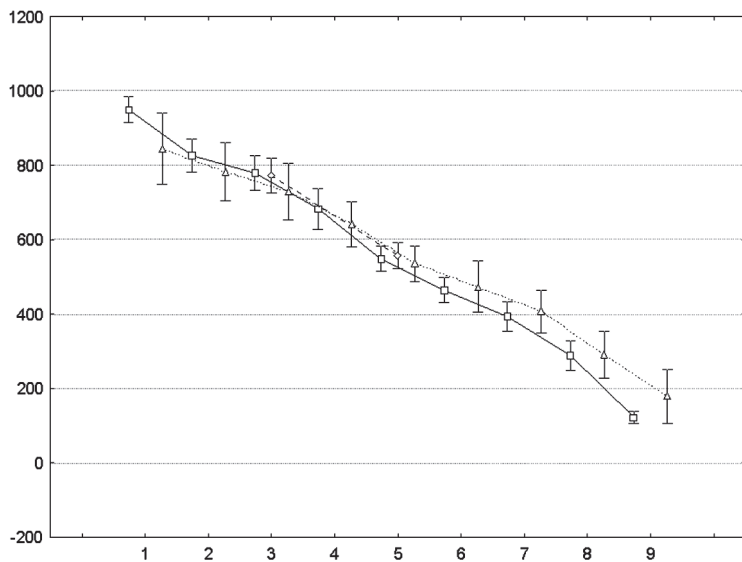


Рис. 3. Графики усредненных значений ответов испытуемых, reagировавших на конфликтные стимулы по третьему типу (группа III, n=4)

можно отметить, что графики оценок стимулов в сериях с КС и без них практически совпадают, значения расходятся только на стимулах 7, 8 и 9. Для этой группы коэффициент корреляции фактических и рассчитанных оценок в соответствии с линейной моделью равен 0.808, а модель характеризуется тем, что коэффициент влияния $A_{BC} = 61.723 \pm 9.30$ ($p < 0.0010$), а $B_{BC} = 47.185 \pm 9.30$ ($p < 0.001$).

Для **группы II** (16 человек, рис. 2) характерно совпадение значений стимула 3 и КС[3+5], но КС[5+3] оценивается как «более красный», чем стимул 5. Графики значений обычных стимулов в сериях с КС и без них совпадают на первых трех стимулах, но в дальнейшем расходятся — по остальным стимулам наблюдается все более сильная переоценка в сторону «более зеленого» цвета в серии с КС в сравнении с серией без КС. Для данной группы коэффициент корреляции фактических и рассчитанных оценок равен 0.906. В этой модели коэффициент влияния $A_{BC} = -2.576 \pm 3.576$ ($p = 0.471$, т.е. отличие от 0 данного коэффициента недостоверно), а $B_{BC} = 119.262 \pm 3.575$ ($p < 0.001$).

4 испытуемых, составивших **группу III** (рис. 3), игнорировали A_{BC} , оценивая значения обоих КС только по соответствующим B_{BC} , т.е. КС[3+5] воспринимали как стимул 3, а КС[5+3] — как стимул 5. Для этой группы характерно совпадение значений обычных стимулов в сериях с КС и без КС. Коэффициент корреляции фактических и рассчитанных оценок равен 0.911. В этой модели коэффициент влияния

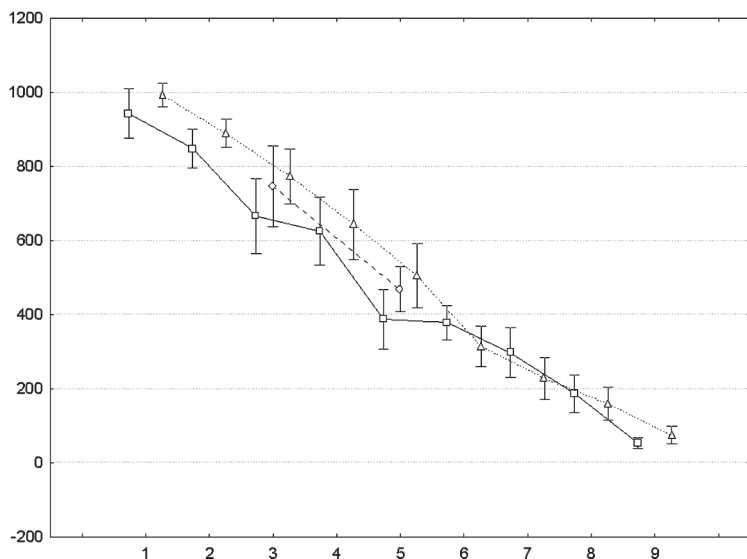


Рис. 4. Графики усредненных значений ответов испытуемых, reagировавших на конфликтные стимулы по четвертому типу (группа IV, n=4)

