

СОДЕРЖАНИЕ

Раздел 9. Экспериментальные исследования психофизиологической проблемы.

1. Безденежных Б. Н. Изучение структуры поведения методом вторичного дифференцированного ответа
2. Воробьева Е. В., Ермаков П. Н. Мотивация достижения и спектральная мощность ЭЭГ при выполнении вербальных операций
3. Греченко Т.Н. Осцилляторы развивающегося организма
4. Данилова Н. Н. Метод микроструктурного анализа осцилляторной активности мозга: новый взгляд на ритмогенез и функции ЭЭГ
5. Дикая Л. А. Экспериментальное исследование паттернов ЭЭГ-активности
6. Иванов М.В. Исследование пространственных представлений в рамках процессуальных и шизотипических расстройств (половозрастной аспект)
7. Марченко О.П. Электрические потенциалы мозга при произвольном запоминании слов
8. Радченко Г. С. Психофизиологический анализ влияния типа вегетативной регуляции на результат прослушивания музыкального произведения
9. Созинов А. А., Гринченко Ю. В. Оценка динамики обучения в эмоциональных состояниях разной валентности
10. Соловьева О. А. Формирование нового элемента опыта на разных этапах онтогенеза: предварительные итоги
11. Суполкина Н. С. О возможности использования патопсихологического эксперимента в исследовательских целях на примере методики «оправдание предпочтений»
12. Хлудова Л. К. Психофизиологические механизмы пластичности
13. Черноризов А.М., Шехтер Е.Д., Зимачев М. М., Гадельшина Д. Ф. Модульная организация механизмов ахроматического зрения: от человека к простым нервным системам

IX

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОБЛЕМЫ****ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОВЕДЕНИЯ МЕТОДОМ ВТОРИЧНОГО
ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОГО ОТВЕТА¹***Б. Н. Безденежных*Институт психологии РАН (Москва)
bezbornik@mail.ru

Представлены экспериментальные данные, полученные с применением оригинальной процедуры «вторичного дифференцированного ответа». Во время быстрого печатания предложения одним пальцем испытуемому предъявляли звуковой стоп-сигнал. В ответ он должен прекратить или продолжать печатать в зависимости от того, какую букву (согласную или гласную) он напечатал или собирается напечатать. Результаты рассматриваются с позиций теории функциональных систем П. К. Анохина.

Ключевые слова: точностные действия, функциональные системы, взаимодействия систем, афферентный синтез, акцептор результатов действия.

Введение

Ранее нами было показано, что быстрое печатание предложения одним пальцем без пропуска между словами представляет собой последовательность точностных действий (Безденежных, Пашина, 1987; Безденежных, 2004). Каждое действие испытуемый начинает саккадическим движением глаз (СДГ) на очередную клавишу (букву), затем фиксирует взор на ней и заканчивает действие нажатием этой буквы. Примерно за 100 мс до и 50 мс после СДГ развивается системный процесс – афферентный синтез (АС), по П. К. Анохину, во время которого между собой объединяются системы, обеспечивающие это действие (Безденежных, 2004). Причем СДГ на последующую букву развивается в момент нажатия на предшествующую букву. Иными словами, АС напечатания буквы развивается во время завершения напечатания предшествующей буквы. Согласно теории функциональных систем,

1 Работа поддержана грантами РГНФ № 09-06-00652а, № 08-06-00250а, РФФИ № 10-06-00-259а и НШ-3752.2010.6 «Системная психофизиология».

действие завершается сопоставлением параметров от достигнутого результата с параметрами, ожидаемыми в акцепторе результатов действия (АРД). Между системами завершающегося действия и системами формирующегося действия осуществляются взаимодействия. Это взаимодействия оказывает влияние на характеристики очередного действия – эффект последовательности. В рамках проблемы межсистемных отношений возникает вопрос, какие системы доминируют в этот переходный период от одного действия к последующему.

Процедура и метод исследования

Для решения этого вопроса мы разработали оригинальную экспериментальную процедуру – изменение действия в ответ на стоп-сигнал. Она предназначена для выявления степени готовности субъекта к распознаванию буквы в печатаемом предложении по сигналу. В создании этой экспериментальной модели мы исходили из следующего простого рассуждения. Если испытуемый отвечает одним и тем же движением, но с разным временем на один и тот же сигнал, который в одном случае связан с напечатанной буквой, а в другом случае – с буквой, которую он планирует нажать, то причиной этого является разное время восприятия этих букв. Процедура, в которой испытуемый прерывает в ответ на стоп-сигнал основное действие и совершает другое действие, получила название «вторичной реакции». Мы назвали предложенную нами процедуру «вторичный дифференцированный ответ».

В экспериментах участвовали 24 испытуемых (по 12 человек мужского и женского пола) в возрасте от 18 до 22 лет, все правши, и они участвовали в других экспериментах с печатанием предложений одним пальцем. Первая экспериментальная задача заключалась в следующем. Испытуемый быстро печатал четыре предложения по 75 раз без пропуска между словами: *нарежьбукеталыхраз, паренексбежалутром, светлыйботувезмеха и волкбежиткморюслез*. В случайном порядке во время нажатия буквы раздавался звуковой стоп-сигнал – тон длительностью 50 мс и с частотой 500 Гц. Стоп-сигнал появлялся примерно в 20% печатаемых предложений. Если стоп-сигнал появлялся после нажатия гласной (согласной), то нужно было как можно быстрее повторно нажать эту букву. Если стоп-сигнал появлялся после нажатия согласной (гласной), то нужно было продолжать быстро печатать предложение до конца. Во второй экспериментальной задаче, как и в первой, испытуемый быстро печатал три предложения по 75 раз. В случайном порядке во время нажатия буквы раздавался стоп-сигнал. Он появлялся примерно в 20% печатаемых предложений. Если этот сигнал появлялся перед нажатием гласной (согласной), то нужно было как можно быстрее повторно нажать только что напечатанную букву. Если стоп-сигнал появлялся перед согласной (гласной), то нужно было продолжать быстро печатать предложение до конца.

Для одной половины испытуемых стоп-сигнал был связан с гласной буквой, для другой половины этот сигнал был связан с согласной буквой. Стоп-сигнал предъявлялся в момент нажатия буквы. Предъявление стоп-сигнала носило псевдослучайный характер, а именно: сигнал предъявлялся случайно, но исключались случаи его предъявления подряд в последовательных процессах напечатания предложения; сигнал предъявлялся с одинаковой вероятностью после гласной и согласной букв.

