

Павленко В.Б. Нейробиологические факторы психической индивидуальности и их электрофизиологические корреляты // В кн.: Системные реакции в биопотенциалах головного мозга человека и животных (под редакцией В.Г.Сидякина). – Симферополь, 2001. – С. 276-336.

Глава IV. НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПСИХИЧЕСКОЙ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ И ИХ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПСИХОДИНАМИКЕ ЧЕЛОВЕКА

Понятие психической индивидуальности как предмет дифференциальной психофизиологии.

Природу личности, то есть биологические механизмы психической индивидуальности человека изучает дифференциальная психофизиология. Принято считать (Русалов, 1979), что психическая индивидуальность имеет два уровня.

1. Индивидуально-психологические различия. Это различия в содержании психики. Эти различия определяют “что?” и “почему?” мы делаем. Сюда входят:

- а) качества, характеризующие личность (социально-значимые черты: мотивы и направленность, моральные установки, интересы и т.д.);
- б) черты характера (устойчивый склад душевной жизни человека).

Этот первый уровень формируется под влиянием среды и воспитания. Его изучает дифференциальная психология.

2. Динамические свойства и качества личности или психодинамические особенности. Эти качества отвечают на вопрос: «как?», «каким образом?» мы решаем ту или иную жизненную задачу, определяют формальные характеристики поведения. Этот уровень включает::

- а) темперамент (отношение к событиям и стиль поведения);
- б) когнитивные стратегии (преобладание логического или образного мышления, первой или второй сигнальной системы).

Качества этого уровня также важны, т.к. от них зависит успешность воспитания. В них преломляется действие среды. Этот уровень изучает дифференциальная психофизиология.

Дифференциальная психофизиология пользуется следующими методами исследования:

- 1) анализ поведения человека (путем наблюдения или лабораторного эксперимента);
- 2) психометрические методы: тестирование, референтные опросы (основположники Р.Кеттел и Г.Айзенк);
- 3) физиологический эксперимент.

Общая конституция человека и психика.

По мнению Л. Н. Собчик (1990), структуру личности можно представить в виде дерева, где темперамент, задатки, когнитивные стратегии – это корни. Характер – это ствол. Моральные ценности, установки (социально-значимые черты) – крона. Почвой в этом случае является генотип, атмосферой – социальная среда. Понятно, что развитие дерева личности будет в большой степени зависеть от почвы-генотипа, т.е. личность человека во многом определяется его биологическим базисом. В упрощенной форме можно показать соотношение биологического и социального в личности в виде двух пересекающихся сфер. Область перекрытия сфер социального и биологического и есть психодинамика (рис.1). Психодинамика в значительной степени определяется наследственностью, поэтому относится к общей конституции человека. Конституция человека – это генетически закрепленные свойства, определяющие специфические реакции.



Рис.1. Соотношение биологического и социального в личности.

Общая конституция складывается из иерархии следующих частных конституций:

- 1) телесная конституция (телосложение);
- 2) гормональная конституция;
- 3) частные свойства нервной системы;
- 4) нейродинамика (основные характеристики мозга);
- 5) психодинамика (темперамент и когнитивные стратегии);

Эти уровни, в отличие от индивидуально-психологических различий, тесно связаны с генотипом и между собой. Конституциональные факторы, хотя и не определяют содержание личности, тем не менее исключительно важны для

человека. Так, имеются данные, что молодые люди с контактными, гибкими темпераментами, преобладанием хорошего настроения за короткое время способны установить удовлетворяющие их межличностные отношения в новом окружении, например, в общежитии. Неконтактные, ригидные субъекты имели тяжелые отношения с окружающими или оставались в одиночестве, у них отмечалась депрессия, тревожность и даже враждебность (Klein, 1987).

Понятие о темпераменте. Типологический и факторный подходы.

Темпераментом называют совокупность свойств, характеризующие динамические особенности человека. Эти свойства определяют энергетический уровень и временные параметры поведения. Темперамент биологически предопределен.

Основатели учения о темпераменте – Гиппократ (V в. до н.э.) и Гален (II в. н.э.). Гиппократ создал учение о жидкостях, входящих в состав организма. При их дисбалансе развивается болезнь. Гален дал описание 16 типов поведения человека. Наиболее значимыми из них оказались четыре типа, развернутую характеристику которых в XVIII в. дал И.Кант. Он считал, что темперамент определяется силой либо слабостью эмоций и высокой или низкой активностью. Это следующие типы:

1) сангвиник (от латинского “кровь”) – эмоции быстро возникают, но они не глубоки, жизнерадостный человек.

2) холерик (от греческого “желчь”) – человек энергичен, вспыльчив, но быстро остывает.

3) флегматик (от греческого “слизь”) – человек спокоен, чувства развиваются медленно, мало чувствителен к своим и чужим страданиям.

4) меланхолик (от греческого “черная желчь”) – имеет не яркие внешние проявления чувств, но внутренние переживания глубоки. Обычно доминирует минорное настроение.

И.Кант отмечал, что темперамент является врожденным или, по крайней мере, формируется в раннем детстве и с возрастом изменяется мало.

Данное учение оказало влияние на современную психологию. Многие ученые XX века придерживались типологической концепции и даже считали, что темперамент определяется составом крови, например, содержанием в ней гормонов. Так, немецкий психиатр Эрнст Кречмер в книге “Строение тела и характер” (1921) выделил три типа темперамента, отличающиеся, прежде всего гормональным балансом:

1) шизотимик (склонен к шизофрении);

2) циклотимик (склонен к маниакально-депрессивному синдрому);

3) иксотимик (склонен к эпилепсии).

И.П.Павлов (1982) также выделял типы темперамента. Однако, он считал, что темперамент зависит от типа нервной системы (НС). Павлов показал, что типы темперамента можно выявить и у животных. Это позволило широко применять экспериментальный подход для изучения темперамента. Основные типы темперамента по Павлову: живой (сангвиник), безудержный (холерик),

спокойный (флегматик), слабый (меланхолик). Кроме того, по его мнению, можно выделить два чисто человеческих типа темперамента – художественный и мыслительный. Однако в настоящее время мы их скорее назовем типами когнитивных стратегий.

Это позволило широко применять экспериментальный подход для изучения темперамента. Основные типы темперамента, по Павлову: живой (сангвиник), безудержный (холерик), спокойный (флегматик), слабый (меланхолик). Кроме того, по его мнению, можно выделить два чисто человеческих типа темперамента – художественный и мыслительный. Однако в настоящее время мы их скорее назовем типами когнитивных стратегий.

Типологической концепции придерживался и В.С.Мерлин (1973). Наличие типов он объяснял существованием инвариант. Инварианта – это математическая зависимость между переменными, которая остается постоянной, несмотря на изменение переменных. Тип темперамента – результат взаимодействия разных свойств (плавно или скачкообразно меняющихся от одного человека к другому), компенсирующих друг друга. На основе данных об испытуемых, включающих 16 показателей, Мерлин математически выявил два типа (таксона) темперамента:

1) обладает сильным возбуждением, беззаботностью, пластичностью, высокой или низкой эмоциональностью;

2) обладает слабым возбуждением, тревожностью, ригидностью, низкой или высокой эмоциональностью.

Однако от 30% до 50% населения являются “промежуточными”, т.е. не относятся к этим типам, да и количество испытуемых в его исследовании составило только 48 человек.

Факторные концепции темперамента.

В последнее время типологические концепции темперамента подвергаются критике. Большинство из них предполагает, что психические особенности человека существуют в крайних формах. Однако известно, что наблюдаемые в природе явления распределяются главным образом по нормальной кривой, т.н. гауссиане. Следовательно, экстремальные проявления встречаются редко, но именно они находятся в центре внимания рассмотренных типологий. В связи с этим, в начале XX века голландские ученые Хейманс и Вирсме (цит. по Мейли, 1975) предложили теорию темперамента, основанную на трех биполярных измерениях:

1) Эмоциональность – отсутствие эмоциональности;

2) Активность – пассивность;

3) Импульсивность – застревание (в оригинале, – первичная – вторичная функция).

Каждая из характеристик представляет собой континуум, меняется непрерывно.

В дальнейшем для анализа множества признаков был применен факторный анализ Спирмена. Это позволило выделить реальные факторы темперамента и создать ряд современных теорий темперамента:

Концепция Реймонда Кеттелла. Кэттел проанализировал множество терминов, описывающих личность, подверг их факторному анализу и выявил 16 факторов первого порядка (“черт личности”). Среди них черты темперамента, характера, особенности интеллекта. Дальнейший анализ позволил выявить четыре фактора второго порядка, т.е. более глубокого уровня. Эти факторы тесно связаны с биологическим фундаментом личности:

- 1) экстраверсия – интроверсия;
- 2) тревожность – отсутствие тревожности;
- 3) эмоциональная лабильность – уравновешенность;
- 4) подчиненность – независимость (цит. по Мейли, 1975).

Однако некоторые критики указывают, что и 16 черт и четыре глубинных фактора недостаточно хорошо воспроизводятся в разных культурах.

Регулятивная концепция темперамента Яна Стреляу. Концепция (Стреляу, 1982) основывается на следующем положении: у каждого человека есть оптимальный уровень возбуждения, активации, заданный от природы. Считается, что индивидуум так направляет свое поведение, чтобы поддержать этот уровень. Анализ поведения выявляет следующие факторы темперамента, отражающие темпоральные (1-3) и энергетические (4-7) характеристики личности:

- 1) живость – скорость реакции, темп;
- 2) упорство – стремление продолжать действие после окончания стимуляции;
- 3) подвижность – переход от одной реакции к другой;
- 4) сенсорная чувствительность;
- 5) выносливость;
- 6) активность – поиск ощущений, стремление к риску, социальной активности.

7) эмоциональная реактивность – проявляется в интенсивности реакций на эмоциогенные стимулы. Высокая реактивность выражается в высокой эмоциональной чувствительности и низкой эмоциональной выносливости.

Трехмерная модель темперамента Ганса Айзенка. Айзенк (1999) выделяет три измерения личности:

- 1) экстраверсия – интроверсия;
- 2) нейротизм – стабильность;
- 3) психотизм – сила “сверх-Я”.

Психотизм – это склонность к асоциальному поведению, вычурность, неадекватность эмоциональных реакций, высокая конфликтность.

Измерения темперамента по Айзенку определенным образом соотносятся с классическими типами темперамента (рис. 2).

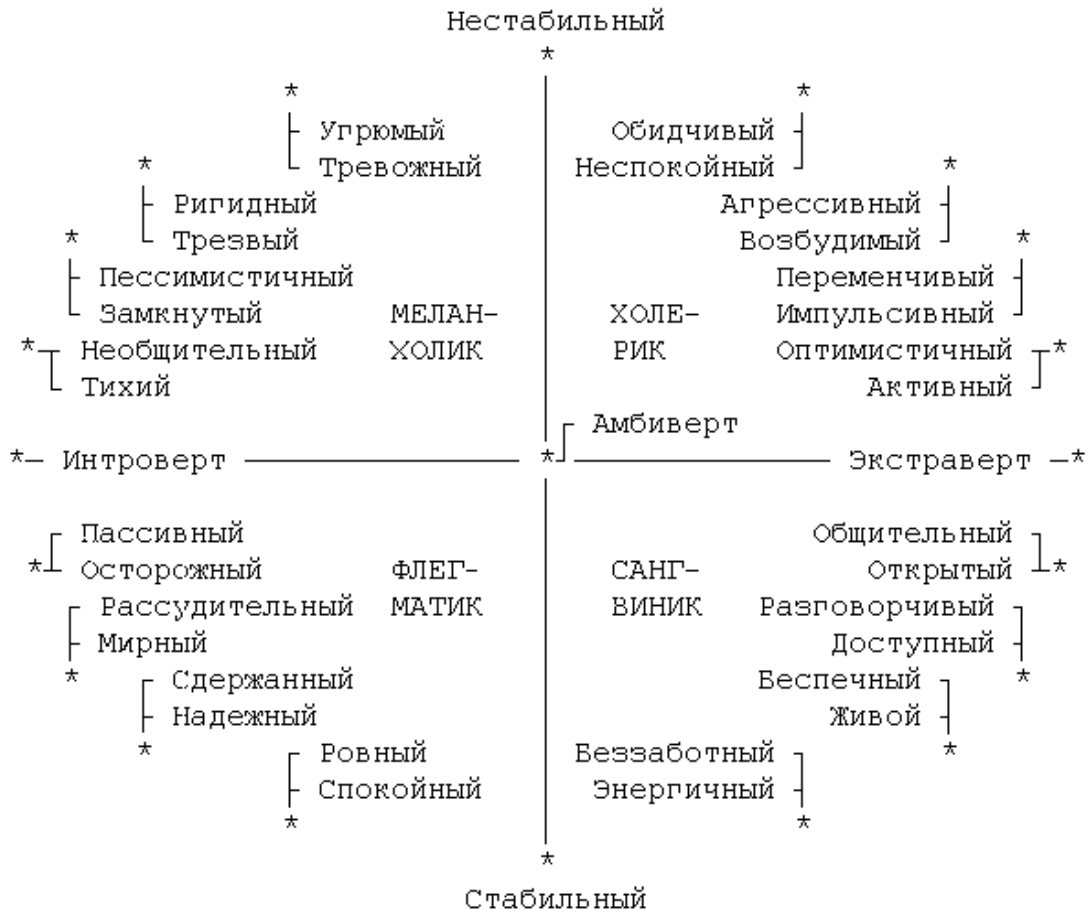


Рис.2. Соотношение измерений темперамента по Айзенку с классическими типами темперамента.

Факторы темперамента по Г.Айзенку независимы друг от друга, показатели по каждому из них имеют нормальное распределение. По крайней мере для экстраверсии и нейротизма положения теории Айзенка подтверждаются данными многих, в том числе и наших, исследований (рис.3). Видно, что большинство людей имеют показатели темперамента близкие к средним.

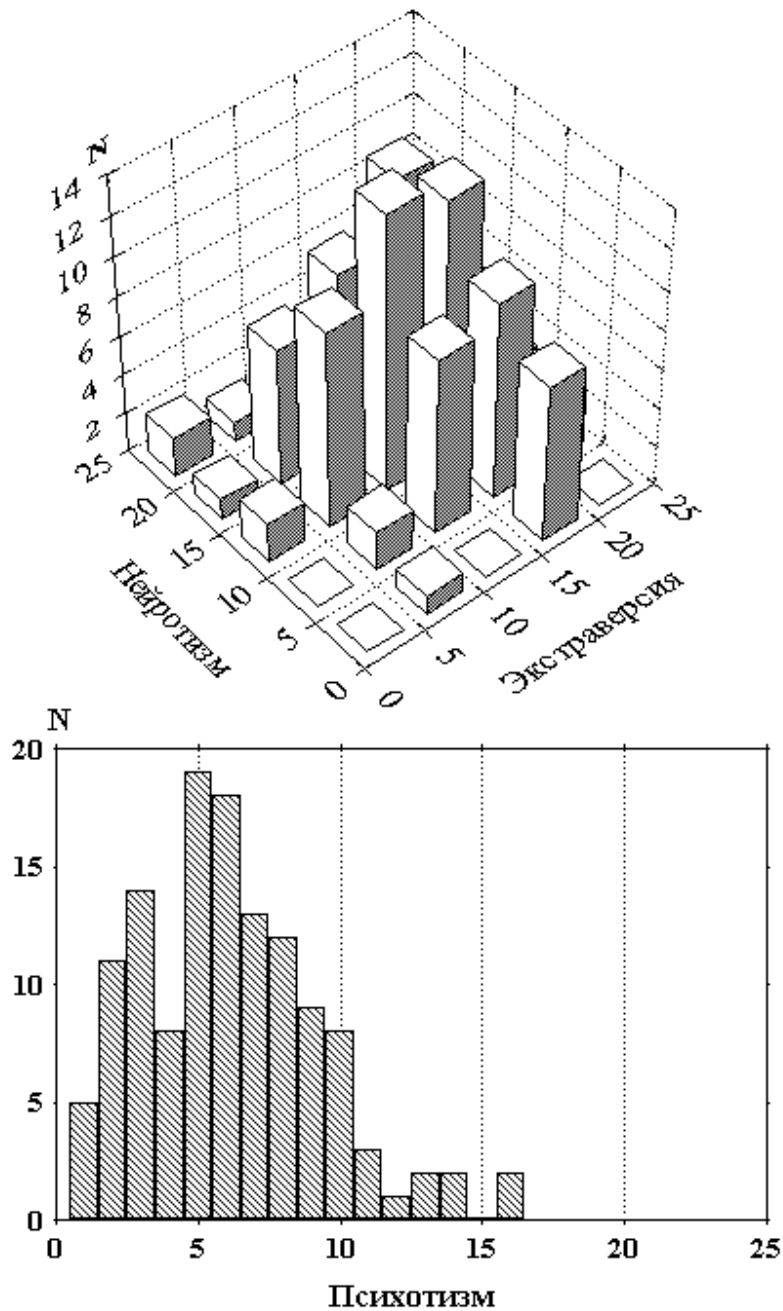


Рис.3. Распределение показателей нейротизма, экстраверсии (вверху) и психотизма (внизу) у 140 студентов по показателям опросника PEN Ганса и Сибиллы Айзенк.

Концепция В.Д.Небылицына. Близка к концепции Айзенка (Небылицын, 1976). За основные измерения темперамента приняты:

- 1) Общая активность – это внутренняя потребность индивида к эффективному освоению внешней действительности, самовыражению.
- 2) Эмоциональность – динамика возникновения и протекания эмоциональных реакций.

Четырехмерная модель темперамента В.М.Русалова. Русалов (1979) выделяет следующие измерения:

- 1) эргичность (выносливость);
- 2) пластичность (легкость переключения с одних поведенческих программ на другие – гибкость мышления, расторможенность в общении);
- 3) темп (быстрота исполнения той или иной программы поведения – высокая скорость рабочих операций, темпа речи);
- 4) эмоциональная чувствительность (беспокойство, ранимость, постоянное ощущение несовершенства результатов работы).

Резюмируя изложенные концепции, отметим, что основные факторы (измерения) темперамента близко воспроизводятся у разных авторов. Данный факт можно расценивать как аргумент в пользу реального существования факторов темперамента.

КОНСТИТУЦИЯ ЧЕЛОВЕКА И ПОВЕДЕНИЕ

Телесная конституция и психика.

В 1889 г. Чезаре Ломброзо опубликовал труд, в котором высказал предположение, что, есть люди, являющиеся прирожденными рецидивистами. Их внешние отличительные особенности: небольшой череп, скошенный лоб, мощные надбровные дуги, тяжелая нижняя челюсть, аномалии ушей (цит. по Мейли, 1975). Сейчас эта точка зрения является историческим курьезом, но в начале XX века немецкий психиатр Кречмер показал, что люди с разным телосложением обладают различным темпераментом и болеют разными психическими заболеваниями (Кречмер, 1972).