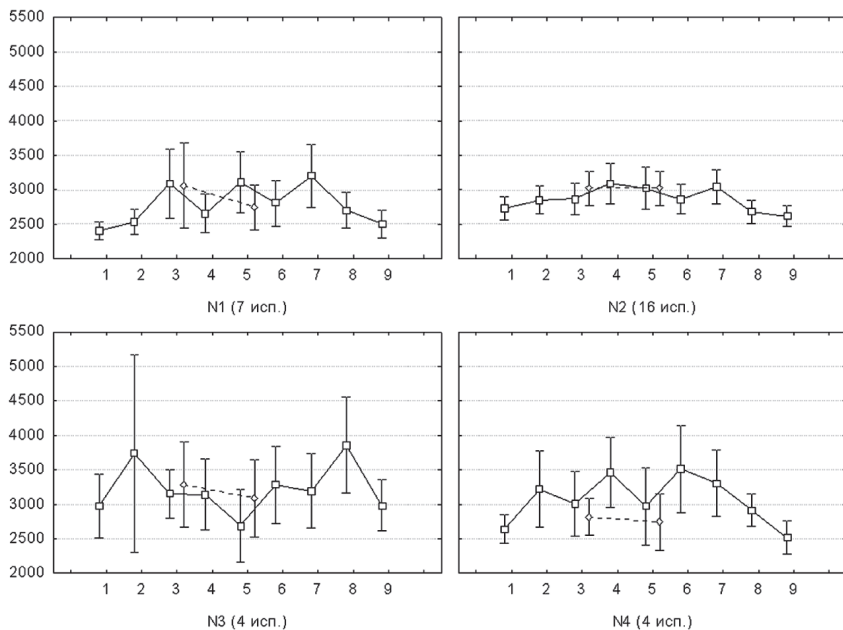


Рис. 5. Графики времени реакции (BP) на обычные и конфликтные стимулы в четырех группах испытуемых. По абсциссе — номера стимулов, по ординате — BP в мс. Условные обозначения: обычные стимулы — квадрат, сплошная линия; конфликтные стимулы — ромб, штриховая линия; скобками показаны 95%-ные доверительные интервалы

$A_{BC} = -3.650 \pm 7.083$ ($p=0.607$, т.е. отличие от 0 данного коэффициента недостоверно), а $B_{BC} = 102.367 \pm 7.083$ ($p < 0.001$).

Наконец, в **группе IV**, состоящей из 4 человек (рис. 4), отмечается недооценка значений (восприятие их как «более красных») обоих КС по сравнению с соответствующими обычными стимулами. Графики значений обычных стимулов для серий с КС и без КС значительно расходятся по первым пяти стимулам, причем значения стимулов в серии с КС сдвинуты в сторону зеленого. Для данной группы коэффициент корреляции фактических оценок с рассчитанными по модели равен 0.918. В этой модели коэффициент влияния $A_{BC} = -2.455 \pm 6.864$ ($p=0.001$), а $B_{BC} = 134.827 \pm 6.864$ ($p < 0.001$).

В каждой из групп было оценено время реакции на конфликтные и обычные стимулы. На рис. 5 видно, что ни в одной группе нет существенных различий в скорости оценки тех и других стимулов, выявляется только общая закономерность увеличения времени реакции на стимулы срединного (наиболее трудного) диапазона.

Испытуемые, участвовавшие в дополнительном эксперименте (когда направление изменения аудиального качества, соответствующее

изменению визуального качества, было инвертировано), показали такие же результаты, что и испытуемые основной группы. Это говорит об универсальности полученной закономерности.

Обсуждение

Попытки градуально дозировать аудиальную и визуальную составляющие в эффекте МакГурка—МакДональда предпринимались и раньше. В частности Д. Массаро (Massaro, 1998) при помощи специальной программы создал континуум звуков и мимики при переходе от слога «га» к слогу «ба». Однако реакция испытуемого оставалась бинарной: он мог ответить, что слышал либо «ба», либо «да», хотя и с разной вероятностью в зависимости от вклада соответствующих модальностей.