Таким образом, в двух экспериментальных задачах один и тот же физический раздражитель предъявляется в одни и те же моменты деятельности, и испытуемые

должны были выполнять в ответ на предъявления стоп-сигнала одинаковые по двигательным проявлениям действия в обеих процедурах. Различия между действиями заключались в том, что сигнал был связан в первой процедуре с распознаванием напечатанной буквы, а во второй процедуре – с распознаванием буквы, которую испытуемый планирует напечатать.

Во время печатания регистрировали и записывали на отдельные каналы моменты нажатий клавиш (актограмму – АКГ), вертикальную и горизонтальную составляющие электроокулограммы (ЭОГ). Момент предъявления стоп-сигнала в виде стробического сигнала записывали на один канал с актограммой.

Всего всем испытуемым должно быть предъявлено 1080 стоп-сигналов в первой и такое же количество во второй экспериментальных задачах. В соответствии с программой в каждой задаче в ответ на стоп-сигнал они 540 раз должны давать ответ в виде повторного нажатия буквы и 540 раз после сигнала продолжать печатать предложение. По всей выборке испытуемых проводили сравнение: а) времени повторного нажатия буквы в первой и второй задачах; б) времени нажатия следующей после стоп-сигнала буквы в случаях продолжения печатания предложения в первой и второй задачах; в) времени повторного нажатия буквы и времени нажатий следующей после стоп-сигнала буквы в случаях продолжения печатания предложения по отдельности для первой и второй задач. Проводили анализ ошибок, которые испытуемые совершали после стоп-сигнала. Сравнивали количество ошибок в первой и второй задачах.

Результаты

Ошибки. К типичным ошибкам мы отнесли следующие действия: а) продолжение печатания предложения после стоп-сигнала, требующего повторного нажатия буквы; б) повторное нажатие буквы после стоп-сигнала, требующего продолжения печатания; в) пропечатывание нескольких букв после стоп-сигнала с правильным повторным нажатием; г) задержка времени начала действия после стоп-сигнала в 2 с и больше. При выполнении второй задачи количество ошибок оказалось достоверно большим, чем при выполнении первой задачи.

Время нажатий букв. После вычета ошибочных действий и выравнивания количества правильных действий по всем ситуациям в анализ было взято по 340 измерений из каждой выполняемой задачи: время повторного нажатия и время нажатия первой буквы после сигнала при продолжении печатания предложения.

Попарное сравнение этих измерений показало:

а) время повторного ответа на стоп-сигнал, связанный с нажатой буквой (первая задача), меньше, чем на сигнал, связанный с буквой, которую испытуемый планирует напечатать (вторая задача), – эти показатели составляют соответственно 581 ± 138 мс и 714 ± 200 мс ($t = -5,360$, $df = 339$, $p = 0,0000$);

б) при продолжении печатания время напечатания буквы после стоп-сигнала при выполнении первой задачи меньше, чем при выполнении второй задачи, – эти показатели составляют соответственно $733 \pm 177,8$ мс и $1008,7 \pm 286,8$ мс ($t = -7,678$, $df = 339$, $p = 0,0000$);

в) время повторного напечатания буквы меньше времени напечатания буквы после стоп-сигнала при продолжении печатания как при выполнении первой задачи ($t = -6,348$, $df = 339$, $p = 0,0000$), так и при выполнении второй ($t = -4,601$, $df = 339$, $p = 0,0000$) задачи.

Электроокулографические показатели. При предъявлении стоп-сигнала в данном эксперименте в ответ этот сигнал в обеих задачах испытуемые совершали саккадические движения глаз с напечатанной буквы на следующую букву и фиксировали на ней взор. После этого они совершали несколько нерегулярных саккадических движений глаз и, в зависимости от момента предъявления сигнала, повторно нажимали букву или продолжали печатать. Сравнение времени фиксации взора на первой букве после сигнала при выполнении первой и второй задачи показал, что в первой задаче, когда нужно распознать напечатанную букву, это время фиксации взора, равное (295 ± 85 мс), было меньше, чем это же время при распознавании планируемой для напечатания буквы (340 ± 110 мс). Различия между временами этих фиксаций взора достоверные ($t = -4,355$, $df = 289$, $p = 0,0003$).

Все испытуемые в своих отчетах отметили, что первую задачу выполнять значительно легче, чем вторую.

Заключение

Итак, эксперименты показали, что дифференцированные ответы в виде повторного нажатия буквы или в виде продолжения печатания на стоп-сигнал, требующий распознавания напечатанной буквы (первая задача), значительно быстрее, чем выполнение этих же ответов на стоп-сигнал, требующий распознавания буквы, на которую субъект перевел взор и собирается ее напечатать (вторая задача). Показано также, что количество ошибок при выполнении первой задачи значительно меньше, чем при выполнении второй задачи. Все эти факты подтверждают нашу гипотезу о том, что субъект быстрее воспринимает напечатанную букву, чем букву, на которую он собирается нажать.

При анализе результатов наблюдается очень интересная закономерность в ответах во второй задаче. В этой задаче испытуемые в ответ на стоп-сигнал должны распознать очередную букву после нажатой буквы. В одном случае после распознавания этой буквы они должны были отвечать быстрым повторным нажатием другой буквы. В другом случае после распознавания буквы испытуемые должны были быстро нажать распознанную букву. В экспериментах типа «стимул–реакция» первый описанный ответ относится к ответу на несовместимый с ответом сигнал, как, например, ответ в задаче Струппа. Второй ответ классифицируется как ответ на совместимый сигнал. По данным разных авторов, время ответа на «несовместимый сигнал» значительно превосходит время ответа на «совместимый сигнал» (Verleger, 1991). Однако в наших экспериментах время ответа именно на «несовместимый сигнал» было короче, чем время ответа на «совместимый сигнал». Объяснить этот феномен можно только с позиции нашей гипотезы о том, что набор систем, обеспечивавших действие, сохраняется после реализации этого действия и в момент предъявления сигнала, т. е. примерно через 100 мс после начала процесса афферентного синтеза для очередного действия, и является доминирующим по отношению к формирующемуся набору систем. Поскольку реальное действие закончилось нажатием буквы, то этот набор систем связан с активностью акцептора результатов действия или образа действия. Этот вывод согласуется с ответом М. Жиннеро на вопрос, поставленный еще в 1953 г. Л. Виттгенштейном: «Когда я поднимаю руку, что остается после вычитания факта моей поднятой руки?». Ответ был следующий: «Мы считаем, что остается внутренняя модель (репрезентация) того, что привело к поднятию руки» (Jeannerod, 1999, с. 3).