Исследователи выделяют следующие типы телосложения или его факторы (Стреляу, 1982):

Уолкер (1852)	умственный	двигательный	пищевой
Миллс (1917)	астенический	стенический	гиперстенический
Кречмер (1921)	астенический	атлетический	пикнический
Шелдон (1927)	экторморфия	мезоморфия	эндоморфия
Айзенк (1945)	лептоморфия	мезоморфия	эуриморфия

Определить принадлежность к тому или иному типу телосложения можно с помощью формулы, которую предложил Айзенк (Айзенк, 1999). Находится антропоморфный индекс:

$$\text{Индекс} = \frac{\text{Длина тела } 100\%}{\text{Поперечник грудной клетки} \times 6}$$

Если значения индекса расположены в пределах $100 \pm 5\%$ – данный субъект относится к атлетическому типу; более 105% – астенический тип; меньше 105% – пикнический тип.

Как уже отмечалось, по мнению Кречмера астеник умеренно проявляет некоторые черты, свойственные для больных шизофренией, атакетик – эпилепсией, пикник – маниакально-депрессивным психозом. В критической ситуа-

ции человек заболевает соответствующей патологией, т.к. “заболевание – это карикатура на нормальную личность”. Данные исследования были продолжены Уильямом Шелдоном, который рассчитал корреляции между телосложением и чертами личности (Шелдон, 1982). У. Шелдон описывает следующие факторы поведения, связанные с факторами телосложения.

1. Висцеротония (пикник, эндоморфия). Расслабленность в осанке и движениях, наслаждение едой, любовь к комфорту, компаниям, жажда любви и одобрение окружающих. Общительность и расслабленность под действием алкоголя. Малое развитие аналитического восприятия.

2. Соматотония (атлет, мезоморфия). Уверенность в осанке и движениях, потребность в физической нагрузке, любовь к приключениям, эмоциональная уравновешенность, черствость, агрессивность при опьянении, развитые пространственные способности, трудность в овладении языками, но хорошие способности к математике.

3. Церебротония (астеник, эктоморфия). Заторможенность действий. Скопированность в осанке, чрезмерная физиологическая чувствительность, скрытость чувств, социофобия (боязнь общественных контактов), устойчивость к действию алкоголя. Высокий словарный запас, развитой аналитической восприятия. Тревожность, подозрительность.

Первоначальные оценки коэффициентов корреляции, отражающих связь между телосложением и поведением, были очень высокими – 0,7-0,8. Однако оценки, рассчитанные в последние годы, гораздо ниже (Adams, Bolonchuk, 1985), а в некоторых работах найдены лишь единичные значимые корреляции (между эндоморфией и депрессией у женщин западной Европы) (Diehl, Paul, Daum, 1984). Тем не менее такие связи по всей видимости реально существуют, о чем говорят сформированные за столетия в общественном сознании стереотипы, связывающие телосложение и особенности поведения. Так, Христа представляют скорее астеником, а Будду – пикником.

Существует две основные гипотезы, объясняющие возможные связи между телосложением и темпераментом:

а) влиянием плейотропных (сцепленных) генов, которые помимо телосложения контролируют развитие эндокринной системы и мозга и определяют темперамент;

Влияние среды. Ребенок с выраженной мезоморфией рано осознает, что он сильнее других детей. В дальнейшем он позволяет себе быть более агрессивным, властолюбивым, общительным. Однако эта гипотеза не объясняет различия между астеником и пикником.

Гормональная конституция человека и поведение.

В связи с критикой предположения о тесной связи между телосложением и темпераментом, некоторые исследователи считают, что поведение предопределяется гормональным фактором, который лишь попутно проявляется в телосложении.

Так, показано, что содержанием мужских гормонов в крови во многом определяется поведение мужчин, начиная с раннего детства. Мальчики уже в первые года жизни агрессивнее, чем девочки. У взрослых мужчин проявление агрессии, стремление к доминированию и отрицательные эмоции положительно коррелируют с уровнем андрогенов в крови (Mazur, 1983). У женщин уровень агрессивности также коррелирует с уровнем данных гормонов, которые в небольших количествах всегда вырабатываются и женской эндокринной системой. Другие гормоны также влияют на поведение. Высокие показатели нейротизма связаны с повышенной активностью у данного человека парасимпатической системы (выделяет медиатор и гормон ацетилхолин). Экстраверсия связана с повышенной активацией симпатической системы (гормон адреналин). Однако, если искусственно вводить гормоны, то чем более живое существо высокоорганизовано, тем труднее получить ожидаемый результат.

Свойства центральной нервной системы (ЦНС) и поведение.

Еще с середины XVIII века стали появляться теории, согласно которым темперамент зависит от свойств ЦНС. Так, немецкий ученый Врикберг предположил, что люди с большим мозгом и толстыми нервами имеют темперамент холерика или сангвиника (цит. по Стреляу, 1975).

Наиболее подробно связь между свойствами ЦНС и темпераментом изучались Павловым и его учениками. Павлов считал, что темперамент определяется следующими свойствами процессов в ЦНС (Павлов, 1935):

- 1) силой нервных процессов – выносливостью, работоспособностью нейронов, что проявляется в хорошей выработке условных рефлексов;
- 2) уравновешенностью нервных процессов – равновесием процессов возбуждения и торможения, что обеспечивает быструю выработку условных рефлексы, как с положительным, так и с отрицательным подкреплением;
- 3) подвижностью нервных процессов – быстротой перехода возбуждения в торможение и наоборот, от пассивности к активности, легким образованием новых и торможением старых условных рефлексов.

Три свойства процессов в ЦНС складываются в четыре типа высшей нервной деятельности, определяющих тип темперамента (рис. 4).

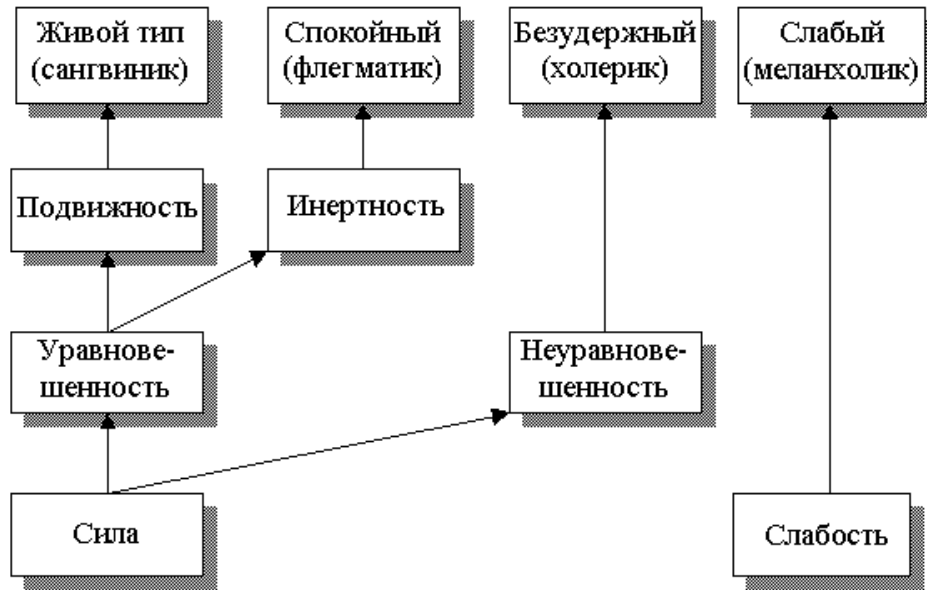


Рис.4. Природа типов темперамента по И.П.Павлову.

В дальнейшем данное направление развивали Б.М.Теплов и В.Д.Небылицын (Небылицын, 1966). Они применили факторный анализ к результатам опытов на животных и к исследованию людей. Результаты показали, что свойства ЦНС имеют иерархическое соподчинение, т.е. есть первичные и вторичные свойства.

1. Первичные свойства ЦНС:

- а) сила ЦНС;
- б) подвижность ЦНС;
- в) динамичность ЦНС (выделилась из силы нервных процессов по Павлову) – легкость генерации торможения и возбуждения при образовании условных рефлексов (“обучаемость”);
- г) лабильность ЦНС (выделилась из подвижности нервных процессов по Павлову) – скоростная характеристика ЦНС, определяет скорость возникновения и прекращения одного цикла возбуждения, смену его другим.

2. Вторичные свойства ЦНС. Уравновешенность нервных процессов разделилась на три свойства, которые характеризуют любое из первичных свойств:

- а) величина и индекс возбуждения;
- б) величина и индекс торможения;
- в) баланс возбуждения и торможения.

Эти семь свойств определяют выраженность двух факторов темперамента – общей активности и эмоциональности (рис.5).

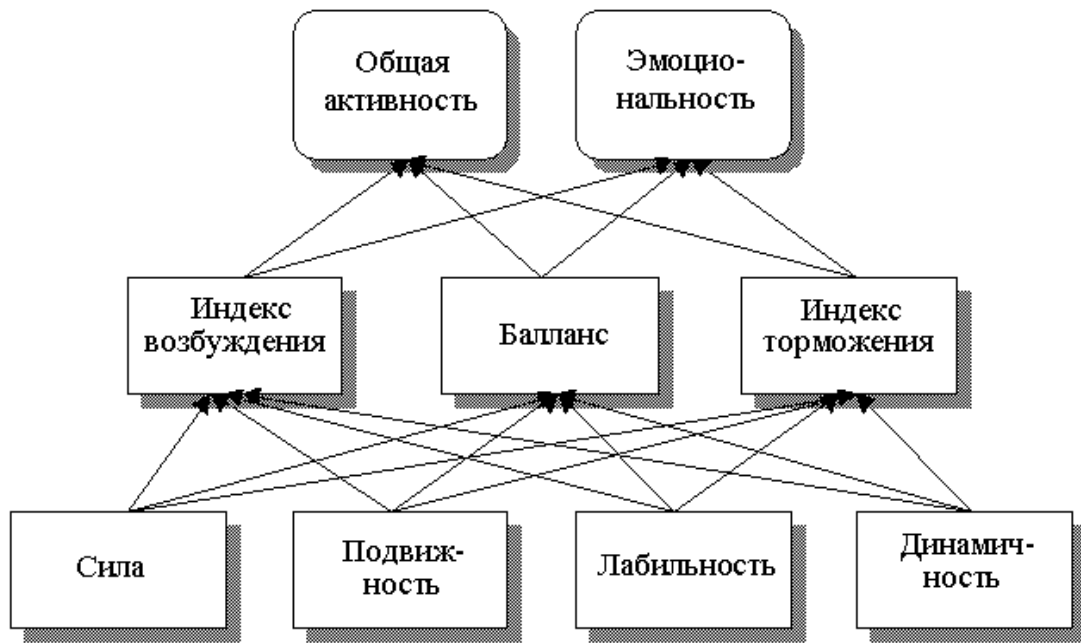


Рис.5. Иерархия свойств нервной системы и зависимость от них факторов темперамента по Б.М.Теплову и В.Д.Небылицыну.

Оценка свойств ЦНС: лабильность, динамизм, подвижность.

Для оценки свойств ЦНС человека нужно было разработать специальные методы – безопасные, не чрезмерно утомительные, не подверженные намерениям испытуемых. Эта задача была выполнена в лаборатории В.Д.Небылицына, где для оценки свойств ЦНС применялись следующие методы, основанные на регистрации произвольных реакций человека (Небылицын, 1966).

1. Оценка лабильности ЦНС:

а) измерение критической частоты слияния мельканий или звуковых щелчков;

б) определение навязывания ритма стимулов в диапазоне высоких частот (30-40 Гц) ЭЭГ;

в) измерение скорости восстановления световой чувствительности после “засвета” глаз ярким светом.

2. Оценка динамичности ЦНС:

а) по скорости выработки условного рефлекса (мигательный рефлекс на звук при подкреплении подачей струи воздуха на роговицу глаза);

б) оценка ориентировочной реакции по изменению сопротивления кожи или по ЭЭГ (чем больше первоначальная реакция и чем быстрее она затухает, тем выше динамичность).

3. Оценка подвижности ЦНС. Определяется по безошибочности воспроизведения двух одновременно предъявляемых ритмов. Испытуемый отвечает на каждый щелчок нажатием на ключ. Чем меньше ошибок он делает, тем больше подвижность.

Подвижность, лабильность, динамичность проявляются в пластичности поведения, которая является частью общей активности по Небылицыну. По Айзенку пластичные люди имеют высокие показатели экстраверсии, стабильности и низкие показатели психотизма. На содержательном уровне пластичность является одной из предпосылок к самоактуализации, творческому саморазвитию. Противоположным качеством пластичности является ригидность (Русалов, Калашников, 1988).

Оценка силы ЦНС.

Сила нервных процессов в ЦНС определяет способность адекватно реагировать на сильные и продолжительные раздражители. В опытах на животных И.П.Павлов определял силу нервных процессов по реакциям на неожиданные и устрашающие сигналы, по способности переносить высокие дозы кофеина без существенного изменения поведения. Очевидно, что для оценки свойств ЦНС у человека такие способы не пригодны. Прежде чем разработать методы, применимые для человека, Б.М.Теплов провел теоретический анализ силы ЦНС и оказалось, что противоположным полюсом силы ЦНС является не слабость, а чувствительность, т.е. также положительное качество. Отсюда силу ЦНС можно определить следующими способами.

1. По порогу восприятия и соотношению времени реакции на слабые и сильные раздражители. Люди с чувствительной ЦНС отличаются меньшими порогами восприятия и более быстрой реакцией на слабые раздражители;

2. По навязывание ритма раздражителя в диапазоне низких частот ЭЭГ (диапазон тэта-ритма). Чем выше степень навязывания, тем чувствительнее ЦНС (Небылицын, 1966);

3. По амплитуде вызванных потенциалов (ВП) на раздражители возрастающей силы. Испытуемые с чувствительной ЦНС переоценивают силу раздражения. Их ВП имеют большую амплитуду. Таких людей называют “аугменторами”. Люди с сильной ЦНС недооценивают раздражения, их ВП меньше Их называют “редьюсерами” (Dragutinovich, 1987).

4. По результатам выполнения теппинг-теста (выставление точек в максимально быстром темпе). У испытуемых с сильной ЦНС количество выставленных точек стабильно или даже возрастает на протяжении 20-30 с (Небылицын, 1966).

Проявление силы ЦНС в поведении и деятельности. Сильная и чувствительная ЦНС имеют свои преимущества и недостатки (Небылицын, 1976).

1. Чувствительная ЦНС быстрее утомляется. Но животные с такой нервной системой скорее обнаружат опасность, пищу, партнера. Человек с чувствительной нервной системой скорее поймет другого человека и будет понят им, т.к. у него лучше развита эмпатия.

2. Высокая чувствительность ЦНС обеспечивает лучшую активацию ретикулярной формации и лимбической системы. В итоге человек лучше обучается.

3. Монотонная работа лучше выполняется индивидом с чувствительной ЦНС. Его ретикулярная формация пропускает большие дозы сенсорного притока. В результате поддерживается интерес к работе при минимальной стимуляции.

4. В драматической ситуации преимущества в принятии правильного решения имеют люди с сильной нервной системой. Индивиды с чувствительной ЦНС впадают в состояние ступора, у них возникает запредельное торможение за счет переизбытка влияния со стороны ретикулярно-лимбического комплекса.

Т.о. для профессии оператора опасного производства, пожарного, спасателя, военного предпочтительнее сильная НС. Для рабочего на конвейере, корректора, реставратора предпочтительнее чувствительная НС. Наилучшие результаты в работе достигаются, когда в коллективе находятся люди с различной силой ЦНС.

Сила НС и поведенческие проявления субоптимальной активации. Некоторые субъекты отличаются крайне высокой силой ЦНС (Ellis, 1987). Их ретикулярная формация не пропускает сигналы с недостаточно новой и малоинтенсивной стимуляцией. Активность коры у них понижена – субоптимальная. Для достижения оптимума такие люди сознательно или бессознательно ищут новых, необычных, сильных ощущений, невзирая на неблагоприятные последствия. Эти люди имеют высокие оценки по шкале поиска ощущений опросника Цукермана. Для поведения таких людей характерно:

- 1) стремление к риску;
- 2) потребность в алкоголе и наркотиках;
- 3) обширные и беспорядочные сексуальные связи;
- 4) предпочтение рок-музыки другим видам музыки;
- 5) невосприимчивость к наказанию;
- 6) предпочтение физической и социально-активной жизни;

Для детей с крайне высокой силой ЦНС характерна гиперактивность, пониженная успеваемость при сохраненном интеллекте.

Таким образом чрезмерно высокая сила ЦНС предопределяет психотизм. Психотизм является предрасположенностью, но не фатальной, к психопатии и уголовным преступлениям, связанным с насилием.

НЕЙРОДИНАМИЧЕСКАЯ КОНСТИТУЦИЯ. ЕЕ ИНДИКАТОРЫ И РОЛЬ В ПОВЕДЕНИИ ЧЕЛОВЕКА

Частные и общие свойства ЦНС. Понятие о нейронных системах мозга и их роли в поведении.

Психодинамика человека связана с телосложением и гормональной конституцией, но эти связи не столь прочные и однозначные как представлялось ранее. Что касается свойств ЦНС, то по мере развития исследований также накапливались факты несовпадений между особенностями психодинамики и свойствами ЦНС, относящимися к разным анализаторам мозга (Небылицын, 1966). В связи с этим, свойства ЦНС, определяемые традиционными методами, предложено называть частными или парциальными. У человека по меньшей мере пять сенсорных систем, поэтому для описания индивидуальности человека потребовалось бы измерить примерно 100 частных свойств. Причем силу нервной системы можно было бы измерить по теппинг-тесту, по времени реакции на зрительный, слуховой стимул и т.д., и между результатами этих измерений могут быть противоречия.

Однако наряду с частными свойствами должны существовать и общие, т.е. свойства ЦНС в целом. В.Д.Небылицын (1976) считал, что это свойства лобных долей мозга. В настоящее время логичнее предположить, что это свойства мозга в целом. При этом мозг необходимо рассматривать не как однородную нейронную сеть и не как совокупность разных морфологических структур, но как совокупность нейронных систем, обладающих уникальной нейрохимической природой. Нейронные системы мозга складываются в нейродинамическую конституцию.

Взаимодействие нейронных систем должно окрашивать все поведение человека, влиять на обучение, опосредовать поощрение и наказание, определять конкретный стиль деятельности. Для того, чтобы отдельная нейронная система оказывала влияние на общий информационный процессинг мозга, она должна удовлетворять следующим требованиям, в том числе, сформулированным для нейронных систем, контролирующих обучение (Жадин, 1986):

- 1) нейронная система должна контролировать синаптические связи корково-корковых нейронов, оказывать длительное влияние на их эффективность;
- 2) для контроля многообразных корковых связей нейронная система должна давать окончания, распределенные по всей коре головного мозга;
- 3) корковая клетка должна отличать возбуждение, приходящее по этой системе, от возбуждения или торможения, вызываемого другими клетками коры или другими структурами мозга, для чего химическая природа синапсов обсуждаемой системы, по крайней мере в ее конечном корковом звене, по-видимому должна отличаться от химической природы других соединений головного мозга;
- 4) системы, связанные с поощрением и наказанием должны оказывать диаметрально противоположное влияние на корковые синапсы и их внутрикорковые окончания должны быть представлены химически разными синапсами;
- 5) должны существовать пространственные особенности в распределении

в коре синапсов анализируемых систем, допускающие сравнительно быстрое взаимодействие разных по природе синапсов, модулирующих и модулируемых.