В нашем эксперименте использование системы искусственно сформированных знаков-стимулов, образованных сочетанием двух градуально варьируемых качеств, дало возможность перейти от анализа бинарной вероятности разрешения аудиовизуального конфликта, аналогичного эффекту МакГурка—МакДональда, к анализу характера распределения количественных оценок, реализующих его разрешение.

Искусственность системы знаков исключала влияние предыдущего опыта и личностных предпочтений испытуемых: все эти знаки воспринимались ими одинаково, даже конфликтные стимулы очень редко (лишь в конце эксперимента) и отдельными испытуемыми осознавались как «более искусственные» и более трудные для оценки.

Результаты сопоставления индивидуальных данных, выделение четырех групп испытуемых позволили выдвинуть предположение о наличии разных типов усвоения материала и стратегий разрешения аудиовизуального конфликта. По-видимому, различие стратегий объясняется индивидуальными особенностями испытуемых, которые удалось выявить благодаря выбранной процедуре обучения и примененной экспериментальной схеме. В данном эксперименте использовалось обучение без обратной связи: испытуемому не сообщалось, правильно или нет (или насколько точно) он указал цвет, соответствующий бимодальному стимулу. При этом трудности в определении КС, по-видимому, могли переживаться испытуемым как показатель недостаточной обученности, а это стимулировало его к продолжению поиска более подходящей закономерности в соотношении означающего и означаемого с учетом не только обычных стимулов, но и КС. Некоторых испытуемых наличие КС могло привести к тому, что обучение в этой ситуации становилось фактически обучением с неправильной обратной связью.

Как следует из самоотчетов, испытуемые группы I, по сравнению с испытуемыми других групп, при усвоении бимодальных знаков в гораздо большей степени учитывали аудиальную информацию. В некоторых случаях они замечали КС, но не пересматривали всю сформированную на обычных стимулах знаковую систему. Подтверждением такой

субъективной стратегии стала построенная математическая модель, согласно которой линейные коэффициенты вкладов A_{BC} и B_{BC} достаточно близки, что означает практически равный вклад информации обеих модальностей в определение значения стимула. По графику (см. рис. 1) можно видеть, что определение значений КС происходит независимо от значений бесконфликтных стимулов, включенных в систему; значение последних не меняется в зависимости от того, предъявляются наравне с ними КС или нет.

В группах II и IV КС, как правило, не распознаются (и не осознаются), но учитываются в ходе обучения, продолжающегося даже в проверочных сериях. При этом происходит подстройка всей системы знаков в целом, отражающаяся в расхождении значений обычных стимулов в сериях с КС и без КС, т.е. в преувеличении значений стимулов в серии с КС в сторону зеленого цвета. Из самоотчетов этих испытуемых следует, что они в большей степени опирались на визуальную информацию, но звук слышали и пытались на него ориентироваться. В этих группах рассчитанные коэффициенты для математической модели отражают значительную (подавляющую) роль визуальной информации, но обнаруживают различия по коэффициентам вклада аудиальной информации для каждой из групп. В группе II коэффициент вклада аудиальной информации практически сводится к нулю, тогда как в группе IV он значительно отличается от нуля, но является отрицательным. Можно сказать, что в группе IV аудиальная информация «тормозила» или закономерно преуменьшала соответствующую визуальную информацию.

Наконец, в самоотчетах испытуемых группы III достаточно ясно говорится об изначальном и полном игнорировании аудиальной информации, как на стадии обучения, так и на стадии проверки, вследствие чего у этих испытуемых и не было необходимости продолжать обучение и менять общую настройку знаковой системы, сложившейся у них в обучающих и первых проверочных сериях. Этот вывод следует из факта совпадения графиков обычных стимулов в сериях с КС и без КС. Испытуемые этой группы были вполне успешны в обучении, так как в обычных стимулах аудиальная информация полностью дублировала информацию о значении стимула, которая содержалась в визуальной части стимула и была, по сути, избыточной. Однако ориентировка вопреки инструкции на неполную информацию понижала их чувствительность и способность к обучению в более сложных условиях.