В данном исследовании мы подтверждаем вывод, сделанный нами ранее, о том, что внешне наблюдаемое перекрытие систем двух действий связано с переходными процессами от одного действия к другому. Во время переходного процесса осуществляется взаимодействие между системами этих действий, причем системы завершеного действия в виде акцептора результатов действия или образа в этом взаимодействии являются доминирующими, более доступными к осознанной оценке. Здесь можно выявить прямую аналогию с некоторыми выводами, которые сделал один из специалистов по изучению сознания, М. Велманс, в своей обзорной работе (Velmans, 1991). Он утверждал, что в речевой деятельности человек совершает до двенадцати изменений форм языка, и только некоторый конечный результат этой активности осознается. По его мнению, мы осознаем, что хотим сказать только после того, как это сказали. В ситуации экспериментальных стимульных процедур, по мнению М. Велманса, субъект осознает стимул только после действия распознавания, а собственный ответ на стимул осознает после того, как завершит его. То, что наши испытуемые отмечают трудности в выполнении второй задачи, по-видимому, связано с тем, что сигнал требует прерывания активности акцептора результатов завершающегося действия и тем самым нарушает выработанное в процессе тренировки отношение между системами.

Почему так важно завершение действия с полным «отчетом» его в акцепторе результатов? Как пишет П. К. Анохин: «Именно этот аппарат дает единственную возможность организму исправить ошибку поведения или довести несовершенные поведенческие акты до совершенных» (Анохин, 1978, с. 95). М. Жинеро буквально повторяет эту мысль: «Реальное взаимодействие с окружающей средой, в конечном счете, стабилизирует внутренние репрезентации действий и обеспечивает постоянное их совершенствование для более эффективного выполнения действий» (Jeannerod, 1999, р. 2). С рассматриваемых нами позиций в акцепторе результатов действия по достижению результата вносятся коррекции в межсистемные отношения, что, по-видимому, и приводит в конечном итоге к совершенствованию навыка.

Литература

- Анохин П. К. Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем. М.: Наука, 1978.
- Безднежных Б. Н. Динамика взаимодействия функциональных систем в структуре деятельности. М.: Изд-во ИП РАН, 2004.
- Безднежных Б. Н., Пашина А. Х. Структура ЭЭГ-активности при печатании предложения на пишущей машинке // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 185–197.
- Jeannerod M. The 25th Bartlett lecture. To act or not to act: Perspectives on the representation of actions // The Quarterly Journal of Experimental Psychology. 1999. V. 52A. № 1. P. 1–29.
- Velmans M. Is human information processing conscious? // Behavioral and Brain Sciences. 1991. V. 14. № 4. P. 651–726.
- Verleger R. Sequential effects on response times in reading and naming colored color words // Acta Psychologica. 1991. V. 77. P. 167–189.

МОТИВАЦИЯ ДОСТИЖЕНИЯ И СПЕКТРАЛЬНАЯ МОЩНОСТЬ ЭЭГ ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ВЕРБАЛЬНЫХ ОПЕРАЦИЙ¹

Е. В. Воробьева, П. Н. Ермаков

Факультет психологии Южного федерального университета (Ростов-на-Дону)
pflab@psyf.rsu.ru

В работе рассматриваются результаты изучения особенностей спектральной мощности ЭЭГ при выполнении вербальных операций: вербально-ассоциативной деятельности и арифметического счета у испытуемых с разной выраженностью мотивации достижения.

Ключевые слова: ЭЭГ, спектральная мощность, близнецы, мотивация достижения.

Мотивация достижения – психологическая категория, обозначающая стремление человека добиться значимых (весомых) результатов в определенной деятельности (чаще всего результаты связывают с учебной или профессиональной деятельностью) (Гордеева, 2006). Согласно результатам психофизиологических исследований (Шапкин, 1999; и др.), мотивированные на успех люди достаточно высоко активированы еще до инструкции экспериментатора, что свидетельствует об их ориентированном на достижение восприятии данной ситуации и напряженном уровне ожиданий. В последние годы появились работы, связывающие степень мотивированности субъекта на достижения с активацией допаминэргической системы мозга (Tomer et al., 2008). В более ранних работах мы исследовали особенности ЭЭГ и событийно-связанных потенциалов при актуализации мотивации достижения непосредственно во время регистрации электрофизиологических показателей (Воробьева, 2006); а также рассматривали результаты применения близнецового метода (Воробьева и др., 2009).

В данной работе рассматриваются особенности спектральной мощности ЭЭГ при выполнении вербальных операций (вербально-ассоциативной деятельности и арифметического счета) лицами с разным уровнем мотивации достижения. Основной гипотезой послужило предположение о том, что спектральная мощность ЭЭГ будет различаться у лиц с разным уровнем мотивации достижения как в фоне, так и при выполнении вербальных операций.

Процедура и методы исследования

В работе участвовали 102 пары монозиготных (МЗ) близнецов в возрасте от 14 до 26 лет (из них мужского пола – 48 пар, женского – 54 пары), 98 пар дизиготных (ДЗ) близнецов (мужского пола – 46 пар, женского – 52 пары), проживающих в г. Ростове-на-Дону и пригородах. Средний возраст испытуемых – 18,6 лет. Для диагностики зиготности близнецов использовался метод анализа полисимптомного сходства (Талызина и др., 1991). Диагностика мотивации достижений осуществлялась с помощью «Опросника мотивации достижений» А. Мехрабиана (Практикум..., 2001). Компьютерная обработка результатов проводилась по программе Statistica 6.0. Для записи ЭЭГ использовался электроэнцефалограф «Энцефалан», версия «Элитная-М» 5.4-10-2.0 (13.02.2004) производства МТБ «Медиком» г. Таганрог.

1 Исследование выполнено при финансовой поддержке РГНФ в рамках научно-исследовательского проекта РГНФ («Исследование интеллекта и мотивации достижения близнецов»), проект № 08-06-00753а.

Регистрация осуществлялась в изолированной комнате. Запись ЭЭГ проводилась по международному стандарту установки электродов по схеме 10–20%. Использовался 21 электрод (Fpz, Fz, Cz, Pz, Oz, Fp1, Fp2, F7, F3, F4, F8, T3, C3, C4, T4, T5, P3, P4, T6, O1, O2), монополярная схема с ипсилатеральными ушными референтами. Сопротивление электродов не превышало 10 кОм. Фильтрация ЭЭГ осуществлялась в диапазоне 0,5–70 Гц. Последовательность функциональных проб при записи ЭЭГ: «фон», «открыть глаза» (ОГ), «закрыть глаза» (ЗГ), проба «вербальные ассоциации» (придумывание слов на букву «а»); проба «арифметический счет» (сложение 7). Пробы ОГ и ЗГ использовались для оценки соответствия ЭЭГ параметрам нормы. Для отслеживания и подавления артефактов использовались регистрация электромиограммы (ЭМГ), электроокулограммы (ЭОГ), электрокардиограммы (ЭКГ). Выбирались 10 секундные безартефактные участки фоновой ЭЭГ, а также ЭЭГ в пробе «вербальные ассоциации» и «арифметический счет», которые подвергались обработке в режиме постреального времени с оценкой абсолютной спектральной мощности в частотных диапазонах дельта1 (0,5–2,0 Гц), дельта2 (2,0–4,0 Гц), тета1 (4,0–6,0 Гц), тета2 (6,0–8,0 Гц), альфа1 (8,0–10,5 Гц), альфа2 (10,5–13,0 Гц), бета1 (13,0–24,0 Гц), бета2 (24,0–35,0 Гц).