Данным условиям отвечают моноаминергические системы, берущие начало в относительно локальных структурах ствола головного мозга. Синапсы с такой химической природой не встречаются среди корково-корковых синапсов. Окончания аксонов аминергических клеток образуют особые варикозные расширения, представляющие собой фактически пресинапсы без постсинаптической части. Их медиаторы свободно выбрасываются в межклеточное пространство, получая свободный доступ ко всем корковым синапсам.

Т.о. можно предположить, что конкретные факторы темперамента контролируются широко разветвленными нейронными системами, использующими разные медиаторы. Это прежде всего дофаминергические (ДА), норадренергические (НА) и серотонинергические (СТ) системы, обладающие способностью модулировать самые разные виды поведения.

Структура и функция ДА-системы.

Основная часть ДА-нейронов ЦНС расположена в черной субстанции среднего мозга и в вентральном тегментуме (мезолимбическая система), прилегающем к ней. Область вентрального тегментума и черной субстанции (ВТ/ЧС) среднего мозга оказывает сложные модулирующие влияния на уровень функциональной активности нейронов коры и еще по крайней мере 30 областей головного мозга посредством как синаптических, так и несинаптических межнейронных связей (Горбачевская, 1985). Основными мишенями проекций ДА-нейронов среднего мозга являются стриатум, скорлупа, лимбические структуры переднего мозга и кора больших полушарий.

ДА-клетки принято идентифицировать по многофазной форме, большой длительности (2-4 мс) и низкой частоте (менее 10 Гц), внеклеточно отводимых потенциалов действия (Steinfels et al., 1983). ДА – нейроны тормозятся ГАМК и дофамином, а активируются глицином и глутаматом. Эндогенные и экзогенные опиоиды также активируют ДА-клетки. Считают, что возбуждение опиатных рецепторов вызывает пресинаптическое торможение тормозного входа ДА-нейронов и таким путем усиливает их активность. Таким образом, область ВТ/ЧС может являться местом происхождения поведенческих изменений, вызываемых введением центрально действующих опитатов (Morelli et al., 1989).

ДА-нейроны, действуя через синапсы и, что очень важно, несинаптически (выбрасывая медиатор в межклеточное пространство), оказывают исключительно сложное влияние на клетки-мишени. В низких концентрациях ДА вызывает деполяризацию и учащение разрядов нейронов, в высоких – ингибирует фоновую активность. Эти эффекты связывают с активацией D₂- и D₁-рецепторов клеток-мишеней, соответственно (Akaike et al., 1987). В целом же воздействие ДА на нейроны уникально в том плане, что оно не просто формирует возбуждение или торможение в нейронах, а создает особые условия для избирательных реакций на определенные стимулы. Механизм такого влияния - увеличение соотношения сигнал/шум в нервных

клетках за счет подавления их фоновой импульсной активности без снижения вызванных реакций (Bloom, 1988).

Традиционно ДА-систему связывали с организацией двигательных актов. Действительно, многочисленные факты указывают на данную функцию ВТ/ЧС. Так, в результате экспериментов, проведенных на крысах показано, что выполнение животными пищедобывательных рефлексов сопровождалось изменением характера активности более половины ДА-нейронов медиальной части черной субстанции и вентрального тегментума. Авторы делают вывод, что ДА-нейроны среднего мозга вовлечены в специфические механизмы, активируемые во время реализации двигательного условнорефлекторного поведения (Miller et al., 1981).

В ряде исследований для сравнительной оценки той роли, которую играет целый ряд структур мозга в запуске произвольных движений использовали записи потенциала готовности (ПГ), который отражает суммарную активность неокортекса или субкортикальной структуры перед запуском движения. В области ВТ/ЧС потенциал готовности развивался за 0,5 с до движения и отличался наибольшей амплитудой по сравнению со всеми исследованными структурами мозга. Считают, что здесь находится один из наиболее важных независимых генераторов запуска движения, а ВТ/ЧС играет приоритетную роль в программировании самоиницируемого (т.е. запущенного по собственной команде) движения (Bauer, Rebert, 1990).

Таким образом, ДА-система мозга, включающая nigростриатную и мезолимбическую системы, участвует в инициации и реализации произвольного движения. Каждая из этих систем связана с контролем разных механизмов двигательной программы: nigростриатная с инициацией перестройки позы и движения, а мезолимбическая – со степенью выраженности их проявления. Совместное участие этих двух систем является критически необходимым для инициации и регуляции перестройки позы и произвольного движения (Шаповалова, 1985).

Многочисленные исследования свидетельствуют об участии ДА-системы в организации мотивационного поведения. Известно, что структуры области ВТ/ЧС, могут служить источником реакции самостимуляции. Самый четкий результат наблюдался при раздражении компактной области черной субстанции, начального отрезка nigростриатного пути, а также медиального пучка переднего мозга (Miliaressis et al., 1991). Таким образом, самостимуляция мозга зависит от ДА-системы, а черная субстанция и вентральный тегментум относятся к числу мозговых структур системы вознаграждения.

В пользу данного предположения свидетельствуют результаты исследований экстраклеточной активности ДА-нейронов компактной области черной субстанции обезьян при выполнении задачи отсроченного пространственного чередования. Из всей популяции зарегистрированных ДА-нейронов более чем у половины наблюдается фазический ответ на подачу подкрепления. В результате проведенных исследований было выдвинуто предположение, что ДА-нейроны отвечают на привлекающие внимание и

мотивационные стимулы, определяющие выполнение задачи (Ljunberg et al., 1991). Кроме того, считается, что ДА-нейроны ответственны за усиление мотивационных посылок, опосредуя таким образом влияния биологически значимых (подкрепляющих) стимулов на обучение. Предшествующее мотивационное обучение у тренированных животных может влиять на поведение в течение некоторого времени даже при нарушенной функции ДА-нейронов. Однако при длительном тестировании в отсутствие нормального функционирования ДА-нейронов мотивационные стимулы, ставшие ранее условнорефлекторными, перестают влиять на поведение. Таким образом, на основании этих наблюдений и последних физиологических, анатомических и биохимических исследований ДА-систем приходят к выводу, что биологический субстрат мотивационного поведения опосредован системой ДА-нейронов (Schultz, 1999).

Участие ДА-системы животных в реализации агрессивного поведения показано в исследованиях, в которых сравнивали ее функциональную активность у серых крыс, селективированных из дикой популяции на снижение агрессивной реакции в отношении человека, с линией, отобранной на выраженную агрессивность. В результате было обнаружено, что уровень ДА в стриатуме, его обмен в мезолимбической системе, а также плотность и чувствительность D₂ рецепторов могут служить важными критериями агрессивности животных. Линия, селективированная на ручное поведение, характеризовалась достоверно более низким уровнем ДА в стриатуме и прилежащем ядре, а также более высокой чувствительностью постсинаптических D₂ рецепторов в мезолимбической системе по сравнению с таковым у агрессивных крыс (Nikulina et al., 1992).

В исследовании влияния стимуляции компактной области черной субстанции кошек на поведение скрытного нападения на крыс с кусанием показана также и возможность тормозной роли ДА-системы в агрессивном поведении. Обычно не свойственное кошкам агрессивное поведение вызывалось стимуляцией латерального гипоталамуса. Одновременная стимуляция черной субстанции в этих условиях вызывала исчезновение реакции нападения (Piazza et al., 1987). При исследовании содержания ДА и его метаболитов в септуме на фоне выработанной реакции межвидовой агрессии установлено, что реализация акта межвидовой агрессии сопровождается снижением выделения ДА из синаптических окончаний в перегородке. Таким образом, роль ДА в контроле проявления агрессивного поведения зависит от того, какая именно структура мозга стимулируется для запуска поведенческого акта агрессии, а также от конкретного вида агрессивного поведения и может быть не только активирующей, но и тормозной (Гайнетдинов и соавт., 1992).

Имеются многочисленные свидетельства участия ДА-системы в механизмах памяти. Показано, что данная ВТ/ЧС вместе с другими глубинными образованиями мозга осуществляет отбор сенсорной информации, ее сличение с энграммами, хранящимися в аппарате памяти, и их интеграцию

для программирования поведения животных в условиях нестационарной среды (Ходжаянц и соавт., 1987).

Исследуемая область также принимает участие в контроле других высших функций мозга. Разрушение ВТ/ЧС приводит к снижению уровня исследовательской активности у крыс, нарушается зоосоциальное, в частности родительское поведение, повышается спонтанная активность (Stinus et al., 1979). Снижение концентрации ДА в префронтальной коре (где ДА выделяется из окончаний аксонов области ВТ/ЧС) вызывает затруднения в решении пространственных задач, когнитивных процессах подготовки поведенческих актов у обезьян (Brozovski et al., 1979).

С нарушениями ДА-системы связывают развитие патологических состояний, прежде всего – шизофрении, паркинсонизма и депрессии (Оленев, 1987). При этом с поражением нейронов черной субстанции у человека связывают болезнь Паркинсона, а с нейронами вентрального тегмента – различные виды наркоманий и, предположительно, шизофрению и депрессивные психозы (Simon, 1988). Предполагается, что развитие паркинсонизма и шизофрении может быть связано с нарушениями баланса активности ДА- и глутаминергической систем. При этом активация ДА-системы и ослабление глутаминергической системы улучшают двигательные функции, но вызывают развитие психотических состояний; а ослабление активности ДА-системы и активация глутаминергической системы оказывают обратное действие (Sherman et al., 1991). Эксперименты на животных показывают, что повышенная активность ДА-системы (или чрезмерная чувствительность ДА-рецепторов) приводит к нарушению поступления сенсорной информации в мозг. Предполагают, что это и является конкретным когнитивным механизмом шизофрении (Mansbach et al., 1988).

Структура и функция НА-системы.

Известно, что большинство областей головного мозга, в том числе кора больших полушарий, вовлечены в детальную обработку специфической информации. В неокортексе для этого существует система модулей-колонок с четко локализованными по характеру информации входами и выходами. Однако наряду со структурами, основанными на таком принципе функционирования, есть системы, выполняющие общие регуляторные функции. Одной из них является НА-система, берущая начало главным образом в области голубого пятна (ГП) (Эделман, Маункасл, 1981).

ГП расположено билатерально в дорсолатеральной тегментальной области ствола на границе между мостом и средним мозгом. НА-нейроны, составляющие его основную часть, у кошки лежат диффузно. В ядре находится очень небольшое число нервных клеток – по разным оценкам от 13.000 до 54.000 у человека (в расчете на одну - левую или правую сторону мозга). Клетки имеют малый или средний размеры и исключительно разветвленные аксоны (Foote, Morrison, 1987; Nistico, Nappu, 1993). Каудальная часть ГП дает нисходящие проекции к альфа-мотонейронам спинного мозга. Ростральная –

образует восходящие проекции, в том числе к неокортексу (Оленев, 1987; Лиманский, 1987; Семенютин, Майский, 1989).

НА-волокна входят во фронтальный регион коры и затем образуют “лист” или “паутину” волокон, следующих внутри всех областей коры в rostrocaudальном направлении с промежутками в 30-40 мкм. Плотнее всего иннервированы: моторная кора, теменная область и регионы зрительной коры, вовлеченные в пространственный анализ и зрительномоторные функции (Эдельман, Маункасл, 1981; Foote, Morrison, 1987). НА терминали – тонкие, редко образуют типичные синаптические контакты. Имеются варикозные расширения по ходу волокон, диффузно выделяющие НА во внеклеточное пространство коры (Seguela P. et al., 1990).

Кроме НА, нейроны ГП содержат энкефалины и ряд других медиаторов и модуляторов (ко-трансммиттеры) пептидной и аминокислотной природы. По некоторым данным в ГП могут также локализоваться нервные клетки, содержащие дофамин (Оленев, 1987; Лиманский, 1987, 1990).

Как уже отмечалось выше, ГП исключительно широко проецируется на весь головной и спинной мозг. Входы ГП получает от тех же областей, которые иннервирует. Благодаря такой стратегической позиции в мозговом стволе ГП представляет критически важный центр, где входы от периферии различной природы обрабатываются, объединяются и исключительно широко распределяются, воздействуя на аффективные и когнитивные регионы (Nistico, Nappu, 1993), на нейроны других аминергических систем ствола головного мозга (Оленев, 1987; Лиманский, 1990).

НА-нейроны ГП обладают спонтанной фоновой импульсной активностью (ФИА) даже при отсутствии к ним сенсорного притока, т.е. свойствами пейсмекера. В зависимости от уровня бодрствования частота ФИА колеблется от 0,2 до 6,0 Гц. При настороженности появляются короткие пачечные разряды. Во время медленного сна их активность снижается и полностью исчезает в стадии парадоксального сна (Foote, Morrison, 1987; Лиманский, 1987, 1990; Nistico, Nappu, 1993).

Активность НА-клеток определяется активацией мозаики рецепторов на их соме и дендритах, среди которых основную роль играют альфа-1- и альфа-2-адренорецепторы, ацетилхолиновые и опиоидные рецепторы. Ацетилхолиновые рецепторы активируют НА-клетки, а альфа-2-адренорецепторы и опиоидные рецепторы – угнетают их (Nistico, Nappu, 1993).

Как и другие аминергические нейроны, НА-клетки имеют продолжительные (2-3 мс), позитивные потенциалы действия сложной формы (Лиманский, 1990; Foote, Morrison, 1987), что позволяет их идентифицировать.

Электрическая или химическая (блокадой альфа-2-адренорецепторов или активацией холинергических рецепторов) стимуляция НА-клеток ГП приводит к десинхронизации электроэнцефалограммы (ЭЭГ) и поведенческому возбуждению (Berridge et al., 1993; Nistico, Nappu, 1993). Такой результат кажется неожиданным, т.к. аппликация НА вызывает прямое торможение клеток-мишеней в результате их гиперполяризации (Segal, 1985) или тормозит

их опосредованно через ГАМК-ергические интернейроны (Li Bao-Ming et al., 1992). Считают, что поведенческое возбуждение и десинхронизацию ЭЭГ вызывается усилением реакций на афферентные стимулы. Афферентный приток может становиться более эффективным по двум причинам:

- 1) благодаря пресинаптическому действию НА, облегчающему проведение импульсов в аксонных терминалях, а также за счет угнетения постсинаптического гиперполяризующего тока ионов калия (Segal, 1985);
- 2) благодаря большему подавлению ФИА, чем вызванной импульсной активности (ВИА) клеток-мишеней, что приводит к усилению реакций по отношению к фону, т.е. увеличению соотношения “сигнал-шум” (Foote, Morrison, 1987; Nistico, Nappu, 1993).

Таким образом, эффекты воздействия НА-клеток ГП на клетки-мишени сложнее, чем простое возбуждение или торможение.

Нейроны ГП оказывают постоянное тоническое влияние на структуры переднего мозга. Их импульсная активность непрерывно варьирует, опережая на сотни миллисекунд последующие изменения ЭЭГ (Foote, Morrison, 1987; Berridge et al., 1993).

Особенно значительны влияния ГП при переходе от сна к бодрствованию. Так, стимуляция ГП приводит к немедленному пробуждению, а торможение при действии агонистов альфа-2-адренорецепторов вызывает быстрое засыпание (Nistico, Nappu, 1993). Холодовое выключение передней части ГП вызывает быстрый переход сперва к медленноволновому, а затем и к парадоксальному сну (Cespuoglio et al., 1982). Разрушение же нисходящих путей ГП или его медиокаудальных отделов приводит к снятию мышечной атонии во время парадоксального сна, а также к появлению стереотипных поведенческих реакций, соответствующим таковым во время бодрствования (грумминг, агрессивные и ориентировочные реакции) (Sastre, Jouvet, 1979).

Нейроны ГП чувствительны к различным периферическим раздражениям (свет, звук, прикосновения) и в особой степени к виду пищи и предъявлению стимулов, обладающих новизной (Лиманский, 1987). Новый слуховой сигнал приводит к активации нейронов ГП, что является необходимым условием возникновения потенциала P300, тесно связанного с процессами внимания и восприятия релевантной информации (Swick et al., 1994). Эффективными стимулами для активации нейронов ГП являются также условные сигналы (запускающие поведенческую реакцию или предсказывающие подкрепление) и аверсивные стимулы, такие как уколы, дутьё струёй воздуха в лицо, демонстрация угрожающей позы (Grant, Redmont, 1984; Aston-Jones et al., 1994).

Реактивность НА клеток нейронов ГП к указанным стимулам, а также интегративные возможности данной структуры позволяют ей играть важную роль в формировании эмоциональных состояний. Стимуляция ГП электрическим током у кошек вызывает тревогу и страх (Nistico, Nappu, 1993).

С НА-системой связывают развитие эмоциональных состояний тоски и “социальных эмоций” при разлучении (Лиманский, 1987; Букзайн, 1994).

Помимо регуляции эмоциональных состояний ГП участвует в регуляции таких высших функций мозга как обучение, память (фиксирует прежде всего эмоционально-отрицательную информацию), формировании оборонительного поведения в ответ на аверсивную стимуляцию и внешнюю угрозу. Считают также, что ГП преобразует специфическую информацию о значимости контекста в общее возбуждение, усиливающее способность к быстрой переработке информации (Ogren et al., 1980; Громова, 1984; Sara, 1985; Лиманский, 1987; Levin et al., 1990).

Многочисленные исследования указывают на важную роль НА-системы в регуляции стресса. Указывают, что в норме активация нейронов ГП прежде всего связана со стрессорными факторами, действие которых на длительное время увеличивает импульсацию НА-клеток почти в два раза (Abercrombie, Jacobs, 1987). Рост импульсации клеток увеличивает выделение НА в структурах-мишенях, что обеспечивает переход организма в состояние поисковой активности. Считают, что поисковая активность повышает сопротивляемость организма к стрессорным воздействиям (Ротенберг, 1986). Чрезмерная же активация НА-нейронов предупреждается выделением эндогенных опиоидов из аксонных терминалей в ГП, берущих начало в области аркуатного ядра гипоталамуса. Реципрокные связи между ГП и аркуатным ядром поддерживают гомеостаз головного мозга в период стресса (Strahlendorf et al., 1980; Abercrombie, Jacobs, 1988).

В то же время недостаточная активность НА-клеток является вероятной причиной депрессии, развивающейся вслед за стрессом при переходе его в дистресс. Так, у крыс в состоянии депрессии (неактивны в течение нескольких недель после воздействия стресса) значительно понижена ФИА и вызванная импульсная активность (ВИА) нейронов ГП (Murase et al., 1987, 1988). Считают, что помимо известных депрессий, связанных с низким содержанием серотонина, имеется тип депрессий, обусловленный недостаточной активностью НА-системы (Sachar, Baron, 1979).

Таким образом, одним из критических компонентов нормального функционального состояния центральной нервной системы является оптимальный (не слишком низкий или высокий) уровень активации клеток ГП. Чрезмерная их импульсация ведёт к приступам паники, пониженная – к депрессии, общей подавленности (Лиманский, 1987).

На важность нормального функционирования системы ГП указывает развитие при потере НА-нейронов не только депрессии, но и других патологических синдромов. Так, при резком снижении количества нервных клеток ГП у человека наблюдается ускоренное старение, сопровождающееся падением когнитивных функций. Разрушение ГП у животных приводит к киндлингу (раскачке) эпилептического припадка, в то время как стимуляция ГП электрическим током ограничивает судорожную активность. Имеются также данные, что нарушение функционирования ГП, иннервирующего не

только нервные структуры, но и сосуды головного мозга, лежат в основе приступов мигрени (Nistico, Nappu, 1993).