Результаты эксперимента позволяют говорить о влиянии аудиальной информации на визуальную, так как в связи с особенностью стимульного материала ведущей модальностью все-таки оказывалось зрение, а слух был лишь средством «тонкой настройки» знаковой системы. Выделенные нами группы в основном различаются коэффициентами вклада каждой модальности в общее восприятие. Только

испытуемые группы I учитывали обе части бимодального стимула в приблизительно равной мере, что позволяет точно предсказать качество воспринимаемого КС, рассчитываемое как среднее арифметическое A_{BC} и B_{BC} . Конфликтный бимодальный стимул они воспринимали как новый, не совпадающий ни с одной из его составляющих. Этот случай полностью аналогичен эффекту МакГурка—МакДональда, когда испытуемые слышали «да», а не «ба» или «га». Если бы от них потребовали бинарного ответа, то его вероятность определялась бы соотношением аудиальной и визуальной составляющих. Однако в отношении данного эффекта следует говорить скорее о влиянии визуальной информации на аудиальную, чем наоборот, как в нашем примере, поскольку именно зрительное восприятие движений губ вызывало изменение слухового образа. Испытуемых групп II и IV наличие КС приводит к трансформации всей системы оценок, хотя и в этом случае можно точно рассчитать качество воспринимаемого КС как среднее арифметическое взвешенных с заданными весами A_{BC} и B_{BC} . В результате, под влиянием аудиальной информации, происходит переоценка B_{BC} (т.е. величины квадрата) по цветовой шкале в сторону зеленого. Возможность такой перестройки значений всех стимулов системы согласуется с данными о системном влиянии аудиальной информации на зрительное восприятие (Bertelson, Vroomen, de Gelder, 2003).

Итак, результаты, полученные с помощью предложенной экспериментальной схемы, позволили впервые количественно описать и предсказать специфику реагирования на аудиовизуальный семантический конфликт четырех групп испытуемых. Для каждой из этих групп рассчитывались собственные коэффициенты вкладов A_{BC} и B_{BC} , и было обнаружено существование универсальной линейной модели, подходящей для описания всех данных в целом.

Можно провести некоторую аналогию между вышеописанным экспериментом и данными, полученными в школе И.П. Павлова (Нарбутович, Подкопаев, 1936) по сочетанию зрительного и аудиального (первоначально индифферентных) стимулов при выработке условных рефлексов у собак. Было показано, что после выработки рефлекса на стимул одной модальности выработка аналогичного рефлекса на стимул второй модальности существенно ускорялась. По-видимому, формирование такой ассоциативной связи предполагает сходный механизм влияния анализатора одной модальности на анализатор другой модальности.

В соответствии с примененной экспериментальной схемой предполагалось, что в ходе обучения у испытуемых происходит формирование бимодального знака как целостности. Как следует из самоотчетов, практически все испытуемые не осознавали наличия конфликтных стимулов в предъявляемой системе бимодальных означающих. Остается вопрос, действительно ли в условиях проведенного обучения формировалась

целостность («гештальт») или разномодальные качества, составляющие означающее, независимо друг от друга ассоциировались со стимулом-означаемым (цветом)? Такие два варианта установления ассоциации подразумевают и различные нейронные механизмы обработки информации: в первом случае должно происходить взаимовлияние анализаторов (возможно, на стадии сенсорной обработки), во втором случае происходит параллельная обработка информации разных модальностей с последующим сличением на завершающей стадии результатов обработки информации каждым независимым каналом. Второй механизм АВИ описан в работе Д. Массаро (Massaro, 1998). При этом возможно независимое восприятие разномодальных составляющих стимула, а в случае конфликта возможно существование той или иной стратегии их «примирения». Таким образом, обсуждаемые результаты могут быть одинаково хорошо описаны как первым, так и вторым механизмом взаимодействия анализаторов. Совокупность полученных данных заставляет предположить наличие дополнительной настройки восприятия стимула путем повторного входа. Возможно, первичная семантическая обработка проходит параллельно с обработкой сенсорной информации о стимуле. Однако при получении информации о рассогласовании поступившего сигнала и имеющихся образов означающего (для групп II и IV) происходит повторная настройка всей системы (испытуемые групп I и III не ощущали необходимости каких-либо изменений всей системы). Это позволяет объяснить наличие как «ранней», так и «поздней» интеграции: функционирование уже сформированной системы вполне может проходить автоматически и очень быстро при непосредственном восприятии знака и «понимании» его значения, поскольку для этого не требуется обратной связи. Если же возникает необходимость корректировки системы, то она происходит на основе обратной связи и оценки эффективности функционирования системы, т.е. на поздних этапах интеграции. Это предположение хорошо согласуется не только с результатами нашего эксперимента, но и с литературными данными. Так, в одной из работ (Kelly, Kravitz, Hopkins, 2004) сопоставлялись мозговые процессы при восприятии речи на слух в сопровождении жестов и было показано, что при совпадении и несовпадении жеста и речи обнаруживаются различия как на позднем этапе интеграции (N400 с правой латерализацией), так и на ее раннем этапе билатерально в затылочных и фронтальных областях.