Результаты исследования

Мощность общего диапазона альфа-ритма (8–13 Гц) у близнецов составила в правой и левой затылочной областях $34,5 \pm 16,9$ и $33,4 \pm 15,9$ мкВ². По t-критерию Стьюдента, анализ достоверности различий спектральной мощности ЭЭГ показал, что значимое увеличение мощности в пробе «Вербальные ассоциации» по сравнению с фоном происходит в дельта1-диапазоне в отведениях O1 ($T = 2,56$, $p < 0,05$), P3 ($T = 2,88$, $p < 0,05$), C3 ($T = 2,44$, $p < 0,05$), T5 ($T = 2,74$, $p < 0,05$), Cz ($T = 2,49$, Pz ($T = 2,24$, $p < 0,05$), F7 ($T = 3,06$, $p < 0,05$), T3 ($T = 2,62$, $p < 0,05$) (преимущество левого полушария); в дельта2-диапазоне в отведениях C3 ($T = 2,42$, $p < 0,05$), F4 ($T = 2,06$, $p < 0,05$), F3 ($T = 2,67$, $p < 0,05$), Fp1 ($T = 2,19$, $p < 0,05$), F8 ($T = 2,00$, $p < 0,05$), F7 ($T = 2,16$, $p < 0,05$), Fz ($T = 2,20$, $p < 0,05$),

В пробе «Арифметический счет» в дельта1-диапазоне значимое увеличение мощности по сравнению с фоном происходит в отведениях T5 ($T = 2,49$, $p < 0,05$), T3 ($T = 2,47$, $p < 0,05$) (представлено левое полушарие). В дельта2-диапазоне значимое увеличение мощности по сравнению с фоном происходит в отведениях T5 ($T = 2,09$, $p < 0,05$), T6 ($T = 2,21$, $p < 0,05$), C3 ($T = 2,50$, $p < 0,05$), C4 ($T = 3,26$, $p < 0,05$), Cz ($T = 3,08$, $p < 0,05$), F8 ($T = 3,26$, $p < 0,05$), T3 ($T = 2,04$, $p < 0,05$), T4 ($T = 3,01$, $p < 0,05$), F3 ($T = 2,43$, $p < 0,05$), F4 ($T = 4,31$, $p < 0,05$), Fz ($T = 2,24$, $p < 0,05$) (представлены оба полушария). Значимое увеличение мощности по сравнению с фоном происходит в тета1-диапазоне в отведениях O2 ($T = 2,07$, $p < 0,05$), Oz ($T = 2,75$, $p < 0,05$), P3 ($T = 2,77$, $p < 0,05$), P4 ($T = 3,27$, $p < 0,05$), Pz ($T = 2,42$, $p < 0,05$), T5 ($T = 3,14$, $p < 0,05$), T6 ($T = 2,26$, $p < 0,05$), C3 ($T = 2,72$, $p < 0,05$), C4 ($T = 3,75$, $p < 0,05$), Cz ($T = 4,85$, $p < 0,05$), F7 ($T = 3,20$, $p < 0,05$), F8 ($T = 2,89$, $p < 0,05$), T3 ($T = 3,05$, $p < 0,05$), F3 ($T = 3,40$, $p < 0,05$), F4 ($T = 3,44$, $p < 0,05$), Fz ($T = 3,45$, $p < 0,05$).

Мотивация достижения и ЭЭГ в фоне

В результате однофакторного дисперсионного анализа (независимая переменная: уровень самоприписываемой мотивации достижения близнецов (3 градации:

1 – мотивация избегания неудачи, 2 – средневыраженная мотивация достижения, 3 – мотивация стремления к успеху; зависимая переменная – абсолютные значения спектральной мощности биопотенциалов в фоновой пробе, мкВ²) было получено, что существуют значимые различия в спектральной мощности ЭЭГ у близнецов с разным уровнем мотивации достижения: в дельта1-диапазоне для отведений P4 (F = 3,17, p<0,05), C4 (F = 3,41, p<0,05), T6 (F = 3,71, p<0,05), T4 (F = 4,19, p<0,05), F8 (F = 3,49, p<0,05); в дельта2-диапазоне для отведений P3 (F = 3,42, p<0,05), Pz (F = 3,43, p<0,05); в тета2-диапазоне – T3 (F = 3,68, p<0,05); альфа1-диапазоне – Fp² (F = 3,99, p<0,05), Fpz (F = 3,39, p<0,05). При этом в дельта1 диапазоне более высокому уровню мотивации достижения (стремлению к успеху) соответствовала более высокая спектральная мощность ЭЭГ. А в диапазоне дельта2 и альфа1, напротив, более высокому уровню мотивации достижения соответствовала более низкая мощность ЭЭГ (рисунок 1).

На рисунке 1 видно, что у лиц с выраженной мотивацией стремления к успеху в фоновой ЭЭГ достоверно более высокая мощность дельта1-диапазона в правой гемисфере, чем у лиц без преобладающей мотивации достижения и лиц с мотивацией избегания неудачи (что может быть интерпретировано, как большая активация у первых коры правого полушария со стороны подкорковых структур). У лиц с выраженной мотивацией избегания неудачи в фоновой ЭЭГ достоверно более высокая мощность альфа1-диапазона в переднефронтальной области, чем у лиц без преобладающей мотивации достижения и лиц с мотивацией стремления к успеху. У лиц

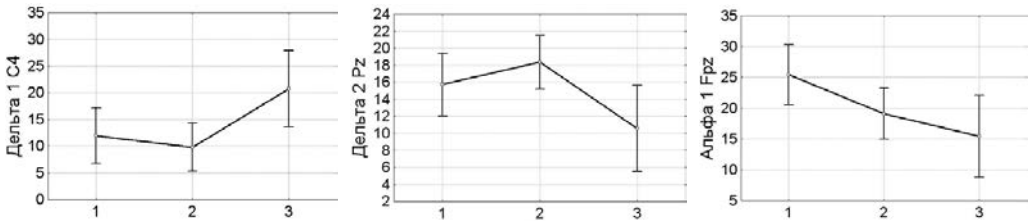


Рис. 1. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (Ось X – независимая переменная: уровень самоприписываемой мотивации достижения близнецов (1 – мотивация избегания неудачи, 2 – средневыраженная мотивация достижения, 3 – мотивация стремления к успеху); Ось Y – зависимая переменная – абсолютные значения спектральной мощности биопотенциалов в фоновой пробе, мкВ²)