Все вышеизложенное позволяет заключить, что НА-система ГП является критически важным центром, регулирующим функции головного мозга, запускающим и переключающим различные поведенческие состояния.

Структура и функция СТ-системы.

СТ-система берет начало от скоплений нейронов, лежащих в наиболее медиальных отделах продолговатого мозга, моста (задний комплекс) и среднего мозга (передний комплекс). Наибольший интерес представляют нейроны переднего комплекса, т.к. они связаны в основном со структурами среднего, промежуточного и переднего мозга и, следовательно, участвуют в контроле высших поведенческих функций. Мезэнцефалический комплекс включает в себя нейронные группы, расположенные в дорсальном, центральном и медиальном ядрах шва (ЯШ). Кроме СТ-нейронов (примерно 85% от общего числа) в ядрах имеются и собственные ГАМК-ергические клетки, нейроны содержащие ацетилхолин, субстанцию Р, энкефалины. СТ-нейроны также могут содержать различные сомедиаторы (пептиды, гормоны и т.д.) (Лиманский 1987).

Нейроны СТ-системы посылают огромное количество эфферентных волокон к различным ядрам ствола мозга. Аксоны нейронов ЯШ оканчиваются в ядрах ретикулярной формации (РФ) среднего мозга, черной субстанции и в самих ядрах шва. Восходящие системы СТ-волокон иннервируют верхние и нижние бугорки четверохолмия, перивентрикулярное серое вещество среднего мозга, гипоталамус, гиппокамп, септальную область, стриатум, миндалевидное тело, другие ядра переднего мозга и кору. Основная часть иннервации неокортекса возникает из дорсального и медиального ядер шва, причем её плотность выше, чем у НА-системы. Вся неокортикальная мантия пронизана этими тонкими, извилистыми волокнами с варикозными расширениями, распределенными у крыс почти равномерно во всех слоях и зонах коры, у обезьян – с преобладанием в сенсорных зонах и слоях I и IV (Foote, Morrison, 1987, Levis, 1990). У обезьян плотность корковой СТ-иннервации выше там, где меньше элементов НА-системы (например в слоях звездчатых, но не пирамидных клеток), т.е. эти системы являются взаимодополняющими. Аксоны СТ-нейронов входят во фронтальные регионы коры, минуя таламус, а затем распространяются в ней параллельно поверхности в rostro-каудальном направлении. Примерно 38-50% волокон образует специализированные синапсы, которые расположены на дендритах и их шипиках. В любом случае плотность и распределение волокон таковы, что они могут иннервировать каждый нейрон неокортекса. (Попова, Науменко. Колпаков 1978; Лиманский 1987; Foote, Morrison, 1987; Seguela et al., 1989).

В ЯШ имеются нейроны, проецирующиеся в грудные сегменты спинного мозга, часть из которых образует дивергентные коллатерали в кору (Казаков и соавт., 1992). Таким образом, СТ-система – это высокодивергентная афферентная система с особыми функциональными свойствами (Seguela et al., 1989).

Афферентные связи ЯШ также обширны. Они получают входы от ретикулярной формации, центрального серого вещества, ядер гипоталамуса, латерального габенулярного ядра, префронтальной коры, ГП, черной субстанции, а также от ганглиозных клеток сетчатки (Лиманский, 1987; Оленев, 1987).

Как и нейроны других аминергических систем, СТ-клетки оказывают влияние на клетки-мишени, благодаря выделению нейромедиатора не только через классические синапсы, но и через варикозные расширения аксонных терминалей (Лиманский, 1990). В последнем случае СТ выбрасывается в межклеточное пространство, воздействуя сразу на большое число нейронов. Действие СТ осуществляется через постсинаптические рецепторы на дендритах и их шипиках у разных клеток и пресинаптические ауторецепторы. В ЦНС есть несколько типов рецепторов СТ. В наибольшем количестве участки связывания СТ выявляются в гиппокампе, стриатуме, гипоталамусе, коре больших полушарий (Hillegaart, 1991).

СТ-рецепторы не связаны непосредственно с ионными каналами, а ассоциированы с регуляторными G-белками, находящимися на внутренней стороне мембраны. Связывание серотонина с рецептором побуждает G-белки активировать фермент аденилатциклазу, что в свою очередь приводит к синтезу вторичного мессенджера – циклического АМФ. Циклический АМФ действует на многие процессы в клетке, в том числе на работу натрий-калиевой АТФ-азы. Благодаря такой разветвленной системе влияний, СТ способен не только изменять мембранный потенциал нейрона-мишени, но и модулировать действие других медиаторов (Попова, Науменко, Колпаков, 1978, Nuocho, 1989).

Ранее считали, что наиболее общее влияние СТ-проекции на кору мозга является тормозящим (Olpe, 1981). Действительно, электрическая стимуляция ядер шва вызывает четкое угнетение фоновой активности в областях, известных как получатели плотной СТ-иннервации (Foote, Morrison, 1987). Искусственное увеличение концентрации СТ в коре кролика значительно увеличивает амплитуду дельта-ритма и блокирует тэта-ритм, что также расценивается как отражение тормозных процессов (Мамедов, Игнатъев, 1982).

Однако в настоящее время доминирующими считают модуляционные эффекты (Foote, Morrison, 1987). Так, перфузия раствором, содержащим СТ, переживающих срезов цингулярной коры крысы уменьшает амплитуду синаптических ответов, вызванных возбуждающими аминокислотами. При этом снижается активность как пирамидных нейронов, так и тормозящих интернейронов (Tanaka, North, 1993). В опытах *in vivo* также показано, что ионофоретическая аппликация СТ на нейроны неокортекса крыс приводит к подавлению ответов на зрительные и соматосенсорные стимулы. В меньшей мере подавляется фоновая активность клеток. В то же время аппликация СТ на мотонейроны, комбинированная с нанесением возбуждающих аминокислот или электрической стимуляцией афферентных путей, приводит к стабильной деполяризации мотонейронов и усилению тонической импульсной активности. Таким образом, СТ в противоположность НА в большинстве регионов мозга ослабляет ответы нейронов, что можно интерпретировать как уменьшение соотношения сигнал/шум

в процессах переработки информации. В то же время он усиливает реакции в структурах мозга связанных с моторными функциями (Jacobs, Fornal, 1995).

СТ-нейроны обладают свойствами, сходными со свойствами других моноаминергических нейронов. Им присуща спонтанная пейсмейкероподобная ФИА. При нормальном бодрствовании животного частота разрядов составляет 0,5-6 Гц, длительность потенциала действия 2-3 мс (Лиманский, 1990; Jacobs, Fornal, 1995). Ауторитмичность разряда обусловлена свойствами мембраны клетки, каналы которой управляются ионными токами. При внутриклеточном отведении от СТ-нейронов дорсального ядра крыс выявили, что вслед за потенциалом действия развивается выраженная гиперполяризация. Гиперполяризация сменяется градуальной межспайковой деполяризацией, приводящей к генерации очередного спайка (Aghajanian, Vandermaelen 1982). Имеется механизм обратной связи, который ограничивает активность СТ-нейронов. Когда активность возрастает, СТ выделяется локально из дендритов или аксонных коллатералей и действует на соматодендритные СТ-ауторецепторы, вызывающие гиперполяризацию клетки и тормозящие ФИА. Этот механизм неактивен при низком уровне ФИА, но вступает в действие при возрастании её. Частота спонтанной ФИА меняется на протяжении цикла сон – бодрствование – поведенческое возбуждение. Во время медленноволнового сна активность минимальна, при спокойном бодрствовании частота ФИА в среднем около 3 Гц, при активном бодрствовании ФИА учащается до 4-5 Гц. В состоянии быстрого сна СТ-нейроны молчат (Jacobs, Fornal, 1995).

Частота ФИА некоторых СТ-нейронов увеличивается до 10-12 Гц только во время еды и груминга, сопровождающихся ритмическими движениями. Их активность повышена при увеличенном мышечном тоне тела, ходьбе, поглаживании головы и шеи. Предъявление простых слуховых или зрительных стимулов вызывает короткий импульсный ответ. Во время ориентировочной реакции, при исследовательском поведении, неритмических целевых и эпизодических движениях, сопровождаемых быстрыми движениями глаз, спонтанная ритмика СТ-нейронов тормозится. СТ-нейроны не реагируют на громкий шум, умеренную боль, стрессоры (продолжительный белый шум, ограничение подвижности, для кошек - вид собаки), висцеральные сигналы (Rasmussen, Strecker, Jacobs, 1986; Foote, Morrison, 1987; Jacobs, Fornal, 1995; Fornal et al., 1996). Большинство (65%) нейронов ядер шва у крысы активировались при акупунктурной стимуляции. Считают, что эти нейроны играют важную роль в механизме акупунктурной анальгезии (Toda, 1982).

Активность нейронов ДЯШ изменяется также при стимуляции некоторых центральных структур, действии ряда нейрохимических агентов и нейромедиаторов. В частности, обнаружено, что электрическая стимуляция медиальной ретикулярной формации моста вызывает 4-10 кратное усиление импульсной активности ДЯШ в промежутке 20-90 мс после стимуляции с последующим торможением. Галлюциноген ЛСД вызывает гиперполяризацию СТ-нейронов и блокирует их ФИА (Aghajanian, Vandermaelen, 1982), а никотин увеличивает выделение СТ из аксонных терминалей (Landvay et al., 1995).

Как уже отмечалось выше, активность СТ-нейронов коррелирует с общей двигательной активностью и уже вследствие этого может быть связана с тем или иным поведенческим состоянием. Так, именно этими свойствами СТ-нейронов объясняют снижение их активности во время медленноволнового сна и практически полное подавление во время парадоксального сна, сопровождающегося мышечной атонией (Jacobs, Fornal, 1995).

В то же время, большинство авторов считает, что активность СТ-нейронов может быть и специфически связана с поведенческими состояниями, играя важную роль в их развитии. Приводятся данные о выделении под влиянием СТ определенных гипногенных факторов, ответственных за формирование медленного сна, с одной стороны, и парадоксального – с другой. Показано также, что СТ оказывает прямое влияние на гипногенную бульбарную область ствола мозга, минуя гематоэнцефалический барьер (Puizillout et al., 1981; Jouvet, 1982). Активность СТ-системы при этом тесно связана с воздействием цикла светлого и темного периода суток: максимальное выделение СТ в различных отделах мозга отмечается в начале темновой и световой фаз (Wesemann et al., 1994).

Обобщая результаты различных исследований, ряд авторов приходят к выводу, что главная функция Ст-системы состоит в облегчении тонических и ритмических моторных выходов. С другой стороны, СТ-система тормозит сенсорный процессинг и координирует автономные и нейроэндокринные функции с моторным поведением. Так, во время спокойного бодрствования разряд СТ-нейронов медленный и ритмичный, что является проявлением эндогенной пейсмерной активности. В итоге создается устойчивое синаптическое выделение СТ, обеспечивающее тонический возбудительный драйв, модулирующий нейрональную активность моторной системы. Подавление обработки сенсорной информации, которая могла бы помешать организации движений, обеспечивается торможением клеток-мишеней (в коре и до неё) за счет уменьшения соотношения сигнал/шум в цепях переработки информации. Такое действие СТ-нейронов является обратным по отношению к действию НА-клеток. При определенных условиях (появление новых необычных стимулов) эта реакция реверсирует: СТ-система инактивируется, моторный выход угнетается, растормаживается сенсорный процессинг (Jacobs, 1991; Jacobs, Fornal, 1995; Fornal et al., 1996).

Роль СТ-нейронов в регуляции поведенческих состояний и сенсорного процессинга позволяет им контролировать высшие психические функции, реализацию различных поведенческих актов. Считают, что СТ-система участвует в формировании эмоционально обусловленных реакциях, процессах обучения и памяти (Лиманский, 1990).

Широко изучалась роль СТ-нейронов в регуляции реакций активного и пассивного избегания болевых раздражений, хотя полученные данные зачастую остаются противоречивыми. Обучение крыс как пассивному (в наклонной камере), так и активному (в челночной камере) избеганию сопровождается значительным увеличением содержания СТ во фронтальной коре. Авторы связы-

вают его с развитием стресса (Petkov, Stoyanova, Popova, 1989). Если выработку реакции пассивного избегания сопровождали активацией СТ-системы (вводили сертралин – блокатор обратного захвата СТ), то реакция избегания ослаблялась. Разрушение СТ-терминалей во фронтальной коре и гиппокампе (внутри-мозговой микроинъекцией 5,7-дигидрокситриптамина) наоборот - усиливало реакцию, увеличивая устойчивость её к латентному торможению (Лоскутова, Лукьяненко, Ильюченко, 1989; Лукьяненко, Лоскутова, Ильюченко, 1992). Выполненное аналогичным путем разрушение СТ-нейронов медиального ядра шва крысы или электролитическое разрушение комплекса ядер шва также вызывало облегчение выработки и воспроизведения условной реакции активного избегания, снижение исследовательского поведения (Громова, 1984; Томилова, 1992). Ключевым моментом, объясняющим вовлечение СТ-системы в реализацию исследованных поведенческих моделей, может являться подавление ею поведенческих актов, основанных на мотивации страха, при участии в этом процессе структур среднего мозга и гипоталамуса. Так, повышение содержания СТ около рецепторных участков в целом мозгу (при введении крысам налиаида) вызывает подавление самых разных поведенческих актов. Усиление же СТ-активности в среднем мозгу и гипоталамусе при введении кортикостероидов, влияло только на организацию поведения, связанного со страхом, облегчая угашение рефлекса активного избегания (Telegdy, Kovacs, 1979).

СТ-система играет также важную роль в процессах памяти и обучения при положительном – пищевом подкреплении. Так, разрушение ядер шва увеличивает число ошибочных реакций у крыс в лабиринте (Wenk et al., 1987), стирает различия между подкрепляемыми и неподкрепляемыми условнорефлекторными двигательными реакциями (Asin, Wirtshafter, Kent, 1979).

Считают, что в норме СТ-система активно участвует в формировании памятного следа, корректируя эффективность корково-корковых синапсов, предположительно ацетилхолиновых и ГАМК-содержащих (Жадин, 1984), а также ацетилхолиновых синапсов в гиппокампальных структурах (Gonzales-Burgos et al., 1995). Характер её участия определяется эмоциональным знаком подкрепляющего раздражителя. Поскольку разрушение ядер шва затрудняет обучение при пищевом подкреплении, но облегчает выработку условной реакции активного избегания, выдвинута концепция о ведущей роли СТ в формировании эмоционально положительного статуса. Участие СТ в консолидации следов памяти связывают с его способностью пролонгировать многократную циркуляцию возбуждения в нейронных системах, связанных с эмоционально-положительным восприятием информации и её фиксацией. Действие СТ при этом является реципрокным по отношению к действию НА (Громова, 1984).

Об участии СТ-системы в обучении и фиксации памятного следа может свидетельствовать также наличие корреляций между импульсной активностью СТ-нейронов ДЯШ и тэта-ритмом в коре и гиппокампе у крыс (Koksis, Vertes, 1992). Как известно, гиппокампальный тэта-ритм связывают с приемом информации мозгом и дополнительным информационным процессингом при консолидации энграммы памяти.

СТ-система активно участвует в организации самого сложного вида поведения – социального поведения. Наиболее явно проявляется роль СТ в контроле агрессивного поведения. Клинические симптомы истощения СТ-передачи у человека часто сопровождаются психическими нарушениями, выражающимися не только в повышении тревоги, но и в агрессивности, суицидных попытках (Soubrie, 1986; Лиманский, 1990). У животных (обычно использовали лабораторную модель убивания мышей крысами) было обнаружено, что разрушение ядер шва приводит к росту практически всех известных видов агрессии: агрессивности хищника; агрессивности, вызванной раздражительностью; внутривидовой агрессии самцов; агрессивности, вызванной изоляцией; агрессии, вызванной страхом; агрессии защиты территории; агрессии матери, защищающей потомство (Попова, Науменко, Колпаков, 1978). Повышенное содержание СТ оказывает ингибирующее действие на агрессивное поведение. Так, у ручных серебристо-черных лисиц (содержащихся на фермах) и серых крыс-пасюков, прошедших длительную селекцию на ручной тип поведения по отношению к человеку, в среднем мозгу выявлено значительное повышение активности триптофангидроксилазы – ключевого фермента биосинтеза серотонина по сравнению с дикими животными. Считают, что одним из генетических механизмов селекции на низкую агрессивность у одомашненных и ручных животных является изменение в генах, контролирующих биосинтез СТ (Попова, Науменко, Колпаков, 1978; Куликов, Жанаева, Попова, 1989).

Агрессивность снижается также при действии агонистов и блокаторов обратного захвата СТ (Mos, Olivier, 1990). В то же время снижение уровня СТ при применении специального пищевого рациона увеличивает агрессивность. Этот факт был установлен при кормлении обезьян пищей, содержащей пониженный уровень насыщенных жирных кислот и холестерина (Kaplan et al., 1993).

В экспериментах на крысах показано, что активность СТ-системы связана обратной зависимостью с выраженностью поведения доминирования. Изучали поведение доминирования подчинения в паре при соперничестве за воду. Введение доминантам препаратов, стимулирующих СТ-систему (триптофан или квиспазин), а подчиненным животным веществ, блокирующих синтез СТ (p-хлорфенилаланин) или блокирующих рецепторы (метерголин), приводило к изменению отношений доминирования-подчинения в паре на противоположные. Введение серотонинергических препаратов подчиненным крысам не изменяло отношений в паре. Крысы же с разрушениями ядер шва всегда доминировали при тестировании в паре с ложнооперированным контролем (Kostovski, Plevako, Bidzinski, 1984). Исследование влияния различных препаратов на иерархическое поведение обезьян выявило сходные, но более сложные эффекты. В этих случаях вещества, стимулирующие СТ-систему (ингибитор обмена СТ флюксетин, агонист СТ-рецепторов квиспазин, предшественник синтеза СТ триптофан), также в большей степени изменяли поведение доминирующих животных. Однако спектр изменений поведения был очень широк, – усиливались реакции приближения, груминга, отдыха и пищевого поведения, ослаблялись

локомоция, реакции избегания, настороженность и стремление к одиночеству (Raleigh et al., 1985). Другими авторами также отмечена повышенная коммуни- кабельность обезьян с высоким уровнем СТ в мозгу (Kaplan et al., 1993).

Установлено, что СТ-система (опосредованно через аденогипофиз) ока- зывает ингибирующее действие на половое поведение (Попова, Науменко, Кол- паков, 1978). Так, агонисты СТ не только снижают агрессивность, но и подав- ляют половое поведение. Однако места их приложения различны в отношении двух этих видов поведения (Mos, Olivier, 1990).