Выводы

1. Показано существование феномена семантического аудиовизуального конфликта на модели искусственно сформированной системы бимодальных знаков.
2. Выявлены различные типы приспособительных стратегий испытуемых в ситуации разрешения семантического конфликта.

3. Установлено, что процесс аудиовизуальной интеграции (вне зависимости от типа используемой стратегии) количественно описывается при помощи линейной модели с различными весами вкладов аудиальной и визуальной составляющих бимодального стимула.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вартапов А.В., Манукян Н.К., Соколов Е.Н., Тсаконас К.Г. Сохранение цветового образа в кратковременной памяти // Журн. ВНД. 1995. Т. 45. № 6. С. 1085—1093.

Вартапов А.В., Пасечник И.В. Мозговые механизмы семантического анализа слов-омонимов // Журн. ВНД. 2005. Т. 55. Вып. 2. С. 193—197.

Вартапов А.В., Пасечник И.В. Психофизиологические особенности восприятия знака в условиях семантического конфликта // Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. «Развитие научного наследия Бориса Михайловича Теплова в отечественной и мировой науке (к 110-летию со дня рождения)». М., 2006. 76—80.

Вартапов А.В., Соколов Е.Н. Семантическое пространство цветовых названий: опыт межъязыкового исследования // Психол. журн. 1994. Т. 15. № 5. С. 56—66.

Вартапов А.В., Соколов Е.Н. Роль первой и второй сигнальных систем в соотношении семантического и перцептивного цветовых пространств // Журн. ВНД. 1995. Т. 45. № 2. С. 343—357.

Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н. Цветовое зрение. М., 1984.

Нарбутович И.О., Подкопаев Н.А. Условный рефлекс как ассоциация // Труды физиологических лабораторий акад. И.П. Павлова. 1936. Т. VI. Вып. 2. С. 5—25.

Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г. Нейроинтеллект: от нейрона к нейрокомпьютеру. М., 1989.

Соколов Е.Н., Вартапов А.В. К исследованию семантического пространства // Психол. журн. 1987. № 2. С. 58—65.

Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайткявичус Г.Г. Искусственные органы чувств. М., 1979.

Andersen T.S., Tiipana K., Sams M. Factors influencing audiovisual fission and fusion illusion // Cogn. Brain Res. 2004. Vol. 21. N 3. P. 301—308.

Bertelson P., Vroomen J., Gelder B., de. Visual recalibration of auditory speech identification: a McGurk aftereffect // Psychol. Sci. 2003. N 14. P. 592—597.

Besle J., Fort A., Delpuech C., Giard M.-H. Bimodal speech: early suppressive visual effects in human auditory cortex // Eur. J. Neurosci. 2004. Vol. 20. N 8. P. 2225—2234.

Burnham D., Dodd B. Auditory-visual speech integration by prelinguistic infants: perception of an emergent consonant in the McGurk effect // Dev. Psychobiol. 2004. Vol. 45. N 4. P. 204—220.

Callan D.E., Jones J.A., Munhall K. et al. Neural processes underlying perceptual enhancement by visual speech gestures // Neuroreport. 2003. Vol. 14. N 17. P. 2213—2218.

Cienkowski K.M., Carney A.E. Auditory-visual speech perception and aging // Ear and Hearing. 2002. Vol. 23. N 5. P. 439—449.

Colin C., Radeau M., Soquet A. et al. Mismatch negativity evoked by the McGurk—MacDonald effect: a phonetic representation within short-term memory // Clin. Neurophysiol. 2002. Vol. 113. N 4. P. 495—506.

Gelder B., de, Pourtois G., Weiskrantz L. Fear recognition in the voice is modulated by unconsciously recognized facial expression but not by unconsciously recognized affective pictures // PNAS. 2002. Vol. 99. N 6. 4121—4126.

Gelder B., de, Vroomen J., Annen L. et al. Audiovisual integration in schizophrenia // Schizophrenia Res. 2003. Vol. 59. N 2. P. 211—218.

Gentilucci M., Cattaneo L. Automatic audiovisual integration in speech perception // Exp. Brain Res. 2005. Vol. 167. N 1. 1—10.