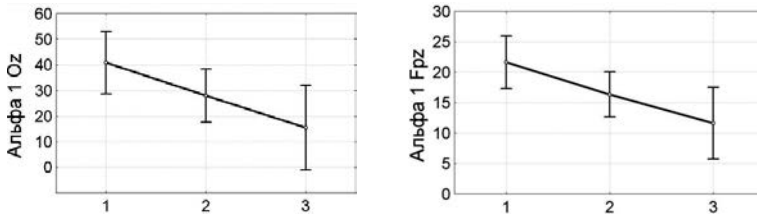


Рис. 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (Ось X – независимая переменная: уровень самоприписываемой мотивации достижения близнецов (1 – мотивация избегания неудачи, 2 – средневыраженная мотивация достижения, 3 – мотивация стремления к успеху); Ось Y – зависимая переменная – абсолютные значения спектральной мощности биопотенциалов в пробе «Вербальные ассоциации», мкВ²)

с невыраженной мотивацией достижения в фоновой ЭЭГ достоверно более высокая мощность дельта2-диапазона в париетальной области. Мотивация достижения и ЭЭГ в пробе «Вербальные ассоциации». В результате однофакторного дисперсионного анализа было получено, что значимые различия в спектральной мощности ЭЭГ у близнецов с разным уровнем мотивации достижения зарегистрированы в альфа1-диапазоне для отведений Fp^2 ($F = 5,46$, $p < 0,01$), Fpz ($F = 3,95$, $p < 0,05$), $Fp1$ ($F = 3,43$, $p < 0,05$), Oz ($F = 3,21$, $p < 0,05$) (рисунок 2).

На рисунке 2 видно, что у лиц с выраженной мотивацией избегания неудачи в ЭЭГ при выполнении вербально-ассоциативной деятельности достоверно более высокая мощность альфа1-диапазона в переднефронтальной и центральной окципитальной областях, чем у лиц без преобладающей мотивации достижения и лиц с мотивацией стремления к успеху.

Мотивация достижения и ЭЭГ в пробе «Арифметический счет»

В результате однофакторного дисперсионного анализа (независимая переменная: уровень самоприписываемой мотивации достижения близнецов (3 градации: 1 – мотивация избегания неудачи, 2 – средневыраженная мотивация достижения, 3 – мотивация стремления к успеху; зависимая переменная – абсолютные значения спектральной мощности биопотенциалов в пробе «Арифметический счет», mkB^2) было получено, что значимые различия в спектральной мощности ЭЭГ у близнецов с разным уровнем мотивации достижения зарегистрированы в дельта1-диапазоне для отведений $T4$ ($F = 5,92$, $p < 0,01$), $T6$ ($F = 3,24$, $p < 0,05$), $C4$ ($F = 3,24$, $p < 0,05$), $F4$ ($F = 3,19$, $p < 0,05$), $F8$ ($F = 4,47$, $p < 0,05$); в дельта2-диапазоне – $T6$ ($F = 3,73$, $p < 0,05$), $T4$ ($F = 3,61$, $p < 0,05$), $F8$ ($F = 4,00$, $p < 0,05$), а также в альфа1-диапазоне для отведения Fp^2 ($F = 3,27$, $p < 0,05$) (рисунок 3).

На рисунке 3 видно, что у лиц с выраженной мотивацией избегания неудачи в ЭЭГ при выполнении арифметического счета достоверно более высокая мощность альфа1-диапазона в переднефронтальной области справа, чем у лиц без преобладающей мотивации достижения и лиц с мотивацией стремления к успеху. У лиц с выраженной мотивацией стремления к успеху в ЭЭГ при выполнении арифметического счета достоверно более высокая мощность дельта1, 2-диапазона в центральных, фронтальных и темпоральных областях правой гемисферы.

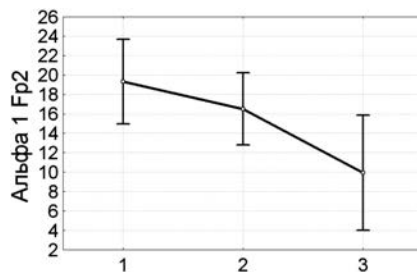


Рис. 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (Ось X – независимая переменная: уровень самоприписываемой мотивации достижения близнецов (1 – мотивация избегания неудачи, 2 – средневыраженная мотивация достижения, 3 – мотивация стремления к успеху); Ось Y – зависимая переменная – абсолютные значения спектральной мощности биопотенциалов в пробе «Арифметический счет», mkB^2)

Заключение

Установлено, что у лиц с выраженной мотивацией избегания неудачи в фоновой ЭЭГ констатируются более высокие (по сравнению с другими испытуемыми) значения спектральной мощности альфа1-диапазона, при этом указанное соотношение сохраняется и в условиях когнитивной нагрузки. Интересно соотнести полученные нами данные с результатами работы, выполненной Е. А. Умрюхиным и соавторами, в которой было установлена большая эффективность выполнения тестовых заданий с элементами запоминания и предсказания испытуемыми с исходно высокой мощностью именно низкочастотного альфа-ритма (Умрюхин и др., 2009). В работах О. М. Разумникова и соавторов также было установлено, что большая мощность низкочастотного альфа-диапазона связана с более высокой вербальной креативностью (Разумникова и др., 2009). Следовательно, выраженность низкочастотного альфа-ритма в фоновой ЭЭГ является индикатором не только успешности выполнения подобного рода когнитивных заданий, но и наличия у испытуемых мотивации избегания неудачи. У лиц с выраженной мотивацией стремления к успеху наблюдались более высокие, по сравнению с остальной частью выборки, значения спектральной мощности ЭЭГ в диапазоне дельта-частот преимущественно правой гемисферы (как в фоновой пробе, так и при выполнении арифметического счета). У лиц со средневыраженной мотивацией достижения (без преобладания мотивации стремления к успеху или избегания неудачи) в фоновой пробе наблюдался значимо более высокий уровень спектральной мощности ЭЭГ дельта2-диапазона. Изменения в дельта-диапазоне могут быть связаны с процессами принятия решения (Basar, 2001). В клинических исследованиях была обнаружена зависимость спектральной мощности ЭЭГ дельта-диапазона от содержания эмоциональной стимуляции (Валеев, 2005).