СТ-система тесно связана с этиологией многих психических заболеваний, а также вовлекается в реализацию воздействия соответствующих лечебных препаратов. Истощение СТ-ергической передачи, выявляемое по снижению концентрации 5-оксииндолилуксусной кислоты в спинномозговой жидкости, сопровождается психическими нарушениями, выражающимися не только в агрессивности и суицидных попытках, но и усилении чувства тревоги. Наибо- лее распространенные психические патологии, связанные с нарушениями функционирования СТ-системы – эндогенная депрессия и обсессивно-компуль- сивные расстройства (Попова, Науменко, Колпаков, 1978; Soubrie, 1986; Ли- манский, 1990; Jacobs, Fornal, 1995). Считают, что, по крайней мере, некоторые формы депрессии и обсессий могут быть обусловлены дефицитом СТ-переда- чи. Пациенты с данными патологиями обычно демонстрируют повторяющиеся стереотипные моторные акты. Вероятно, такое поведение может рассматри- ваться как своего рода самолечение, т.к. подобная двигательная активность ак- тивирует мозговую СТ-систему и стимулирует повышенное выделение СТ (Jacobs, Fornal, 1995).

Типичным лечением при эндогенной депрессии является применение ан- тидепрессантов и нейролептиков, стимулирующих обмен СТ и катехоламинов, например – 5-гидрокситриптофана. Эффективность подобных препаратов объ- ясняют наличием двух основных форм депрессии: с низким содержанием СТ и низким содержанием НА (Sachar, Baron, 1979). Имеются, правда, и предполо- жения, что эндогенная депрессия связана с СТ-ергической гиперактивностью при гипоактивной катехоламинергической регуляции (Amaral, 1989). Однако наиболее обоснованным выглядит в последнее время предположение, что и эн- догенная депрессия и другие виды психических патологий связаны с наруше- нием нормальной чувствительности постсинаптических рецепторов, а не с от- сутствием переносчиков в системе синаптической передачи (Feer, 1983). Была создана экспериментальная модель, состоящая в том, что крысам в течение первого месяца жизни вводили кломипрамин, в результате чего во взрослом возрасте у животных развивались поведенческие нарушения подобные эндо- генной депрессии человека. Оказалось, что у исследованных животных была пониженная чувствительность соматодендритных СТ-ауторецепторов. Это мо- жет приводить к разбалансу активности СТ-нейронов, лежащему в основе эн- догенной депрессии (Maudhuit, Hamon, Adrien, 1995).

Колебания содержания СТ может быть также причиной мигрени. Резкое повышение его содержания может запустить приступ классической мигрени,

связанной со спазмом сосудов мозга (СТ-обладает сосудосуживающими свойствами). Резкое снижение концентрации СТ в циркулирующей крови может приводить к головной боли, связанной с сильным расширением экстрацеребральных кровеносных сосудов (Brown, 1993).

Эмоциональность и нейронные системы.

Поскольку большинство теорий темперамента используют как основные измерения эмоциональность и активность, то удобнее рассмотреть их последовательно.

По мнению ученика Г. Айзенка Д. Грея (1993), темперамент отражает индивидуальные различия в предрасположенности к определенным видам эмоций и их общую интенсивность. Так, у сангвиника доминирует радость, оптимизм, у холерика – гнев, у меланхолика – грусть, у флегматика – все эмоции стерты. Грей считает, что все виды эмоций порождаются немногими нейронными системами. Так обстоит дело и со зрением: три зрительных пигмента соответствуют трем основным цветам, а в итоге человек воспринимает множество оттенков.

Итак, существует следующие три нейронные системы.

1. Система торможения поведения (СТП). Она включает в себя:

- а) гиппокамп, который сопоставляет встречающиеся явления с содержанием памяти, оценивает новизну;
- б) префронтальную кору, которая исполняет текущую двигательную программу;
- в) ядра шва и серотонинергические пути (СТ-система);
- г) голубое пятно и норадренергические пути (НА-система);

Данная система отвечает за восприятие пугающих аспектов действительности. В зависимости от баланса активности СТ- и НА-систем ее активация приводит к “застыванию”, прекращению действия, подчинению (преобладание СТ-системы), или, наоборот, к повышению поисковой активности, к доминированию (преобладание НА-системы). Активацию системы торможения поведения сопровождает тревожность. Содержание медиаторов должно быть вблизи некоторого оптимума. При недостатке СТ возникают фрустрация, агрессия и аутоагрессия. При недостатке НА – депрессия и апатия.

Избыток НА наблюдается иногда при недостаточной чувствительности к нему рецепторов нейронов-мишеней. Таких людей французский ученый Ре обнаружил среди азартных карточных игроков, считая, что они являются норадреналиновыми токсикоманами.

2. Система “борись-убегай” (СБУ). Она включает в себя:

- а) миндалевидное ядро (отвечает за проявления агрессии);
- б) латеральный гипоталамус (обеспечивает общую активацию);
- в) центральное серое вещество ствола мозга (отвечает за обезболивание);
- г) предположительно, ацетилхолинергическую систему и СТ-систему.

Система СБУ ответственна за реакции на безусловно агрессивные стимулы. Возникающие реакции, агрессия или бегство, связаны с эмоциями ярости и ужаса.

3. Система приближающего поведения (СТП). Она включает в себя:

- а) сенсорные и ассоциативные зоны коры;
- б) базальные ганглии;
- в) черную субстанцию и ядра вентрального тегментума с дофаминергическими путями (ДА-систему среднего мозга).

Вместе эти структуры образуют корково-подкорковую петлю положительной обратной связи. Система активизируется стимулами, связанными с поощрением или с пропуском наказания. В итоге возникает реверберация, поддерживающая поведение, направляемое на близость стимулу. Система лежит в основе состояний приятного предвосхищения, надежды. Ее активизируют обычные положительные сигналы, такие как пища, сексуально приемлемый представитель противоположного пола. С ней также связаны состояния эйфории, подъема при приеме наркотиков. В момент реализации награды выделяются также эндорфины.

Общая активность и нейронные системы.

Г.Айзенк (1999) выдвинул гипотезу, что различия между экстравертами и интровертами, которые проявляются в общей поведенческой активности, обусловлены уровнем активации коры мозга. У интровертов этот уровень выше. Пониженный уровень корковой активности экстравертов заставляет их искать общения, в то время как интроверты самодостаточны (главной ценностью считают свободу). Возможны две основные причины этих различий:

- 1) меньший приток сигналов в коре у экстравертов, их ретикулярная формация отражает малоинтенсивные и недостаточно новые сигналы;
- 2) по гипотезе Грея (Грей, 1993), уровень коркового возбуждения определяется отношением:

$$\frac{\text{Система торможения поведения}}{\text{Система приближающего поведения}}$$

При этом Грей отмечает, что при прочих равных условиях отрицательные стимулы действуют сильнее положительных стимулов. Интроверты более чувствительны к отрицательным стимулам, т.к. у них больше развита система торможения поведения. В жизни всегда есть не только положительные, но и отрицательные моменты. В результате интроверты постоянно находятся на более высоком уровне возбуждения. Исследования ВП это подтверждают: в ситуациях проигрыша ВП был выше у интровертов, а в ситуации выигрыша – у экстравертов.

Индикаторы нейродинамической конституции человека. Особенности паттерна ЭЭГ.

Оценить нейродинамику человека можно с помощью биохимических методов, но активность мозговых медиаторов неоднозначно отражена в жидкостях организма, т.к. они могут синтезироваться в разных тканях тела. В то же время нейродинамика, по-видимому, проявляется в рисунке биопотенциалов. Так, показано, что введение препаратов, усиливающих обмен НА, активизирует бета-ритм, а активирующих ДА-систему – гамма-ритм ЭЭГ. Активация СТ-системы усиливает тэта- и дельта-ритмы. В связи с этим отношение выраженности низкочастотных ритмов ЭЭГ к высокочастотным может служить индикатором нейродинамики.

Видимо, с данными закономерностями связан тот факт, что всех людей по паттерну спектра ЭЭГ можно разделить на три группы (Василевский, Сороко, Зингерман, 1988):

I. Низкая амплитуда тэта- и дельта-ритмов, высокоамплитудный альфа-ритм. Такой паттерн ЭЭГ примерно у 50% населения. Для этой группы характерна хорошая совместимость, умение переносить стресс, эмоциональная стабильность, низкий нейротизм. Однако считается, что большинство людей этой группы имеют невысокие творческие способности.

II. Высокая амплитуда тэта- и дельта-ритмов, низкая – альфа-ритма. Примерно 25% населения принадлежит к данной группе. Для них характерна низкая адаптивность, высокий нейротизм. У таких субъектов постоянно доминирует система торможения поведения. В итоге они вынуждены постоянно прибегать к волевым усилиям, что увеличивает “цену” адаптации, поэтому такие индивиды чаще болеют невротизмом. Нужно, однако, отметить, что именно к этой группе принадлежит большая часть людей, имеющих высокие творческие способности.

III. Альфа-ритм на уровне тэта и дельта-ритмов. Люди с подобным типом ЭЭГ занимают промежуточное положение между субъектами первой и второй группы. Они составляют примерно 25% населения. Эти люди испытывают трудности в адаптации, но выходят из них за счет развитых коммуникативных способностей.

Индикаторы нейродинамической конституции человека. Особенности паттерна вызванных потенциалов.

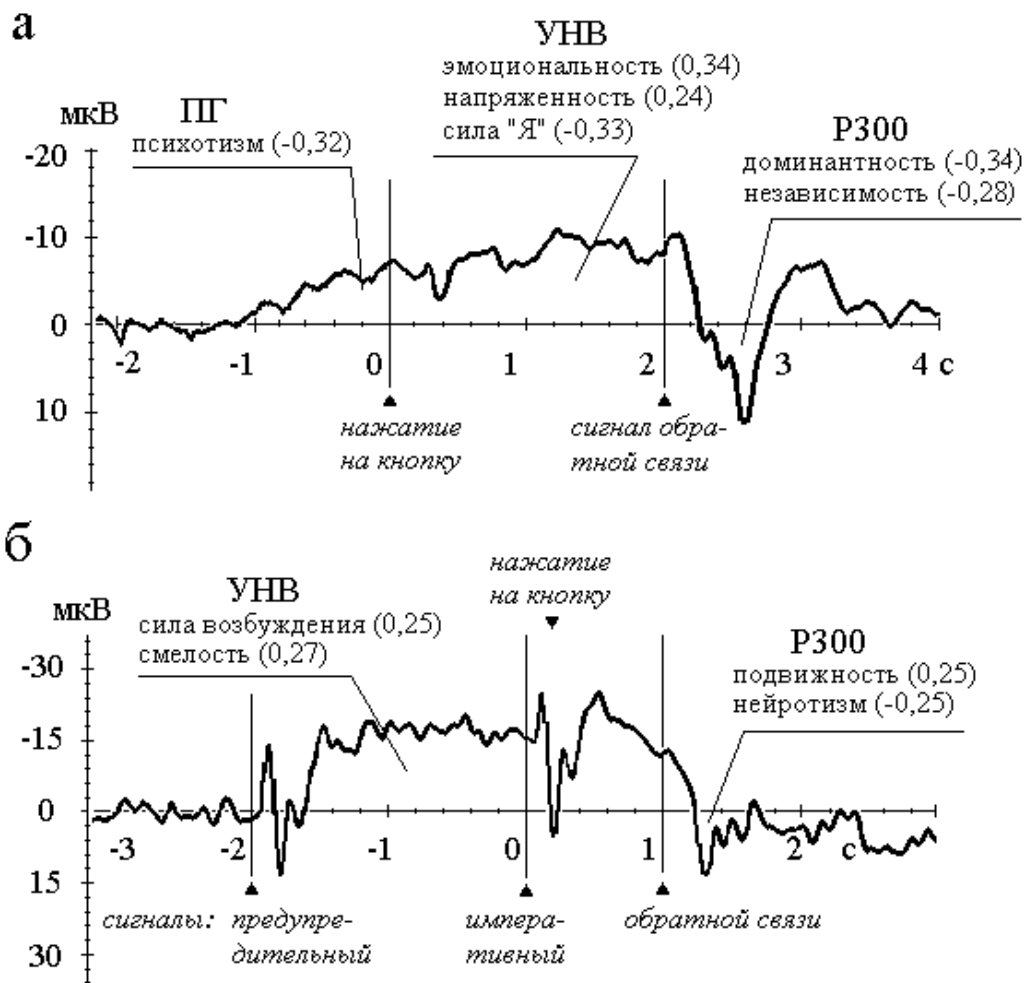
Исследования паттерна связанных с событиями потенциалов (ССП) также демонстрирует корреляции с особенностями психодинамики. ССП широко используются в клинической практике, а также в нейрофизиологии и психофизиологии как неинвазивный инструмент исследования механизмов организации поведения, позволяющий отображать динамику электрической активности головного мозга человека с разрешающей способностью миллисекундного диапазона. Особое внимание при этом уделяют так называемым эндогенным или

когнитивным ССП, таким как потенциал готовности (ПГ), условная негативная волна (УНВ), потенциал P300 (Шагас, 1975; Brandeis, Lehmann 1986; Гнездицкий, 1997).

ПГ – это медленная негативная волна, начинающаяся за секунду и более до начала самоинициируемого движения и отражающая процессы его подготовки и запуска. Изменение формы ПГ является важным диагностическим признаком при паркинсонизме, когда увеличивается его длительность, а амплитуда изменяется разнонаправлено при разных его формах (Papakostopoulos, Banerji, Rosock, 1989). УНВ – медленный негативный сдвиг потенциала, сопровождающий процессы антиципации, подготовки к действию, возникающий между двумя стимулами – предупреждающим и пусковым. Особенно наглядным является изменение УНВ у больных, страдающих различными неврологическими и психическими заболеваниями: сосудистыми заболеваниями головного мозга, старческим слабоумием, шизофренией, депрессией, невротами и т.д. (Шагас, 1975, Кануников, 1980). P300 – положительное колебание с латентностью пиковых значений от 250 до 500-600 мс, возникающее в ответ на релевантный, значимый для испытуемого стимул. Предполагается, что P300 отражает процесс перехода от одной стадии поведения к другой, реорганизации мысленного образа, активацию кратковременной памяти (Donchin, 1982; Donchin Coles 1988). Характеристики P300 тесно связаны с функциональной зрелостью мозга и различными когнитивными патологиями (Polich, 1991).

В нашей лаборатории (Павленко, Конарева, 2000) ССП регистрировали в двух экспериментальных парадигмах. В первой – их регистрировали у 75 взрослых испытуемых обоего пола в левых и правых центральных отведениях, в ситуации, когда испытуемые должны были определить и отслеживать заданные временные интервалы, нажимая на кнопку через определенное время. Нажатие предшествовало ПГ. Об успешности выполнения задачи испытуемых информировал сигнал обратной связи, причем в случае положительного сигнала требовалось нажать на кнопку еще раз. Перед сигналом развивалась УНВ, после – потенциал P300 (рис. 6, а).

Рис.6. Общий вид усредненных связанных с событием потенциалов, отведенных от правого полушария у одного испытуемого в задачах отмеривания временного интервала (вверху, фрагмент «а») и определения времени сенсомоторной реакции (внизу, фрагмент «б») и их связь с чертами личности.



По горизонтали – время, с; по вертикали – амплитуда, мкВ. В скобках – коэффициенты значимых корреляций между амплитудами потенциалов и чертами личности. Остальные пояснения – в тексте.

Значения амплитуды ПГ левого и правого полушария отрицательно коррелируют со шкалой психотизма Айзенка. Указанная шкала, как уже отмечалось, при высоких показателях отражает склонность к асоциальному поведению, неадекватности эмоциональных реакций, высокой конфликтности, отсутствие стремления к соблюдению моральных норм. Эти свойства личности, как считают основаны на некоторых врожденных особенностях нервной системы (Eysenck H., Eysenck M., 1985), которые и могут быть отражены в паттерне ССП. Кроме того, поскольку ПГ отражает процессы подготовки двигательного или умственного действия, его выраженность больше у субъектов, которые охотнее сотрудничают с экспериментатором в процессе исследования и полностью принимают поставленную перед ними задачу, что характерно для индивидов с низкими показателями психотизма. Действительно, как было показано нами ранее, у испытуемых с низким психотизмом в данной экспериментальной парадигме выявлена наибольшая точность отслеживания временных интервалов (Конарева, Махин, Павленко, 1988).

Величина амплитуды УНВ левого полушария положительно связана со шкалой "социальной эмоциональности" ОСТ В.М. Русалова и фактором Q4 (фрустрированность, напряженность) опросника Кэттела. Кроме того, амплитуда УНВ обоих полушарий отрицательно коррелирует с фактором С (степень эмоциональной стабильности) последнего. Таким образом, более негативные УНВ отмечались у высокоэмоциональных испытуемых, взаимодействие которых с окружающей средой протекает с большим напряжением. Можно предположить, что в данной экспериментальной ситуации основной вклад в амплитуду УНВ вносит т.н. "предстимульная негативность", отражающая ожидание разрешающего неопределенность сигнала обратной связи (Damen, Brunia, 1987). Такая негативность более выражена, очевидно, у эмоционально нестабильных, тревожных субъектов. Амплитуда УНВ левого полушария также отрицательно коррелировала с фактором второго порядка опросника Кэттела "экстраверсия". Данный факт можно объяснить тем, что, как принято считать, экстраверты отличаются меньшей озабоченностью и пониженной чувствительностью к внешним тревожным стимулам (Н. Eysenck, М. Eysenck, 1985; Мельников, Ямпольский, 1985; Грей, 1993).

Амплитуда Р300 обоих полушарий отрицательно коррелировала с фактором Е (доминантность) и с фактором второго порядка "независимость" опросника Кеттела. Известно, что для индивидов с низкими показателями по шкале доминантности характерна высокая исполнительность (Мельников, Ямпольский, 1985). Испытуемые с такими качествами стремились добиться хороших результатов при выполнении задачи на отсчет времени и были более внимательны к сигналам обратной связи. Поскольку амплитуда Р300 отражает меру несовпадения между выработанной схемой поведения и реальным событием, а также исходящий из этого процесс коррекции действий (Donchin, 1982; Donchin, Coles 1988), то у них волна Р300 и была наибольшей.

Вторая экспериментальная парадигма практически совпадала с классической для отведения УНВ. В этом случае испытуемым предъявляли пары звуковых стимулов (предупреждающий и императивный). От испытуемого требовалась моторная реакция (нажатие на кнопку правой рукой) с максимально возможной скоростью после второго из них. Об успешности выполнения задачи испытуемый узнавал из сигналов обратной связи, зажигающихся на светодиодном табло (вертикальная черта – время реакции меньше 180 мс, горизонтальная черта – больше указанного времени). Общий вид комплекса ССП, зарегистрированных в этой экспериментальной ситуации, представлен на **рис. 6, б.**

Выявлена отрицательная корреляция амплитуды раннего, ориентационного компонента УНВ (О-волна) правого полушария с фактором Q4 "напряженность-расслабленность" и с фактором второго порядка "тревожность" опросника Кеттела. По-видимому, усиление ориентировочной реакции в ситуации подготовки к моторному ответу и, как следствие, негативация О-волны происходит успешнее у людей, характеризующихся такими особенностями личности, как пониженная тревожность и напряженность, а также выраженное спокойствие, уверенность, нечувствительность к неудачам, приспособленность. Испытуемые

с такими чертами личности лучше вовлекались в экспериментальную задачу, требующую быстрой реакции, были более внимательны, что и вело к увеличению негативации О-волны.

Амплитуда терминального компонента УНВ (Т-волна) правого полушария положительно коррелировала со шкалой “сила процесса возбуждения” опросника Стреляу. Получена положительная корреляция Т-волны левого полушария с фактором G сила “сверх-Я” (моральная ответственность), а правого полушария – с фактором Н (“смелость-робость”) опросника Кеттела. Амплитуда данного компонента ССП обоих полушарий отрицательно коррелировала с фактором Q4 (“напряженность”) и фактором второго порядка (“тревожность”).