- Friederici A.D.* Event-related brain potential studies in language // *Curr. Neurol. Neurosci. Rep.* 2004. Vol. 4. P. 466—470.
- Jones J.A., Callan D.E.* Brain activity during audiovisual speech perception: an fMRI study of the McGurk effect // *Neuroreport.* 2003. Vol. 14. N 8. P. 1129—1133.
- Kelly S.D., Kravitz C., Hopkins M.* Neural correlates of bimodal speech and gesture comprehension // *Brain Lang.* 2004. Vol. 89. N 1. 253—260.
- Klucharev V., Mottonen R., Sams M.* Electrophysiological indicators of phonetic and non-phonetic multisensory interactions during audiovisual speech perception // *Cogn. Brain Res.* 2003. Vol. 18. N 1. 65—75.
- Macaluso E., George N., Dolan R. et al.* Spatial and temporal factors during processing of audiovisual speech: a PET study // *Neuroimage.* 2004. Vol. 21. N 2. P. 725—732.
- Massaro D.W.* *Perceiving talking faces: from speech perception to a behavioral principle.* Cambridge, MA, 1998.
- McGurk H., MacDonald J.* Hearing lips and seeing voices // *Nature.* 1976. Vol. 264. P. 746—748.
- Mottonen R., Krause C.M., Tiippana K., Sams M.* Processing of changes in visual speech in the human auditory cortex // *Cogn. Brain Res.* 2002. Vol. 13. N 3. P. 417—425.
- Nitto H., Suehiro M., Hori T.* Word imageability and N400 in an incidental memory paradigm // *Int. J. Psychophys.* 2002. Vol. 44. P. 219—229.
- Pourtois G., de Gelder B., Vroomen J. et al.* The time-course of intermodal binding between seeing and hearing affective information // *Neuroreport.* 2000. Vol. 11. N 6. P. 1329—1333.
- Rosenblum L.D., Schmuckler M.A., Johnson J.A.* The McGurk effect in infants // *Percept Psychophys.* 1997. Vol. 59. N 3. P. 347—357.
- Sekiyama K., Kanno I., Miura S., Sugita Y.* Auditory-visual speech perception examined by fMRI and PET // *Neurosci. Res.* 2003. Vol. 47. N 3. P. 277—287.
- Shams L., Kamitani Y., Shimojo S.* Illusions: What you see is what you hear // *Nature.* 2000. Vol. 408. P. 788—789.
- Shams L., Yukiyasu K., Shimojo S.* Visual illusion induced by sound // *Cogn. Brain Res.* 2002. Vol. 14. P. 147—152.
- Skrandies W.* Evoked potential correlates of semantic meaning — a brain mapping study // *Cogn. Brain Res.* 1998. Vol. 6. P. 173—183.
- Williams J.H., Massaro D.W.* Visual-auditory integration during speech imitation in autism // *Res. Dev. Disabil.* 2004. Vol. 25. N 6. P. 559—575.
- Worden M.S., Foxe J.J.* The dynamics of the spread of selective visual attention // *PNAS.* 2003. Vol. 100. P. 11933—11935.

**УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В «ВЕСТНИКЕ
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА.
СЕРИЯ 14. ПСИХОЛОГИЯ» В 2010 Г.**

	№	С.
К 90-летию Евгения Николаевича Соколова		
<i>Черноризов А.М.</i> Психофизиологическая школа Е.Н. Соколова	4	4—21
К 80-летию Евгения Александровича Климова		
Факультет в эпоху перестройки: интервью с Е.А. Климовым	2	5—14
Теоретические, эмпирические, экспериментальные исследования		
<i>Александров Ю.И., Александрова Н.Л.</i> Комплементарность культуро-специфичных типов познания	1	22—35
<i>Александров Ю.И., Александрова Н.Л.</i> Комплементарность культуро-специфичных типов познания (окончание)	3	18—35
<i>Аракелов Г.Г.</i> Роль изучения простых систем в создании Е.Н. Соколовым модели концептуальной рефлекторной дуги	4	57—62
<i>Асмолов А.Г., Асмолов Г.А.</i> От Мы-медиа к Я-медиа: трансформации идентичности в виртуальном мире	1	3—21
<i>Богоявленская Д.Б.</i> Одаренность: ответ через полтора столетия	3	3—17
<i>Буякас Т.М.</i> Становление стойкого интереса к профессиональной деятельности	2	75—82
<i>Вартанов А.В., Пасечник И.В.</i> Феномен семантического конфликта на модели искусственно сформированных бимодальных знаков	4	165—180
<i>Голубева Э.А.</i> Общая и дифференциальная психофизиология: взаимовлияние научных школ Б.М. Теплова и Е.Н. Соколова	4	32—56
<i>Греченко Т.Н.</i> Нейронные механизмы памяти в работах Е.Н. Соколова	4	63—78
<i>Данилова Н.Н.</i> Активность мозга и ее изучение в психофизиологической школе Е.Н. Соколова	4	79—109
<i>Знаков В.В., Турок Е.М.</i> Понимание и переживание террористической угрозы	1	58—69
<i>Зотова Н.Н.</i> Происхождение ошибок старшеклассников при выборе профессии и возможность их профилактики	2	102—110
<i>Иванова Е.М.</i> Субъектно-деятельностная концепция профессионального труда Е.А. Климова и ее научно-практическая ценность	2	15—22
<i>Кононова В.Н., Шмелев А.Г.</i> ДДО и «Профориентатор»: преемственность отечественных профориентационных методик	2	63—74
<i>Корж Н.Н., Дубровинская Н.В.</i> Несколько штрихов к научной биографии Е.Н. Соколова	4	22—31
<i>Корнилова Т.В.</i> Интеллектуально-личностный потенциал человека в стратегиях совладания	1	46—57