Литература

- Валеев Р. Г., Труфакин С. В., Лецинская В. В., Леонова М. И., Афтанас Л. И., Козлов В. А. Анализ биоэлектрической активности головного мозга в условиях физиологического покоя и отрицательной эмоциональной активации у больных с психосоматическими расстройствами: бронхиальная астма // Бюллетень СО РАМН. №3 (117). 2005. С. 52–58.
- Воробьева Е. В. Интеллект и мотивация достижения: психофизиологические и психогенетические предикторы. М.: КРЕДО, 2006.
- Воробьева Е. В., Попова В. А. Исследование интеллекта и мотивации достижения близнецов // Российский психологический журнал. 2009. Т. 6. С. 46–53.
- Гордеева Т. О. Психология мотивации достижения. М.: Смысл, 2006.
- Практикум по психологии менеджмента и профессиональной деятельности / Под ред. Г. С. Никифорова, М. А. Дмитриевой, В. М. Снеткова. СПб.: Речь, 2001.
- Разумникова О. М., Тарасова И. В., Вольф Н. В. Особенности активации коры у лиц с высокой и низкой вербальной креативностью: анализ альфа 1,2-ритмов // Журнал высшей нервной деятельности. 2009. №5. Т. 59. С. 581–586.
- Талызина Н. Ф., Кривцова С. В., Мухаматулина Е. А. Природа индивидуальных различий: опыт исследования близнецовым методом. М.: МГУ, 1991.
- Умрюхин Е. А., Коробейникова И. И., Каратыгин Н. А. Успешность выполнения тестовых заданий студентами с различными спектральными характеристиками альфа-ритма фоновой электроэнцефалограммы // Физиология человека. 2009. Т. 35. №5. С. 33–39.

- Шапкин С. А. Методика изучения стратегий адаптации человека к стрессогенным условиям профессиональной деятельности // Проблемность в профессиональной деятельности: теория и методы психологического анализа / Под ред. Л. Г. Дикой. М.: Изд-во ИП РАН, 1999. С. 132–160.
- Basar E., C. Basar-Eroglu S. Karakas M. Schurmann Gamma, alpha, delta, and theta oscillations govern cognitive processes // *Int. J. Psychophysiol.* 2001. V. 39. P. 241–248.
- Tomer R., Rita Z. Goldstein, Gene-Jack Wang, Christopher Wong, Nora D. Volkow. Incentive motivation is associated with striatal dopamine asymmetry // *Biological Psychology.* 2008. V. 77. P. 98–101.

ОСЦИЛЛЯТОРЫ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ОРГАНИЗМА¹

Т. Н. Греченко

Институт психологии РАН (Москва)

grecht@mail.ru

В работе рассматривается гипотеза о механизме формирования нейронных систем на ранней стадии эмбриогенеза. Предполагается, что основу составляет осцилляторная активность нейронов, которая появляется на ранних стадиях дробления зиготы. Для проверки этого предположения выполнены опыты на эмбрионах травяной лягушки методом регистрации электрической активности отдельных бластомеров. Показано, что уже на первой стадии дифференциации прообразы нейронов генерируют осцилляции, частота которых ранжирется от 3–5 Гц до 35–40 Гц.

Ключевые слова: развитие, осцилляции, электрическая активность, эмбриогенез.

Осциллирующая активность нейронов обнаружена в разных отделах ЦНС, а спонтанная периодическая активность является характерной чертой развивающейся нейронной системы (Alle'ne et al., 2008; Furlan et al., 2008). Задолго до того, как органы чувств и движения начнут выполнять свои функции, спонтанная нейронная активность детектируется во многих отделах мозга: например, ганглиозные клетки сетчатки зародыша крысы спонтанно активны в то время, когда сетчатка еще слишком незрелая для того, чтобы передавать зрительную информацию. Во время пренатального периода фоторецепторов слишком мало, а биполярные клетки отсутствуют, биполярные клетки соединяются с фоторецепторами и ганглиозными клетками после рождения. Спонтанная активность развивающихся нейронов, хотя и не несет сенсорной информации, чрезвычайно важна для формирования связей нервной системы. Эксперименты показывают, что нарушение спонтанной электрической активности ганглиозных клеток (например, блокатором натриевых каналов тетродотоксином или электрическими воздействиями соответствующих параметров) изменяет настройку топографической проекции сетчатки и разведение синаптических входов от двух глаз. Эти явления обнаружены как при развитии зрительной системы, так и при ее регенерации у взрослых животных (Sretavan et al., 1988). Большая часть ретинальных ганглиозных клеток во время пренатального развития демонстрирует ритмические паттерны разрядов, причем каждая клетка имеет свой ритм. Когда же две рядом расположенные клетки коррелируют по разрядам, то они имеют общий ритм, рядом расположенные клетки синхронно генерируют электрическую активность и молчат (Maffei, Galli-Resta, 1990).

1 Работа поддержана грантами РГНФ №08-06-00250а, №09-06-00652а, РФФИ №09-06-00366.

В сетчатке ритмические разряды в виде спонтанных распространяющихся волн впервые появляются в пренатальном периоде и являются решающими для развития нейронных цепей внутри сетчатки и ЛКТ (Petit-Jacques, Bloomfield, 2008). Ранняя спонтанная активность провоцирует рост дендритов у ганглиозных клеток сетчатки (Mehta, Sernagor, 2006). В развивающейся сетчатке ганглиозные клетки разряжаются залпами потенциалов действия, которые требуют значительного увеличения концентрации внутриклеточного кальция с периодичностью в минуты. Эта периодическая активность распространяется во внутренних слоях сетчатки в виде волн, побуждающих рядом расположенные ганглиозные клетки разряжаться синхронно. Ретинальные волны оказываются критичными для формирования проекции сетчатки в первичные области центральной зрительной системы и влияют на развитие самой сетчатки (Firth et al., 2005). Приведены данные о роли спонтанной активности на ранних этапах формирования зрительной системы, хотя аналогичные факты существуют относительно организации движений, циркадианных ритмов и активирующей системы мозга.