Амплитуда интегральной УНВ правого полушария положительно коррелировала со шкалой “сила процесса возбуждения” Стреляу и фактором Н “смелость – робость” опросника Кеттела.

Амплитуда P300 левого полушария положительно коррелировала со шкалой “подвижность нервных процессов” опросника Стреляу. Наличие данной связи может быть обусловлено тем, что P300 рассматривают как коррелят когнитивных функций человека (Harrison et al., 1988). Значимые отрицательные корреляции амплитуды ССП левого и правого полушарий со шкалой “нейротизм” опросника Айзенка свидетельствуют, что хорошо выраженный P300 наблюдается у эмоционально адаптированных лиц.

Интересно отметить, что одни и те же компоненты ССП, развивающиеся в условиях разных экспериментальных парадигм, могли разнонаправленно коррелировать с чертами личности. Так, в первой серии исследований, УНВ была выше у эмоционально неустойчивых субъектов, а во второй серии – у устойчивых. Очевидно, это связано с разным содержанием этапов деятельности, которым соответствовали одноименные компоненты ССП.

Реальные зависимости между характеристиками ССП и особенностями личности испытуемых могли быть еще более сложными, т.к. последние могли быть связаны сразу с несколькими компонентами потенциалов (хотя коэффициенты корреляций и не достигали значимого уровня) (рис.7).

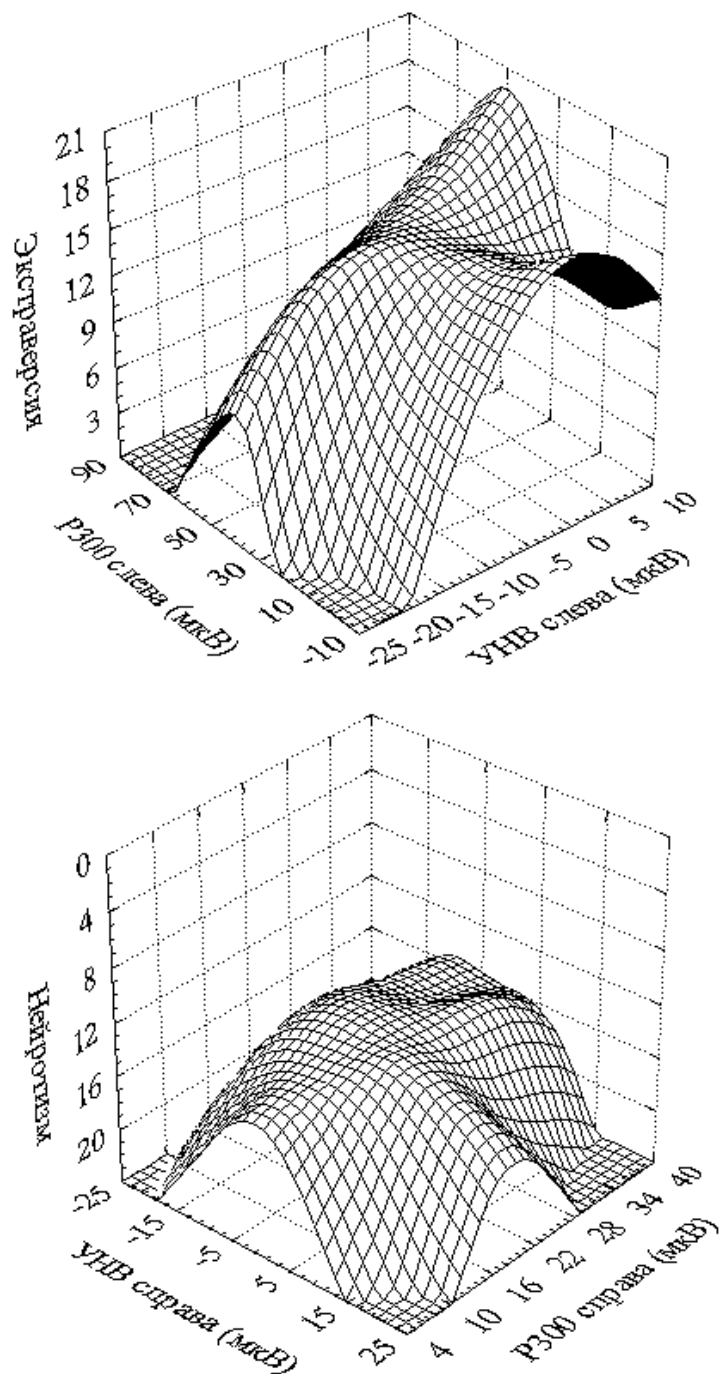


Рис.7. Взаимоотношения амплитуд вызванных потенциалов и значений основных факторов темперамента у испытуемых при выполнении задачи «А» (вверху) и «Б» (внизу).

Плоскость графика построена с использованием метода наименьших квадратов.

Таким образом, в приведенных исследованиях выявлены статистически значимые корреляции между характеристиками компонентов ССП и показателями психологического тестирования. Характеристики ССП оказались достоверно связанными прежде всего с показателями темперамента, которые счита-

ются в основном врожденными (эмоциональность, экстраверсия, психотизм и т. д.). Помимо этого электрофизиологические показатели значимо коррелировали и с такими особенностями личности, которые являются во многом приобретенными, формируются под влиянием социальной среды, культуры (независимость, доминантность, мечтательность). Что касается темперамента, можно предположить – обнаруженные взаимосвязи между его измерениями и параметрами ССП могут быть обусловлены общей природой этих явлений – конституциональными особенностями нервной системы, в частности, индивидуальными различия в функционировании трех систем (“борись-убегай”, “торможения поведения” и “приближающего поведения”), имеющих определенный нейрофизиологический и нейрохимический базис. Реализация деятельности каждой из этих систем, как мы уже отмечали, во многом связана с высвобождением тех или иных моноаминов. С другой стороны, генерацию медленных корковых ССП связывают с активацией аминергических центров ствола мозга и стимуляцией холинорецепторов коры (Birbaumer et al, 1990). В наших экспериментах на кошках, где использована сходная экспериментальная парадигма, также показано, что дофамин-, норадреналин- и серотонинергические системы действительно вовлекаются в процессы подготовки и запуска произвольного движения, ожидания и приема сигнала обратной связи и демонстрируют высокоспецифичные паттерны реакций (Сидякін, Павленко, Куліченко, 1998).

Что касается корреляций между приобретенными чертами личности и амплитудами ССП, мы предполагаем, что они основаны на нейрохимических и структурных изменениях систем мозга под влиянием прижизненного опыта. Так, показано, что в неокортексе общая активность нейромедиаторов и нейромодуляторов, чувствительность рецепторов к ним в значительной степени регулируется афферентной активностью (Jones, 1990). Важную роль в пластических изменениях при обучении играют модулирующие влияния со стороны экстрацеллюлярных неспецифических восходящих систем моноаминергической природы (Сторожук, 1990). Можно предположить, что такие изменения в центральной нервной системе проявляются в выраженности определенных свойств личности, с одной стороны, и в индивидуальном паттерне ССП – с другой.

В заключение отметим, что наличие корреляций характеристик ССП и показателей психологического тестирования не является само по себе прямым доказательством биологической предопределенности тех или иных свойств личности. Корреляции могут быть обусловлены также и влиянием свойств личности на отношение к исследованию, которое в свою очередь определяет уровень активации во время эксперимента, регуляцию внимания и другие факторы, отражающиеся в характеристиках ССП.

Коррекция нейродинамики с помощью метода биологической обратной связи.

Нейродинамика человека является стабильной и относительно мало меняющейся с возрастом, соответственно стабильным является и паттерн ЭЭГ. Однако имеется метод, позволяющий в какой-то степени скорректировать неблагоприятные особенности нейродинамики. Это – метод биологической

обратной связи (БОС) по ЭЭГ или, как его еще называют, – neurofeedback (нейротерапия).

В странах Запада с 70-х годов XX века neurofeedback является технологией, обеспечивающей решение многих клинических проблем, используемой, в частности, для лечения эпилепсии, эндогенных депрессий, расстройств внимания и сна, наркомании и алкоголизма.

Однако нужно отметить, что клинические и особенно психофизиологические проблемы регуляции ЭЭГ изучены недостаточно. Вероятно, по этой причине, а также из-за отсутствия (до недавнего времени) удобных и производительных компьютеров, способных регулировать БОС, в странах Содружества нейротерапия не получила широкого практического применения.

В настоящее время можно выделить следующие направления нейротерапии:

1. Коррекция ЭЭГ субъекта с целью подавления ритмов, связанных с высокой тревожностью, и усиления ритмов, связанных с состоянием релаксации. Это наиболее раннее направление. В странах Содружества в этой области работает группа Святослава Сороко из Санкт-Петербурга (Сороко, Бекшаев, 1990). От пациента требуется любым способом достичь психического и физического расслабления ориентируясь по звуковому сигналу обратной связи. Сигнал зависит от соотношения альфа- и тэта-ритмов. Достигнутое в результате серии сеансов увеличение соотношения альфа-/тета- ритмов, т.е. изменение индивидуального профиля ЭЭГ является достаточно стабильным, что позволяет бороться с неврозами, депрессиями, детской тревожностью, головной болью. Предполагаемый механизм терапевтического действия следующий. Для указанных заболеваний характерно усиление тэта- и бета-ритмов, альфа-ритм имеет пониженную частоту и уменьшен по амплитуде. В итоге нарушается роль альфа-ритма, как “посредника” между низко- и высокочастотными ритмами ЭЭГ. Альфа-ритм имеет несколько мозговых разночастотных генераторов. Применение БОС восстанавливает нормальные характеристики данного ритма, активируя его более высокочастотные генераторы, что обеспечивает оптимальную саморегуляцию головного мозга и облегчает выход из патологического состояния.

2. Коррекция ЭЭГ с целью усиления бета-ритма у детей с синдромом дефицита внимания и гиперактивностью. Тренинг проводится на увеличение соотношения бета- и тэта-ритмов. Сеансы в течение полугода (два раза в неделю) обеспечивают улучшение контроля внимания, рост коэффициента интеллектуальности на 10%, падение гиперактивности и агрессивности. В основе этих благоприятных изменений лежит нормализация активности лобных долей мозга, которая по данным позитронной томографии, у таких детей снижена (Любар, 1998).

3. Создание измененных состояний сознания, которые можно использовать для дальнейших сеансов психотерапии. В этом случае тренинг направлен на усиление альфа-ритма при снижении его частоты. Следствием даже отдельно взятой нейротерапии в данном случае является повышение уверенности в

себе, интернализация локуса контроля, а также обострение интуиции, открытость по отношению к новой, необычной информации, синестезия сознания и подсознания, положительные эмоции мистического характера. Указанное состояние сходно с психоделическим, в связи с чем исследования в этой области предлагают перевести под контроль государства, дабы психотерапия не оказалась заменителям психотропных веществ. Предполагаемым механизмом действия считают активацию ДА-и СТ-систем, которые известны как мишени психотропных веществ. К сожалению, работы этого направления часто носят спекулятивный характер.

В нашей лаборатории при исследовании здоровых людей применяются сеансы на увеличение альфа-/тета-соотношения (рис.8), которые, как оказалось, вызывают состояния, подобные эффектам трансцендентальной медитации или молитвы (Мясников и соавт., 1996).

Испытуемым как правило удавалось увеличить амплитуду своего альфа-ритма либо во время подачи сигнала обратной связи (Рис. 8, а), либо в последствии сеанса БОС (Рис. 8, б). Усиление альфа-ритма в последствии активного сеанса БОС можно объяснить итогом направленной деятельности испытуемого, приводящего к определенным скрытым изменениям. Такая деятельность сама по себе часто подавляет альфа-ритм, но благоприятствует его последующему появлению с большей интенсивностью. Сеансы приводили к снижению ситуативной и личностной тревожности, росту показателей самочувствия, активности, настроения (Павленко, Конарева, Шутова, Черный, 2001). С помощью длительных серий таких сеансов испытуемые достигали большей амплитуды и устойчивости альфа ритма, сохраняющейся на протяжении длительного времени. Одновременно наблюдается и увеличение эмоциональной устойчивости, снижение нейротизма.

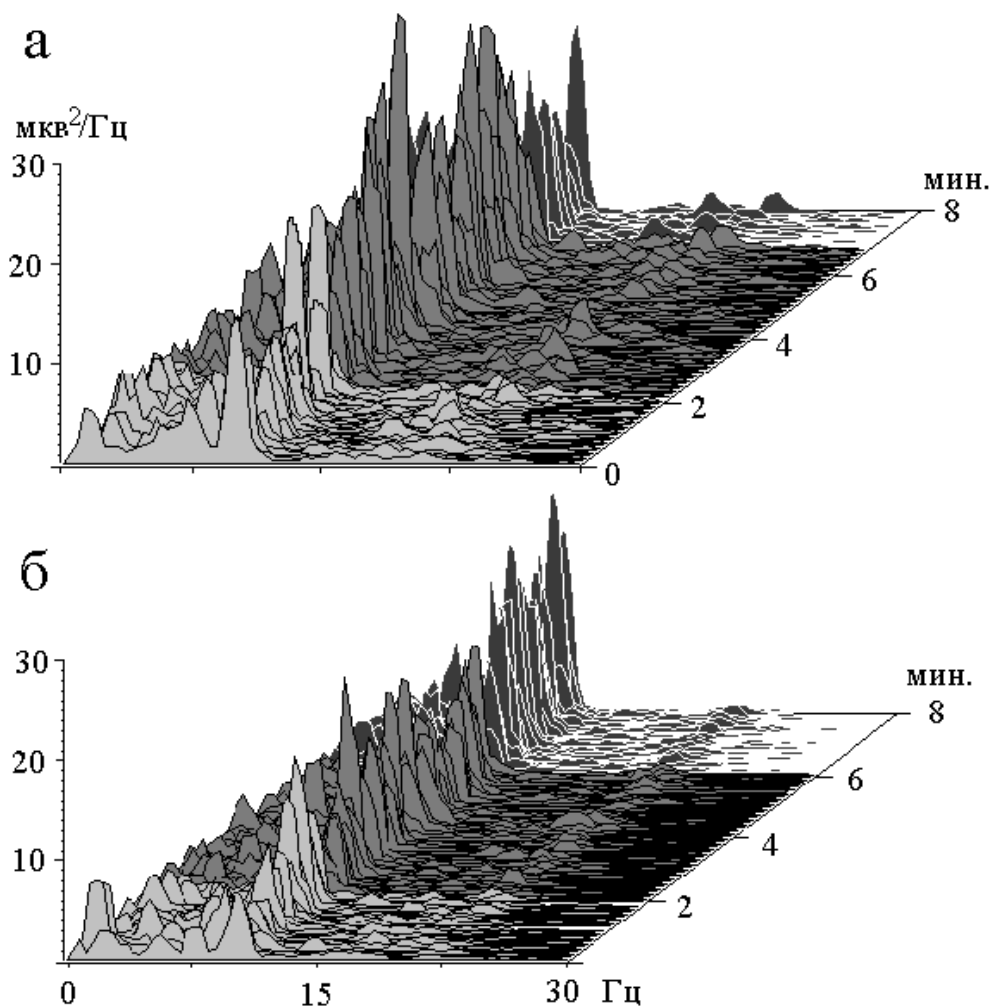


Рис.8. Динамика спектра ЭЭГ двух испытуемых во время сеанса БОС. По оси абсцисс – частота ЭЭГ, по оси ординат – нормированная мощность ритмов, по оси аппликат – время регистрации. Цветом выделены этапы БОС: светло-серым – исходный этап, темно-серым – собственно БОС, черным – последствие БОС.

МЕЖПОЛУШАРНАЯ АССИМЕТРИЯ И ПСИХИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АСИММЕТРИИ ПОЛУШАРИЙ ЧЕЛОВЕКА

Открытие функциональной асимметрии мозга. Концепция доминантности полушарий.

Французский врач Марк Дакс в 1836 году первым обратил внимание, что афазии развиваются при поражении левого полушария (ЛП). Те его пациенты, у которых была потеря речи, одновременно теряли подвижность правой стороны тела. Поэтому был сделан вывод, что центр речи расположен в ЛП мозга. Это наблюдение не вызвало интереса современников и было забыто. Вторично данный факт был установлен Полем Брока в 1861 году. Он привел морфологические данные и показал, что центр речи в мозгу человека расположен в задней

части лобной доли ЛП. Брока также впервые заключил, что центр речи находится в полушарии, противоположном ведущей руке.

В 1868 году английский невролог Джон Джексон выдвинул идею о ведущем полушарии. Он считал, что два полушария не могут просто дублировать друг друга, если нарушение одного из них ведет к нарушению речи. Джексон сделал вывод, что для речи является ведущей стороной у большинства людей левая сторона мозга. ЛП – полушарие воли.

В XX веке на этой основе была создана концепция доминантности полушария. Концепция предполагает, что одно полушарие должно являться ведущим для всех высших психических функций человека, а другое – подчиненным, субдоминантным.

Исследование расщепленного мозга. Первые экспериментальные исследования функций полушарий.

Два полушария (конечный мозг) соединены пятью комиссурами. Самая большая из них – мозолистое тело. ЛП получает информацию от правой стороны тела и ею управляет, и наоборот. В норме полушария обмениваются информацией, главным образом, через мозолистое тело.

В 40-е г.г. XX века с терапевтическими целями стали применять перерезку мозолистого тела (каллозотомию) у больных эпилепсией. В этом случае приступ не возникает, т.к. пароксизмальная активность не распространяется с одного полушария, где расположен патологический очаг, на другое. Тщательное исследование таких людей проводили в конце 50-х – начале 60-х годов Майкл Газзанига и Роджер Сперри (Sperry, 1982). Для подачи испытуемым разных видов информации они применили тахистоскопическое предъявление изображений в левом и правом полуполях зрения. Известно, что ЛП получает информацию об изображениях правого полуполя, правое – от левого. Поскольку у больных с каллозотомией (“расщепленным мозгом”) обмена информацией между полушариями не происходит, с помощью данной методики можно было “общаться” только с ЛП или только с правым полушарием (ПП). Если изображение показывали справа, т.е. информация адресовалась только ЛП, то больные легко называли предъявленный предмет или читали слово. Если изображение показывали в левом поле зрения, т.е. адресовали его ПП, то больной, не осознавал предъявления. Он говорил “ничего не видел, только вспышку света”. Но если больному предлагали выбрать любой предмет из многих, то он все же выбирал объект, изображение или название которого зажигали на экране, причем лучше это делал левой рукой. Таким образом, установили, что информация в ПП поступает, но не осознается.

В тех случаях, когда тахистоскопически предъявляли слова, показали: ЛП нормально их читает, а ПП хотя и способно было читать, но менее эффективно, чем левое, в частности, не читает глаголы.

Таким образом первые исследования больных с каллозотомией концепцию доминантности полушарий, как будто бы подтверждали.

В конце 60-х г.г. Курт Зайдель разработал так называемую “Z- линзу”, которая позволяла сколь угодно долго подавать изображение, либо на левую, либо на правую сторону сетчатки. Оказалось, что в этом случае ПП способно читать любые части речи, но скорость и качество чтения на уровне 10-летнего ребенка. ПП имеет преимущества в восприятии графического материала (узнавание знакомых лиц, выделение скрытых изображений).