<i>Кузнецова А.С., Ерилова В.А., Титова М.А.</i> Саморегуляция функционального состояния на разных этапах профессионального развития	2	83—92
<i>Латанов А.В.</i> Сравнительная нейробиология цветового зрения животных-трихроматов: экспериментальное исследование и моделирование	4	110—139
<i>Мельникова О.Т., Хорошилов Д.А.</i> Сравнительный анализ результатов качественного исследования (на материале интервью)	3	36—51
<i>Михеев В.А.</i> Три опорных момента профессионального образования: из опыта проведения занятий	2	111—120
<i>Моросанова В.И.</i> Индивидуальные особенности осознанной саморегуляции произвольной активности человека	1	36—45
<i>Мотькина Ю.В.</i> Опережающая рефлексия в контексте изучения потенциала профессионального развития руководителей	2	121—127
<i>Носкова О.Г.</i> Психология труда, инженерная психология и эргономика: историко-психологический анализ	2	32—42
<i>Палихова Т.А.</i> Нейроны и синапсы виноградной улитки в векторной психофизиологии Е.Н. Соколова	4	149—164
<i>Панкратова А.А.</i> Эмоциональный интеллект: о возможности усовершенствования модели и теста Мэйера—Селовся—Карузо	3	52—64
<i>Погожина И.Н.</i> Обучение дошкольников принципу сохранения через формирование структуры логических операций классификации и сериации	3	65—75
<i>Полонская Н.Н.</i> Случай зрительной агнозии у больной с двусторонним нарушением мозгового кровообращения в задних мозговых артериях. Сообщение 2. Исследование нарушений зрительного узнавания лиц, пространства, цвета и букв	1	70—83
<i>Полянский В.Б.</i> Школа Е.Н. Соколова и психофизиологические исследования на животных	4	140—148
<i>Пчелинова В.В.</i> Дескрипторный словарь в формировании представлений психолога о мире труда	3	76—87
<i>Родина О.Н., Прудков П.Н.</i> Сравнительное исследование мотивации выбора профессии психолога студентами из Москвы и Баку	2	93—101
<i>Сиваковский В.Е.</i> О взаимосвязи уровня рефлексии групповой (командной) роли с типом организационной культуры	1	84—93
<i>Стрелков Ю.К.</i> Временная форма профессионального опыта	2	23—31
<i>Толочек В.А.</i> Проблема индивидуального стиля деятельности в психологии: прошлое, настоящее и будущее	2	43—51
<i>Тютюнник В.И.</i> Творческий труд как личностно-образующее взаимодействие с дошкольного возраста	2	52—62
Обзорно-аналитические исследования		
<i>Россохин А.В.</i> Рефлексия измененных состояний сознания в психоанализе	3	88—104
<i>Шмелева И.А.</i> Проблема взаимодействия человека с окружающей средой: области и аспекты психологического исследования	3	105—120
Дискуссии, размышления		
<i>Петренко В.Ф.</i> Вернем психологии сознание!	3	121—141

Методика

- Дегтяренко И.А., Бурмистров И.В., Леонова А.Б.* Методика оценки удовлетворенности пользователей интерфейсом интернет-сайта 1 94—109
- Рождественская Н.А., Мамонова А.М.* Формирование у подростков конструктивных стратегий поведения в конфликтных ситуациях . . . 1 110—116