Как же возникает спонтанная активность, которая оказывается столь существенной для создания нейронных ансамблей в созревающей нервной системе? Часть клеток имеет эндогенную по происхождению ритмику, которая в развитом организме выполняет множество различных функций. Можно предположить, что появление таких нейронов-генераторов происходит на ранних этапах дробления зиготы. Чтобы изучить этот процесс, необходимо обратиться к самому началу новой жизни – первым этапам в формировании нервной системы. Экспериментальные исследования, выполненные эмбриологами, показывают, что начало развития жизни связано с генерацией эндогенной осцилляторной активности. Эти осцилляции, постепенно распространяясь, охватывают всю яйцеклетку, а затем начинается дробление зиготы (Dumollard et al., 2002). Каковы же электрофизиологические характеристики зарождающихся клеток? На эмбрионах травяной лягушки были выполнены микроэлектродные регистрации электрической внутриклеточной активности отдельных бластомеров на разных этапах эмбриогенеза. Зарегистрирована активность 64 единиц. Результаты показали следующее: на ранних стадиях клеточной дифференциации (бластулы и гастрюлы) почти любая клетка имеет потенциал покоя от -20 мВ до -42 мВ. У 70% клеток зарегистрирована осцилляторная электрическая активность. Амплитуда колебаний составляла 5–15 мВ. Осцилляции организованы в веретена, содержащие до 40 колебаний возрастающей амплитуды. Продолжительность во времени такого веретена не является постоянной – у одной и той же бластулы вариации составляют от 200 мс до 15 сек. Частота колебаний от 3–5 кол/с до 30 кол/с. По мере развития эмбриона и перехода в стадию органогенеза количество клеток, имевших осциллирующую активность, снижалось.

На самой ранней стадии дробления бластомеры начинают образовывать кластеры, объединяющие прообразы нейронов, наделенных определенными свойствами (Muller, 2001). Применение колхицина тормозит или даже полностью блокирует этот процесс (Bozhkova et al., 1983). По-видимому, такая реорганизация поверхности, формирование кластеров является первым проявлением системообразующей функции электрически активных бластомеров. Уровень мембранного потенциала, ионные токи и мембранная проводимость зависят от стадии деления клетки (Гойда и др., 1992). Осцилляторная активность бластомеров генетически задана – торможение трансляции информации циклогексимидом приводит к острой деполяриза-

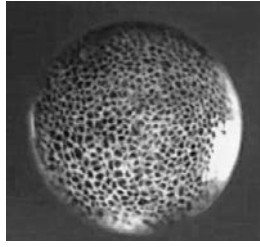


Рис. 1. Зигота травяной лягушки в стадии бластулы (изображение увеличено в 45 раз)

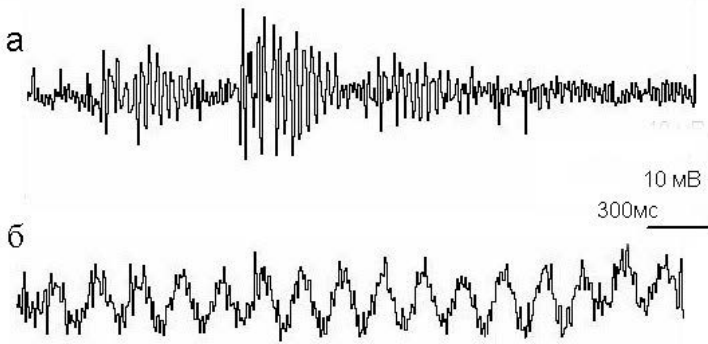


Рис. 2. Электрическая активность бластомера

а – веретенообразная активность частотой 35 Гц. Уровень мембранного потенциала бластомера – 35 мВ; б – низкочастотная синусоидальная активность частотой 5 Гц, зарегистрированная у того же самого бластомера. Длительность генерации этих колебаний – 15 с. Калибровка: 300 мс, 10 мВ

ции мембраны и полному уничтожению мембранных осцилляций, которые в норме соответствуют митотическим циклам во время синхронной дифференциации бластомеров (Кузень и др., 1980). Осцилляции мембранного потенциала зависят от аденилатциклазной системы.

Присутствие ритмической активности на самых ранних этапах развития у многих клеток приводит к предположению о том, что, во-первых, генетически заданная, инициирующаяся на самых ранних этапах развития активность может быть ориентиром для формирующейся нервной системы (клетки с этой ритмикой являются своеобразными «маркерами», размечающими путь связи между зарождающимися элементами будущей ЦНС); во-вторых, они становятся системообразующей основой для формирования различных функциональных ансамблей нейронов, и играют роль центров, вокруг которых создается своеобразное синаптическое «кружево» – множество клеток с синаптическими переключениями, обладающих определенными свойствами и задействованные в различных жизненных задачах организма (O'Donovan, 1999). Так как клетки – носители генетически заданной пейсмекерной программы – становятся структуро-образующими элементами, формирующими вокруг себя систему синаптически связанных клеток, то от их собственных врожденных свойств зависят многие особенности

создаваемых нейронных систем, а следовательно, и поведенческих особенностей организма.

Так, экспериментальные данные показывают, что в основе инициации спонтанной активности, которая регистрируется у многих нейронов развивающейся ЦНС, лежат эндонейрональные по происхождению осцилляции, по крайней мере, некоторых нервных клеток. Спонтанная нейронная активность зависит от свойств, которыми наделены эти клетки, так как нейроны-генераторы определяют и характеристики нейронных ансамблей. Особенно важным свойством является высокая возбудимость рекуррентно соединенных развивающихся сетей и легко возникающее после повышенной активности снижение возбудимости. Предполагается, что в спинном мозге взаимодействие именно этих свойств отвечает за спонтанную активность нейронов (O'Donovan, 1999).