Под влиянием этих исследований обратили внимание на последствия нарушений функции ПП у больных, например, при инсультах. Такие больные теряют способность ориентироваться в пространстве, рисовать, нормально воспринимать и сочинять музыку. В результате этих и многих других исследований, к концу 60-х годов XX века большинство исследователей пришли к выводу: ЛП – “вербальное”, а ПП – “зрительно-пространственное”.

Асимметрия полушарий и стратегия обработки информации.

Исследования последних лет показали, что специализация ЛП на обработке вербальной информации, а ПП – в обработке пространственно-временной информации является лишь следствием их особых когнитивных стратегий. Когнитивная стратегия (когнитивный стиль) – это склонность к использованию одного и того же способа обработки информации при решении разных задач.

Так, если у человека повреждено ПП, он не только не понимает сложных изображений, но теряет способность к пониманию юмора, резко обедняются сновидения, наблюдается стертость эмоций, нарушается восприятие эмоций других людей. Следовательно, ПП воспринимает и перерабатывает, прежде всего, образную информацию. При поражении ЛП человек теряет возможность перейти от многозначности к однозначности, выделить главное в рисунке, нарисовать чертеж, анализировать как критик произведения искусства. Таким образом, ЛП и ПП – это арена разных форм мышления, соответственно вербально-логического и образного. Считают также, что ЛП и ПП являются субстратом сознания и бессознательного, соответственно. Обычно полушария работают одновременно и параллельно. Одну и ту же информацию может обрабатывать и ЛП, и ПП. Обычно выбор полушария определяется контекстом информации. Если контекст однозначный процессинг берет на себя ЛП, многозначный – правое.

Таким образом, если резюмировать изложенное выше, то на сегодняшний день существуют следующие представления об функциональной асимметрии полушарий:

ЛП – преобладание аналитических процессов (в частности, речи), задачи выполняет последовательно, отвечает вербально-логическое мышление и рациональное поведение. С ЛП связывают “западный технизм”.

ПП – преобладание синтетических процессов, целостного подхода к обработке информации (как следствие – решение пространственно-временных задач). С ПП связывают эмоции, подсознание, интуицию и “восточный мистицизм”.

Асимметрия полушарий и сознание.

Классическая точка зрения (существовавшая до сих пор) говорит, что сознание у человека одно и расщепление полушарий не приведет к удвоению сознания. В частности, Дж.Экклс объясняет, что все человеческое “идет от речи”, поэтому сознание связано с ЛП. Но М.Газзанига показал, что при определенных условиях в мозгу человека возникает два сознания. Основанием явились исследования больного П.С. с расщепленным мозгом. У этого человека, из-за раннего заболевания эпилепсией, центр речи в детстве частично перебрался в ПП. Не только ЛП, но и ПП получило способность генерировать речь, хотя и без выхода на речевой аппарат. П.С. писал левой рукой, складывая буквы магнитной азбуки, что позволяло исследователям общаться с ПП, независимо от ЛП. Оказалось, что ПП имеет свою систему ценностей, т.е. фактически там существует как бы второе сознание. Таким образом, если к ПП добавляется центр речи, возникает новое сознание – “второй человек”, способный оценивать, желать, размышлять о жизни.

В норме все творческие создания культуры являются продуктом и ЛП, и ПП. Можно сказать, что культура – это функция обоих полушарий, функция “мозолистого тела”.

Есть предположение о том, что единству полушарий всего 3-4 тысячи лет. Джулиан Джейнс анализировал мифы древних народов, в частности, греков, и обратил внимание, то герои мифов не занимаются самоанализом, рефлексией, а выполняют приказания Богов. Джеймс предположил, что эти люди слышали “глас Божий”, который является “голосом” ПП. По мнению Джеймса, ранее сознание было расщеплено и ПП было способно генерировать внутреннюю речь. ПП выполняло функцию социальной регуляции, передавая указания ЛП. Современное единое сознание появилось лишь с появлением письменности, т.к. ЛП в этом случае приобрело лидирующие позиции в социальной коммуникации. Те люди, которые получили современное образование имеют более развитое ЛП, чем те, которые никогда не учились. По мнению Джеймса, расщепленное сознание, как следствие высокой независимости ЛП и ПП, может вновь встречаться у некоторых больных людей.

Расположение центра речи – методы определения.

Разработаны следующие методы для определения локализации центра речи:

1. Дихотическое прослушивание. Автор данного метода Дорин Кимура. Метод основан на том, что благодаря использованию стереонаушников информация предъявляется ЛП и ПП одновременно. В каждое ухо подается свой текст. Из-за того, что в каждой полушарии происходит свой процессинг, полушария не успевают обмениваться информацией. Затем человека опрашивают, что он воспринял, запомнил, опознал. 70% населения лучше воспроизводят тексты, подававшиеся в правое ухо (обработка сигнала в ЛП), а шумы левым (обработка ПП). То есть, по данным теста дихотического прослушивания у этой ча-

сти человеческой популяции центр речи слева. Однако у метода есть недостаток – результаты зависят от того, к какому каналу привлечено внимание человека. Поэтому иногда при повторном тестировании можно получить противоположные результаты.

2. Анализ межполушарной асимметрии ЭЭГ. Известно, что альфа-ритм ЭЭГ снижается, когда испытуемые заняты процессом решения той или иной задачи (реакция десинхронизации). Следовательно, альфа-ритм будет меньше в том полушарии, которое, в силу своей когнитивной специализации, активнее вовлекается в решение задачи. Однако и этот метод имеет недостатки, если задача интересна или приятно легка, то альфа-ритм в соответствующем полушарии растет.

В последнее время предложена модификация этого метода. Рассчитываются корреляционные связи между точками отведения внутри полушария. По данным отведения ЭЭГ примерно у 80% населения в обработке вербально-логической информации доминирует ЛП.

3. Тест Вада – метод, который на сегодняшний день является самым точным. Применяется перед нейрохирургическими операциями, если есть риск повредить корковые центры речи. Вводят препараты для наркоза либо только в левую, либо в только в правую ветви сонной артерии. При этом просят человека считать вслух. Счет прекращается, когда наркоз “отключает” полушарие с центрами речи. По данным теста Вада среди всего населения 95% имеют центр речи в ЛП, а 5% – в ПП. У правшей – 98% имеют центры речи в ЛП, а 2% – в ПП. У 70% левшей центры речи также слева, и лишь у 30% – справа. При этом у части субъектов, имеющих центр речи в ПП, его отдельные зоны находятся и в ЛП.

В человеческой популяции правшей примерно 90%, левшей и амбидекстеров около 10%. Преобладание числа правшей отмечалось ещё во времена кроманьонцев. Считается, что доминирование руки наследуется, есть ген “правого сдвига”. При наличии этого гена ребёнок вырастет правой, при отсутствии – станет левой или правой с равной вероятностью. В большинстве случаев левши не отличаются по своим когнитивным особенностям от правшей т.к. являются как бы их зеркальным отражением.

Однако среди всей субпопуляции левшей необычно высокий процент людей с нарушениями речи и письма. Около 1% из них вообще не могут научиться чтению и письму. Наличие подобных патологий объясняется тем, что часть левшей – это люди, у которых в первые месяцы и годы жизни центры речи и ведущей руки перебрались в ПП из-за микротравм и иных перинатальных поражений ЛП. В ПП центры речи развиваются в неподготовленных для этого корковых регионах. Однако в ряде случаев, поскольку центры речи и пространственно-временного восприятия находятся рядом, в непосредственном взаимодействии, у левшей выявляются экстраординарные творческие способности (Stevart, Clayson, 1980).

Доминирование полушарий и когнитивный стиль. Понятие о ведущем полушарии.

Когнитивный стиль – это предрасположенность человека к использованию того или иного способа обработки информации в разных ситуациях. Люди, имеющие центры речи в одном и том же, например левом полушарии, могут иметь разные когнитивные стили. Они могут пользоваться предпочтительно словесно-логическим или образным мышлением. Соответственно ведущим у них будет либо ЛП, либо ПП.

Стиль мышления можно определить с помощью ряда тестов.

1. Группировка объектов. Предлагаются, например, четыре цифры – I, II, 1, 2. Их требуется сгруппировать по две. Если цифры объединены следующим образом: (I, 1) и (II, 2), то у данного индивида доминирует вербально логическое мышление. В этом случае ведущим является речевое (в большинстве случаев, – левое полушарие). При группировке: (I, II) и (1, 2) доминирует образное мышление, ведущее – противоположное полушарие.

2. Регистрация латеральных движений глаз. В ответ на вопрос логического характера, задаваемый экспериментатором, стоящим перед испытуемым, большинство чаще отводит глаза либо в правую, либо в левую сторону (“смотрящие вправо”, “смотрящие влево”). Предполагается – направление латерального движения глаз противоположно активированному в большей степени полушарию. Изображение лица экспериментатора попадает при этом в другое, свободное от решения данной задачи полушарие. В итоге процесс обработки информации в ведущем полушарии облегчен (Warren, Naueter, 1981).

По результатам последнего теста у 60-70% взрослого населения ведущим является ЛП (когнитивный стиль – “мыслители”). У 10-30% – ведущее ПП (“художники”). 10-20% демонстрируют бинаправленные движения глаз (гибкий когнитивный стиль). У детей латеральные движения глаз во время решения вербальных задач отмечаются с трех лет. Однако в этом возрасте у большинства отмечается гибкий когнитивный стиль (ведущее полушарие не выявляется). У 30% – ведущее ПП, и лишь у 20% –ПП. Однако к восьми годам – картина как у взрослых.

Пол и асимметрия полушарий.

Функциональная асимметрия мозга мужчин и женщин отличается. У женщин центр речи занимает большую площадь и расположен в значительной степени билатерально (и в левом и в правом полушариях). Видимо поэтому у женщин в мозолистом теле больше волокон. При инсультах женщины в четыре раза реже теряют речь, чем мужчины. Девочки раньше начинают говорить и писать, лучше успевают в языковых дисциплинах. У мужчин асимметрия полушарий выражена в большей степени. Правое, “пространственно-временное”, полушарие – более специализировано. В результате мальчики лучше успевают в геометрии, мужчины лучше разбираются в технике.

Такие различия между женщинами и мужчинами сложились с древних времен. Женщины воспитывали детей и должны были передавать опыт через общение. Лучшее развитие коммуникативных способностей, центров речи обеспечивало большее выживание потомства. У женщин также лучше развиты тонкие движение пальцев, а большее совершенство произвольных движений в свою очередь сказывается и на овладении речью. Из-за большей билатерализации речевых функций у них теснее взаимодействие между вербальным и невербальным компонентами диалога. Прекрасная половина человечества лучше понимает не только женщин, но и мужчин. В итоге женщины отличаются большей социальной чувствительностью, эмпатией.

Мужчины много времени проводили на охоте, для них было жизненно важно ориентироваться в пространстве. Есть также предположения, что развитие функций правого полушария у мужчин обусловлено их давней склонностью к полигамии (которая также предполагает хорошую пространственную ориентацию).

ИЕРАРХИЯ КОНСТИТУЦИЙ ЧЕЛОВЕКА.

Проведенный анализ данных литературы (в том числе и результатов наших собственных опубликованных ранее исследований) позволяет заключить, что психодинамический уровень, среди всех предшествующих уровней, наиболее тесно связан с нейродинамикой (рис.9). Чем выше расположен конституционный уровень, тем менее жестко он связан с генотипом. При этом нельзя исключить и наличия обратных связей от вышележащих уровней к нижележащим. Что касается типа телосложения и индивидуальных особенностей эндокринной системы, их связи с психодинамикой, по-видимому не только опосредованы промежуточными уровнями, но и не являются прямыми. Такая структура связей объясняет невысокие коэффициенты корреляций между ними.

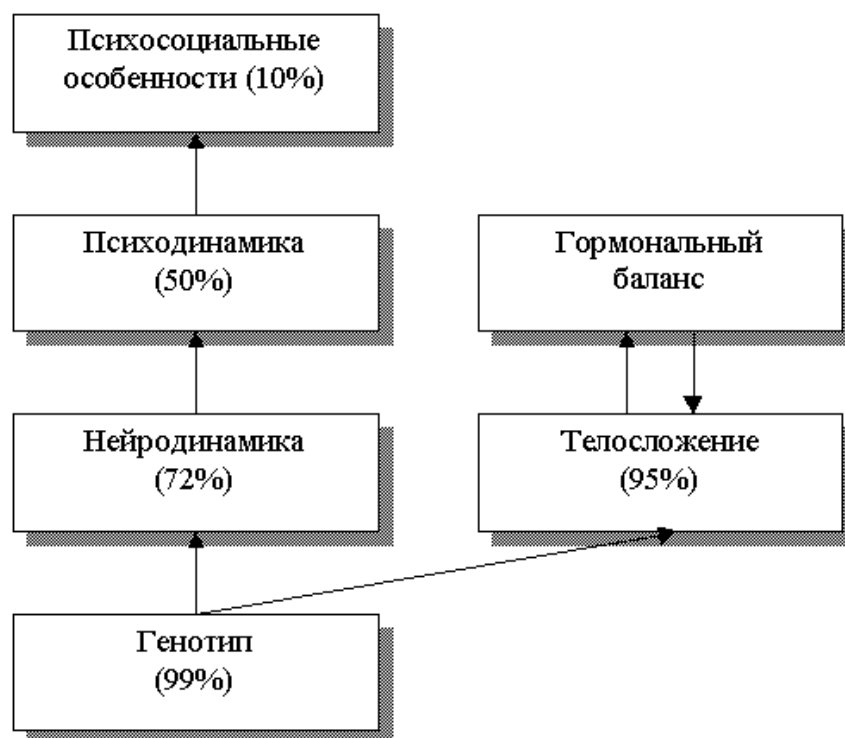


Рис.9. Структура индивидуальности человека (в скобках – вероятность наследования элементов данного уровня, если она известна).

ЛИТЕРАТУРА

1. Айзенк Г.Ю. Структура личности. СПб.: Ювента, М.: КСП+, 1999. 464 с.
2. Букзайн В. Использование электрической активности кожи в качестве индикатора эмоций // Иностранная психология. – 1994. – 2, №2. – С. 57-66.
3. Василевский Н.Н., Сороко С.И., Зингерман А.М. Психофизиологические основы индивидуально-типологических различий человека / Механизмы деятельности мозга человека. Часть 1. Нейрофизиология человека (основы современной физиологии), Л., Наука, 1988.
4. Гайнетдинов Р.Р., Громов А.И., Кудрин В.С., Плетников М.В. Изменение содержания внеклеточного дофамина и его метаболитов в перегородке свободноподвижных крыс в атаке межвидовой агрессии // Журн. высш. нервн. деят. - 1992. - Т. 42, №3. - С. 597-599.
5. Гнездицкий В.В., Вызванные потенциалы мозга в клинической практике, Таганрогский радиотехнич. ун-т, Таганрог (1997).
6. Горбачевская А.И. Кортиконигральные проекции у кошки. // Арх. анат., гистол. и эмбриол. - 1985. - 88, № 5. - С. 5 - 11.
7. Грей Д.А. Нейропсихология темперамента // Иностранная психология. - 1993. -1, № 2. - С. 24-36.
8. Громова Е.А. О роли биогенных аминов в механизмах памяти // Нейромедиатор. механизмы памяти и обучения.- Пушино. -1984. -С. 3-25.

9. Жадин М.Н. Электрофизиологические проявления воздействия моноаминергических систем на кору головного мозга // Физиол. Журн. СССР.– 1986. – 72, № 8. – 1039-1047.
10. Казаков В.Н., Кравцов П.Я., Крахоткина Е.Д., Майский В.А. Источники кортикальных, гипоталамических и спинальных серотонинергических проекций: топическая организация в пределах дорсального ядра шва// Нейрофизиология.-1992.-24, №1. С. 87-96.
11. Кануников И.Е. “Условная негативная волна (CNV) как электрофизиологический показатель психической деятельности. Сообщение II. Психофизиологическая значимость и нейрогенез CNV,” Физиология человека, 6, №3, 520-530 (1980).
12. Конарева И.Н., Махин С.А, Павленко В.Б., “Экспериментальное психофизиологическое исследование временной перцепции,” Таврический журн. психиатрии, 2, № 4, 44-47 (1998).
13. Кречмер Э. Строение тела и характер. В кн.: “Психология индивидуальных различий. Тексты. М.: МГУ, 1982, с. 219-247.
14. Куликов А.В., Жанаева Е.Ю., Попова Н.К. Изменение активности триптофангидроксилазы в мозге серебристо-черных лисиц и серых крыс-пасюков в ходе селекции по поведению//Генетика. – 1989.– № 2.– С.346-350.
15. Лиманский Ю.П. Морфофункциональная организация аминергических систем и их роль в моторной деятельности мозга //Успехи физиол. наук. -21, - №2. -1990, С. 3-17.
16. Лиманский Ю.П. Рефлексы ствола головного мозга. Киев: Наук. Думка -1987. -240 с.
17. Лоскутова Л.В., Лукьяненко Ф.Я., Ильюченко Р.Ю. Моделирование латентного торможения у крыс активацией центральной серотонинергической системы// Ж. высш. нерв. деят-сти.–1989.–39.–№6.–С. 1157-1159.
18. Лукьяненко Ф.Я., Лоскутова Л.В., Ильюченко Р.Ю. Роль серотонинергических терминалей гиппокампа и моторной коры в нейрохимических механизмах латентного торможения у крыс// Сиб. биол. ж.–1992.–№2.–С.14-18.
19. Любар Д.Ф. Биоуправление, дефицит внимания и гиперактивность. В кн. “Биоуправление-3: теория и практика”, Новосибирск, 1998. С.143-162.
20. Мамедов З.Г., Игнатъев Д.А. Анализ спектральных характеристик ЭЭГ коры при активации серотонинреактивных структур неокортекса// Физиол. ж. СССР.–1982.–68.–№5.–С.705-708.
21. Мейли Р. Структура личности. В кн. “Экспериментальная психология”, М., Прогресс, 1975. С.196-283.
22. Мельников В.М., Ямпольский Л.Т, “Введение в экспериментальную психологию личности,” Просвещение, Москва (1985).
23. Мерлин В.С. Очерк теории темперамента. – Пермь, 1973.
24. Мясников Д.А., Ефремов Д.А., Павленко В.Б. Измененные состояния сознания: психофизиологический анализ // Таврический журнал психиатрии. – 1996. – 2, № 4. С.47-50.
25. Небылицын В.Д. Основные свойства нервной системы человека. – М., Про-

- свещение, 1966. 383 с.
26. Небылицын В.Д. Психофизиологические исследования индивидуальных различий. М., Наука, 1976.
 27. Оленев С.Н. Конструкция мозга. - Л.: Медицина. - 1987. - 208 с.
 28. Павленко В.Б., Конарева И.Н. Индивидуальные личностные особенности связанных с событиями ЭЭГ-потенциалов, регистрируемых в экспериментальной ситуации с отсчетом временных интервалов / *Нейрофизиология*, – 2000. – 32, № 1.– С.48-55.
 29. Павленко В.Б., Конарева И.Н., Шутова Е.С., Черный С.В. Использование электроэнцефалографической биообратной связи для коррекции психофизиологического статуса человека / *Таврический медико-биологический вестник*.– 2001 (в печати).
 30. Павлов И.П. Общие типы высшей нервной деятельности животных и человека. В кн.: “Психология индивидуальных различий. Тексты. М.: МГУ, 1982, с.21-23.
 31. Попова Н.К., Науменко Е.В., Колпаков В.Г. Серотонин и поведение. Новосибирск: Наука - 1978. -304 с.
 32. Ротенберг В.С. Норадреналин против стресса // *Природа*.-1986. - № 1. - С. 86-91.
 33. Русалов В.М. Биологические основы индивидуально-психологических различий. – М., 1979.
 34. Русалов В.М., Калашников С.В. О соотношении пластичности нервных процессов с интегральными факторами биоэлектрической активности мозга человека // *Индивидуально-психологические различия и биоэлектрическая активность мозга человека*. – М.: Наука. – 1988. – С. 5-56.
 35. Семенютин А.И., Майский В.А. Распределение в голубом пятне кошки норадреналинсодержащих нейронов, проецирующихся в теменную ассоциативную кору и спинной мозг // *Нейрофизиология*. -1989. -21, №1. - С. 112-121.
 36. Сидякін В.Г., Павленко В.Б., Куліченко А.М., “Активність нейронів тім’яної асоціативної кори та амінергічних клітин стовбура мозку kota при виконанні довільного руху,” *Нейрофизиология / Neurophysiology*, 30, № 6, 496-499 (1998).
 37. Собчик Л.Н. Стандартизованный многофакторный метод исследования личности (методы психологической диагностики). – М.: 1990. 75 с.
 38. Сороко С.И., Бекшаев С.С., Сидоров Ю.А. Основные типы механизмов саморегуляции мозга. – Л.: Наука, 1990. 205 с.
 39. Сторожук В.М. “Система синаптических влияний на нейроны неокортекса при условном рефлекс,” *Ж. высш. нерв. деят-сти*, 40, № 5, 819-833 (1990).
 40. Стреляу Я. Роль темперамента в психическом развитии. – М., 1982.
 41. Томилова И.Н. Роль серотонинергических нейронов медианного ядра в условно-оборонительном поведении крыс// *Актуал. вопр. возраст., прикл. и экол. физиологии/ Алтайский гос. ун-т.–Барнаул*, 1992.–С.95-101.