Психология — практике

- Дэвид Ж., Глозман Ж.М.* Российско-португальский опыт нейропсихологического обследования дошкольников 1 117—124
- Цветкова Л.А.* Профилактика злоупотребления психоактивными веществами в студенческих общностях: интегративная теоретическая модель Г. Гонзалеса 3 142—152

Научная жизнь

- Веракса А.Н., Леонов С.В.* Спортивная наука — университетам Европы 3 153—155

Юбилеи

- К 80-летию Юлии Борисовны Гиппенрейтер 1 125—126
- К 80-летию Нины Николаевны Даниловой 3 156—159
- К 70-летию Вячеслава Андреевича Иванникова 1 127—128

- Указатель статей*, опубликованных в «Вестнике Московского университета. Серия 14. Психология» в 2010 г. 4 181—183

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

1. Журнал «Вестник Московского университета. Серия 14. Психология» содержит публикации (в форме коротких сообщений, статей, обзоров и др.) по основным направлениям научно-исследовательской и учебно-методической работы ф-та психологии МГУ. Журнал открыт для публикации результатов научных исследований ученых МГУ, других научных учреждений и высших учебных заведений. Отбор поступивших в редколлегию работ для публикации в журнале осуществляется на основе их независимого анонимного научного рецензирования. Журнал предназначен для научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов.

2. Материалы (текст и таблицы) принимаются в электронном виде в формате WORD или RTF, шрифт Times New Roman, 14/12, одинарный интервал, рисунки желательно в формате PDF. Общий объем рукописи, включая текст, список литературы, таблицы и рисунки, не должен превышать 30 тыс. знаков (с пробелами). Превышение объема может служить основанием для отказа в публикации.

Материалы для раздела «Научная хроника» объемом не более 10 тыс. знаков принимаются в течение трех месяцев после окончания соответствующего мероприятия.

Для соискателей ученой степени кандидата психологических наук объем рукописи должен быть не менее 10 тыс. знаков, доктора психологических наук — не менее 20 тыс. знаков.

3. Используемая литература (автор, название, место и год издания) приводится в алфавитном порядке в конце статьи. Литература на иностранных языках дается после литературы на русском языке. В тексте ссылка на источник делается путем указания (в круглых скобках) автора книги или статьи, года издания и, в случае прямого цитирования, страниц/ы.

Примеры оформления источников в списке литературы:

Для книги

Тихомиров О.К. Психология мышления. М., 1984.

Хомская Е.Д., Привалова Н.Н., Ениколопова Е.В. и др. Методы оценки межполушарной асимметрии и межполушарного взаимодействия. М., 1995.

Эксперимент и квазиэксперимент в психологии: Учеб. пособие / Под ред. Т.В. Корниловой. СПб., 2004.

Для статьи

Гордеева О.В. Развитие языка эмоций у детей // *Вопр. психол.* 1995. № 2. С. 137—149.

Дергачева О.Е. Автономия и самодетерминация в психологии мотивации: теория Э. Деси и Р. Райана // *Современная психология мотивации* / Под ред. Д.А. Леонтьева. М., 2002. С. 103—121.

Theorell T. Job characteristics in a theoretical and practical health context // *Theories of organizational stress* / Ed. by C.L. Cooper. N.Y., 2000. P. 205—220.

Для сайта

Поддьяков А.Н. Образ мира и вопросы сознательности учения: современный контекст // *Вопр. психол.* 2003. № 2. С. 10—20. URL: <http://www.courier.com.ru/vp/vp0203poddyakov.htm>.

4. К статье прилагаются (отдельным файлом) название статьи на английском языке, резюме объемом не более 100 слов на русском и английском языках, ключевые слова (не более 2 строк) на русском и английском языках. Сведения об авторах статьи: 1. Фамилия, имя, отчество; 2. Ученая степень, ученое звание; 3. Место работы; 4. Должность; 5. Контактный телефон; 6. *E-mail*.

Для студентов, аспирантов и соискателей степени кандидата психологических наук обязательным является развернутый отзыв научного руководителя (присылается вместе со статьей).

Статьи, направленные авторам на доработку и не возвращенные в редакцию к обозначенному сроку, исключаются из портфеля редакции.

Редакция знакомится с письмами читателей, но в переписку не вступает.

Плата за публикацию рукописей не взимается.