42. Ходжаянц И.Ю., Гарибян А.Л., Гамбарян Л.С. Роль черной субстанции в механизмах условнорефлекторного поведения животных // Успехи соврем. биол. - 1987. - Т. 104, №1. - С. 71-78.
43. Шагас Ч., Вызванные потенциалы в норме и патологии, Мир, Москва (1975).
44. Шаповалова К.Б. Возможные нейрофизиологические и нейрохимические механизмы участия стриатума в инициации и регуляции произвольного движения // Физиол. ж. СССР. - 1985. - 71. - № 5. - С. 537-553.
45. Шелдон У. Анализ конституциональных различий по биографическим данным. В кн.: "Психология индивидуальных различий. Тексты. М.: МГУ, 1982, с. 252-261.
46. Эделман Д., Маункасл В. Разумный мозг. -М.: Мир, 1981. -135.
47. Abercrombie E., Jacobs B. Single-unit response of noradrenergic neurons in the locus coeruleus of freely moving cats. I. Acutely presented stressful and nonstressful stimuli // J. Neurosci. - 1987. -7, № 9. -P. 2837-2843.
48. Adams I.C., Bolonchuk W.W. A canonical analysis of relationship between personality and somatotype // J. Hum. Mov. Stud. – 1985. –11, 3. – P. 159-167.
49. Aghjanian G.K., Vandermaelen C.P. Intracellular recordings from serotonergic neurons: pacemaker potentials and the effect of LSD// Brain Res.–1982.–238.-N 2.–P.463-469.
50. Akaike A., Ohno Y., Sosa M., Takaori S. Excitatory and inhibitory effects of dopamine on neuronal activity of the caudate nucleus neurons in vitro // Brain Res. - 1987. - 418, - P. 262-272.
51. Amaral M. Suicidio, depressao e atividaoe neurohumoral// J. Bras. Psiquiat.– 1989.– N1.–P.31-35.
52. Asin K., Wirtshafter D., Kent E. Impaired patterned responding in rats with electrolytic median raphe lesions// Physiol. and Behav.– 1979.– 23.– N4.– P.803-806.
53. Aston-Jones G., Rajkowski J., Kubiak P., Alexinsky T. Locus coeruleus by attended cues in vigilance task //J. Neurosci. . -1994. - 14, №7. -P4467-4480.
54. Bauer H., Rebert C. Preliminary study on subcortical slow potentials related to the potential in monkey // Jnt. J. Psychophysiol. - 990. -9, № 3. - P. 269-278.
55. Berridge C.W., Page M.E., Valentino R.J., Foote S.L. Effect of locus coeruleus in activation on electroencephalographic activity in neocortex and hippocampus // Neuroscience. -1993. -55, №2, P. 381-393.
56. Birbaumer N., Elbert T. A. Canavan, and B. Rocstron, "Slow potentials of the cerebral cortex and behavior," Physiol. Rev., 70, No. 1, 1-41 (1990).
57. Bloom F.E. What is the role of general activating systems in cortical function? // Nenrobiol. Neocortex : Rept Dahlem Workhop, Berlin, May 17-22, 1987 / Chichester e.a. - 1988. - P. 407-421.
58. Brandeis D., Lehmann D. "Event-related potentials of the brain and cognitive processes: approaches and applications," Neuropsychologia, 24, No. 1, 151-168 (1986).
59. Brown D.W. Abnormal fluctuations of acetylcholine and serotonin.–1993.– 40.– N5.– P.309-310.

60. Brozovski T., Brown R., Ptak J., Goldman P., Dopamine in pre-frontal cortex of rhesus monkeys; evidence for a role in cognitive function // *Catecholamines / New York e. a.*-1979. - P. 1681-1683.
61. Cespuglio R., Gomez M., Faradji H., Jounet M. Activation in the sleep-waking cycle induced by cooling of the locus coeruleus area // *EEG and Clin. Neurophysiol.* . -1982. -54, №5. -P.570-578.
62. Damen E.J., Brunia C.H. "Changes in heart rate and slow brain potentials related to motor preparation and stimulus anticipation in a time estimation task," *Psychophysiology*, 24, No. 6, 700-713 (1987).
63. Diehl J.M., Paul T., Daum I. Relativgewicht und Persönlichkeit. Literaturübersicht // *Akt. Ernährungsmed.* – 1984, 9, No. 6, P. 220-232.
64. Donchin E. "The orienting reflex and P300," *Psychophysiology*, 19, No. 5, 547 (1982).
65. Donchin E. Coles M. "Is the P300 component a manifestation of context updating?," *Behav. Brain Sci.*, 11, No. 3, 357-373 (1988).
66. Ellis L. Relationships of criminality and psychopathy with eight other apparent behavioral manifestations of a sub-optimal arousal / *Pers. and individ. differ.*, 1987, 8, 6, 905-925.
67. Eysenck H., Eysenck M. "Personality and individual differences. A natural science approach," Plenum Press, New York; London (1985).
68. Feer H. Biologie der depressionen// *Schweiz. Arch., Neurochir. Und Psychiatr.*.– 1983.– 132.– N2.– 179-185.
69. Foote S., Morrison J. Extrathalamic modulation of cortical function // *Ann. Rev. Neurosci.* Vol. 10, Palo Alto, Calif. - 1987. -P. 67-95.
70. Fornal C.A., Metzler C.V., Marrosu F., Ribiero-do-Valle L.E., Jacobs B.L. A subgroup of dorsal raphe serotonergic neurons in the cat strongly activated during oral-buccal movements// *Brain Res.*–1996.–716.–P.123-133.
71. Gonzales-Burgos I., Olvera-Cortes E., Angel-Meza A., Feria-Velasko A. Serotonin involvement in the spontaneous alternation ability: a behavioral study in triptophan-restricted rats// *Neurosci. Lett.*– 1995.– 190, N 2.– P.143-145.
72. Grant S., Redmond D. Neuronal activity of the locus coeruleus in awake *Macaca arctoides* // *Exp. Neurol.* -1984. -84, №3. -P. 701-708.
73. Harrison et al., 1988 Harrison J.B., Buchwald J. S., Kimitaka K., Nancy J. "Cat P300" disappears after septal lesions. *Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol.*, 1988. – 69, № 1. – p. 55-64.
74. Hillegaard V. Functional topography of brain serotonergic pathways in the rat// *Acta Physiol. Scand. Suppl.* -1991. -142, Suppl. №598.–P. 1-54.
75. Hucho F. Structure and mechanism of neurotransmitter receptors//*J. Clin. Chem. And Clin. Biochem.*–1989.–27.–N9.–P. 698-699.
76. Jacobs B.L. Norepinephrine-serotonin interaction in brain// *Pol. J. Pharmacol. and Pharm.*.–1991.–43.–N3.–P.231-239.
77. Jacobs B.L., Fornal C.A. Serotonin and behavior. A general hypothesis// *The Fourth Generation of Progress.* Ed by F.E.Bloom & D.J.Kupfer. Raven Press, Ltd., N.Y. - 1995.–Chapter 41.–P.461-469.

78. Jones E. "The role of afferent activity in the maintenance of primate neocortical function," *J. Exp. Biol.*, 153, 155-176 (1990).
79. Jouvet M. Indolamines dependent factors involved in sleep mechanism//*Neuroscie. Lett.*–1982.–Suppl. N 10.–P. 15-16.
80. Kaplan J.B., Botchin M.B., Manuck S.B., Mann J.J. Relationships among brain serotonin, aggression and diet in *Macaca fascicularis*// *Amer. J. Phys. Antropol.*–1993.–Suppl.– N.16.– P.121-122.
81. Klein H.A. The relation of temperament scores to the way young adults adapt to change / *J. Psychol.*, 1987, 121, 2, 119-135.
82. Koksís B., Vertes R. Dorsal raphe neurons: synchronous discharge with the theta rhythm of the hippocampus in the freely behaving rat//*J. Neurophysiol.*– 1992.– 68.– N4.–P.1463-1467.
83. Kostovski W., Plevako M., Bidzinski A. Brain serotonergic neurons: their role in a form of dominance-subordination behavior in rats// *Physiol. and Behav.*–1984.– 33.–N3.–P.365-371.
84. Landvay B., Sershen H., Lajtha A., Baranyi M., Vizi E.S. Nicotinic agonists release serotonin from raphehippocampal terminals// *Pharmacol. Res.*–1995.–31.–Suppl.–P.52.
85. Levin E., Litto W., Jacobs B. Activity of cat locus coeruleus noradrenergic neurones during the defense reactions // *Brain Res.* -1990. -531, № 1-2. -P. 189-195.
86. Levis D.A. The organization of chemically-identified neural systems in monkey prefrontal cortex: Afferent systems// *Progr. Neuropsychopharmacol. and Biol. Psychiat.* -1990. -14, № 3. -P. 371-377.
87. Li Bao-Ming, Mei Zhen-Tong, Kubota Kisow. Blockade of norepinephrine-induced inhibition in task-related frontal neuronal activity by bicuculline in monkeys // *Chin. J. Physiol.* - 1992. - 8, №3. -P. 285-289.
88. Ljunberg T., Apicella P., Schultz W. Responses of monkey midbrain dopamine neurons during delayed alternation performance // *Brain Res.* - 1991. - 567, № 2. - P. 337-341.
89. Mansbach R., Geyer M., Braff D. Dopaminergic stimulation disrupts sensorimotor gating in the rat // *Psychopharmacology.* - 1988. - 94, №4. - P. 507-514.
90. Maudhuit C., Hamon M., Adrien J. Electrophysiological activity of raphe dorsalis serotonergic neurones in a possible model of endogenous depression// *NeuroReport.*– 1995.– 6.– N4.– P.681-684.
91. Mazur A. Physiology, dominance, and aggression in Humans //*Prev. and Contr. Aggression.* New York e.a., 1983. P.145-155.
92. Miliarassis E., Emond C., Merali Z. Re-evaluation of the role of dopamine in intracranial self-stimulation using in vivo microdialysis // *Behav. Brain Res.* -1991. - 46. - № 1. - P. 43-48.
93. Miller J.D., Sanghera M.K., German D.C. Mesencephalic dopaminergic unit activity in the behaviorally conditioned rat // *Life Sci.* - 1981. - 29. - № 12. - P. 1255-1263.

94. Morelli M., Feny S., Dichiaro C. Substantia nigra as a site of origin of dopamine-dependent motor syndromes induced by stimulation of opioid receptors // *Brain Res.* - 1989. -487, 1. - P. 120-130.
95. Mos J., Olivier B. Serotonin, sex and aggression in male rats// *Psychopharmacology.* - 1990. -101, Suppl. - P.39.
96. Murase S., Kitayama J., Nomura J. Single unit activity of locus coeruleus neurons in rats exposed to long term stress // *Neurosci. Res.* -1987-1988. -5, Suppl. № 7. -P. 62.
97. Nikulina E.M., Avgustinovich D.F., Popova N.K. Selection for reduced aggressiveness towards man and dopaminergic activity in norway rats // *Aggress. Behav.* - 1992. - 18, № 1.- P. 65-72.
98. Nistico G., Nappy G. Locus coeruleus, an integrative station involved in the control of several vital functions// *Funt. Neurol.* -1993. -8, №1. -P. 5-25.
99. Ogren S., Archer T., Ross S. Evidence for a role of the locus coeruleus noradrenaline system in learning // *Neurosci Lett.* . -1980. -20, №3. - P. 351-356.
100. Olpe H. The cortical projection of the dorsal raphe nucleus: some electrophysiological and pharmacological properties// *Brain Res.* -1981. -216. -N1. -P.61-71.
101. Papakostopoulos D., Banerji N., Pocock P. "Brain electrical potentials during goal-directed self-paced skilled performance in Parkinson's disease," *J. Psychophysiol.*, 3, No. 1, 94 (1989).
102. Petkov V.V., Stoyanova V., Popova Y. Changes in the serotonin, dopamine and noradrenaline levels in the cerebral cortex of rats trained for active and passive avoidance// *Acta psychol. et pharmacol. bulg.* -1989. -15. -N2. -P.28-32.
103. Piazza P.V., Fardico M., Russo D., Crescimanno G., Benigno A., Amato G. Facilitatory effect of ventral tegmental area 10 region on the attack behaviour in the cat: possible dopaminergic role in selective attention // *Exp. Brain Res.* - 1988. -72, № 1. - P. 109-116.
104. Polich J. "P300 in clinical applications: meaning, method and measurement," *Amer. J. EEG technol.*, 31, No. 3, 201-231 (1991).
105. Puizillout J.J., Gaudin-Chazal G., Sayadi A., Vigier D. Serotonergic mechanisms and sleep// *J. Physiol. (France)* -1981. -77. -N2-3. -P.415-424.
106. Rasmussen K., Strecker R.E., Jacobs B.L. Single unit response of adrenergic, serotonergic and dopaminergic neurons in freely moving cats to simple sensory stimuli// *Brain Res.* -1986. -369. -N.1-2, P. 336-340.
107. Sachar E., Baron M. The biology of affective disorders // "Annu. Rev. Neurosci. Vol. 2." Palo Alto, Calif. -1979. -P. 505-518.
108. Sara S. The locus coeruleus and cognitive function: attempts to relate noradrenergic enhancement of signal // *Noise in the brain to behavior // Physiol. Psychol.* . -1985. -13, №3. -P. 151-162.
109. Sastre J.-P., Jonvet M. Le comportement onirique du chat // *Physiol. And Behav.* . -1979. -22, №5. - P.570-578.
110. Scultz W. The reward signal of midbrain dopamine neurons // *News in physiological sciences.* - 1999. - 14. - P.249-255.

111. Segal M. Mechanisms of action of a noradrenaline in the brain // *Physiol. Psychol.* . -1985. -13, -№3. - P. 172-178.
112. Seguela P., Watkins K., Geffard M., Descarries L. Noradrenaline axon terminals in adult rat neocortex: an immunocytochemical analysis in serial thin sections // *Neuroscience.* - 1990. - 35, № 2. - P. 449-264.
113. Sherman A., Davidson A., Baruah S., Hegwood T., Wasiri R. Evidence of glutamatergic deficiency in schizophrenia // *Neurosci. Lett.* - 1991. - 121, № 1-2. - P. 77-80.
114. Simon H. Neurones dopaminergiques et comportement // *Arch. int. physiol. et biochim.* -1988. - 96, № 4. - P. 179-180.
115. Soubrie P. Reconciling the role of central serotonin neurons in human and animal behavior // *Behav. and Brain Sci.* - 1986. - 9. - N2. - P.319-363.
116. Sperry R. Some effects of disconnecting the cerebral hemispheres // *Biosci. Repts.* - 1982. - 2, N5. P.265-276.
117. Steinfels G.F., Heym J., Strecker R.E., Jacobs B.L. Behavioral correlates of dopaminergic unit activity in freely moving cats // *Brain Res.* - 1983. - 258. - P. 217-228.
118. Stevart C., Clayson D. A note on change in creativity by handedness over maturational time period // *J. Psychol.* - 1980. - 104, N1. P.39-42.
119. Stinus L., Simon H., Gaffori C., Le Moisl M. Analysis of the "Ventral mesencephalic tegmentum syndrome" possible involvement of A10 dopaminergic neurones // *Catecholamines/ New York e.a.* - 1979. - 1387-1389.
120. Strahlendorf H., Strahlendorf J., Barnes C. Endorphin-mediated inhibition of locus coeruleus neurons // *Brain Res.* . -1980. -191, № 1. -P. 284-288.
121. Swick D., Pineda J., Schacher S., Foote S.L. Locus coeruleus neuronal activity in awake monkeys: relationship to auditory P300-like potentials and spontaneous EEG // *Exp. Brain Res.* -1994. -101, № 1. -P. 86-92.
122. Tanaka E., North R.A. Actions of 5-hydroxytryptamine on neurons of the rat cingulate cortex // *J. Neurophysiol.* -1993. -69. -N5. -P.1749-1759.
123. Telegdy G., Kovacs G.L. Differences in participation of serotonergic mechanisms in organization of fear- and non-fear-motivated conditioned behaviour // "Abh. Akad. Wiss. DDR. Abt. Math., Naturwiss., Techn." -1979. -N5. -P.285-291.
124. Toda K. Response of raphe magnus neurons after acupuncture stimulation in rat // *Brain Res.* -1982. -242. -N2. -P.350-353.
125. Warren L.R., Haueter E.S. Alpha asymmetry as function of cognitive mode: the role lateral eye movements // *Int. J. Neurosci.* - 1981. -13, N2-3. P.137-141.
126. Wenk G., Hughey D., Boundy V., Kim A., Walker L., Olton D. Neurotransmitters and memory: role of cholinergic, serotonergic and noradrenergic systems // *Behav. Neurosci.* - 1987. - 101. - N3. - P.325-332.
127. Wesemann W., Hasse C., Pohlner K., Clement H.V., Weiner N., Gemsa D. Effects of light-dark cycle and stress on central serotonin metabolism and on lymphocyte subpopulations // *Psychol. Beitr.* -1994. -36. -N 1-2. -P.126-132.