Литература

- Гойда О. А., Шабан В. В., Медина В. В. Электрофизиологические параметры ионной транспортной системы на ранних стадиях развития рыб и амфибий // Физиологический журнал. 1992. Т. 38. № 6. С. 102–105.
- Кузень С. И., Санагурский Д. И., Мурацик И. Г., Гойда О. А. Изменения трансмембранного потенциала развивающегося эмбриона вьюна при действии инсулина, торможении транскрипции и трансляции // Биофизика. 1980. Т. 25. № 4. С. 658–663.
- Alle'ne C., Cattani A., Ackman J. B., Bonifazi P., Aniksztejn L., Ben-Ari Y., Cossart R. Sequential generation of two distinct synapse-driven network patterns in developing neocortex // J. Neurosci. 2008. № 28 (48). P. 12851–12863.
- Bozhkova V. P., Palmback L. R., Khariton V. Yu., Chaylakhyan L. M. Organization of the surface and adhesive properties of cleavage furrows in loach (*Misgurnus fossilis*) eggs // Exp Cell Res. 1983. V. 149. № 1. P. 129–39.
- Dumollard R., Carroll J., Dupont G., Sardet Ch. Calcium wave pacemakers in eggs // Journal of Cell Science. 2002. V. 115. P. 3557.
- Firth S. I., Wang C. T., Feller M. B. Retinal waves: mechanisms and function in visual system development // Cell Calcium. 2005. V. 37. № 5. P. 425–32.
- Furlan F., Taccola G., Grandolfo M., Guasti L., Arcangeli A., Nistri A., Ballerini L. ERG conductance expression modulates the excitability of ventral horn gabaergic interneurons that control rhythmic oscillations in the developing mouse spinal cord // J. Neurosci., 2007. V. 24. P. 919–928.
- Maffei L., Galli-Resta L. Correlation in the discharges of neighboring rat retinal ganglion cells during prenatal life // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. V. 87. P. 2861–2864.
- Mehra V., Sernagor E. Early neural activity and dendritic growth in turtle retinal ganglion cells // Eur J Neurosci. 2006. V. 24. № 3. P. 773–86.
- Muller H. A. Of mice, frogs and flies: generation of membrane asymmetries in early development // Dev Growth Differ. 2001. V. 43 (4). P. 327–342.
- O'Donovan M. J. The origin of spontaneous activity in developing networks of the vertebrate nervous system // Curr Opin Neurobiol. 1999. Feb. № 9 (1). P. 94–104.
- Petit-Jacques J., Bloomfield S. A. Synaptic Regulation of the light-dependent oscillatory currents in starburst amacrine cells of the mouse Retina // J Neurophysiol. 2008. V. 100. P. 993–1006.
- Sretavan D. W., Shatz C. J., Stryker M. P. Modification of retinal ganglion cell axon morphology by prenatal infusion of tetrodotoxin // Nature. 1988. Dec. V. 1. № 336 (6198). P. 468–471.

МЕТОД МИКРОСТРУКТУРНОГО АНАЛИЗА ОСЦИЛЛЯТОРНОЙ АКТИВНОСТИ МОЗГА: НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА РИТМОГЕНЕЗ И ФУНКЦИИ ЭЭГ¹

Н. Н. Данилова

МГУ им. М. В. Ломоносова (Москва)

danilovan@mail.ru

Методом микроструктурного анализа осцилляций показано, что в условиях активного внимания фронтальные отделы мозга управляют активностью модально-специфической сенсорной коры, что выражается в появлении антиципации, которая первично возникает во фронтальных отделах. Локальные нейронные сети работающего мозга типично синхронизируются на частотах гамма- и бета-ритма, генерируемых частотно-селективными генераторами, отображающими активность пейсмекерных нейронов, встроенных в локальные нейронные сети,

Ключевые слова: осцилляции, частотно-селективный генератор, эквивалентный диполь, пейсмекерный нейрон, локальная нейронная сеть.

ЭЭГ широко используется как в диагностике и контроле функциональных состояний, так и в качестве средства – изучения мозговых механизмов когнитивной деятельности человека. Открытие гамма-ритма как самостоятельного вида высокочастотной электрической активности мозга оказало огромное влияние на понимание роли осцилляторной активности мозга в процессах управления когнитивной деятельностью. Возрастание мощности гамма-ритма показано для самых различных когнитивных процессов: внимания, восприятия, опознании объекта, запоминания и сохранения информации в памяти и др. Это в значительной степени побудило исследователей пересмотреть свой взгляд на функции осцилляторной активности мозга. Сегодня частотные составляющие ЭЭГ рассматриваются скорее не как фон, оказывающий модулирующее влияние на деятельность, а как мозговой механизм, включенный в реализацию психических процессов. Однако, несмотря на большой интерес исследователей к осцилляторной активности мозга, многие вопросы продолжают оставаться без ответа. Не ясен ни сам механизм генерации высокочастотных осцилляций, ни способы, которыми гамма- и бета-осцилляции включаются в самые разнообразные когнитивные операции.

Для решения этих задач предлагается новый экспериментальный подход, позволяющий исследовать активность локальных нейронных сетей, на основе локализации источников генерации высокочастотной активности ЭЭГ в гамма- и бета-частотных диапазонах. Он включает создание «Метода микроструктурного анализа осцилляторной активности мозга», использующего данные многоканальной ЭЭГ для вычисления эквивалентных токовых диполей (модель подвижных диполей) для узкополосных частотных составляющих, извлекаемых частотной фильтрацией с шагом в 1 Гц из потенциалов, связанных с событиями (ERP). По полученным координатам эквивалентные диполи накладываются на структурные томографические магнитно-резонансные срезы индивидуального мозга. Сумма полученных диполей для выбранного кванта времени и частотного диапазона используется в качестве меры осцилляторной активности мозга (Данилова, Быкова, 2003). Метод позволяет исследовать мозговую структуру и динамику когнитивных процессов с высоким

1 Работа поддержана РФНФ проект № 10-06 00481а.

временным разрешением. Он базируется на пейсмекерной гипотезе происхождения высокочастотных ритмов ЭЭГ, являющейся альтернативой ансамблевой концепции генерации осцилляторной активности мозга. Пейсмекерная гипотеза исходит из представления о внутриклеточном происхождении ритмической активности мозга, предполагающего поддержание ритмической активности у нейрона, полностью изолированного от связей с другими клетками (Греченко, Соколов, 1979; Соколов, 1981). Эндогенная ритмическая активность «полностью изолированного нейрона» представлена последовательностью негативно-позитивных потенциалов, которые необязательно переходят в спайковые разряды. Нейроны, обладающие эндогенной активностью, принято называть пейсмекерными нейронами. В таких нейронах пейсмекерный механизм, взаимодействующий с хемовозбудимой и электровозбудимой мембраной, превращает нейрон в устройство «с встроенным управляемым генератором» (Соколов, Незлина, 2007). Эти внутриклеточные генераторы и определяют появление ритмов ЭЭГ (Соколов, 2003). Пейсмекерная гипотеза ритмогенеза отвечает базовым характеристикам нейронов. Современные экспериментальные данные свидетельствуют, что все биологические клетки, от нейронов до одноклеточных организмов, обладают способностью к генерации эндогенной волновой активности. Сегодня нейрон рассматривают как активно и динамично работающую часть машины – мощной вычислительной системы. Каждый нейрон состоит из множества потенциальных эндогенных генераторов, чьи характеристики обусловлены свойствами различных ионных каналов и плотностью их распределения по мембране. Каждый нейрон может выполнять свои осцилляторные функции множеством способов. Осцилляторные свойства нейронов контролируются нейронной сетью, в которую он включен. Нейроны с пейсмекерными свойствами широко представлены в самых различных структурах мозга и включены в самые различные психические функции.

Применение метода позволило ввести понятие частотно-селективных генераторов, отображающих активность пейсмекерного или пейсмекерных нейронов, встроенных в локальную нейронную сеть.

Исследование процессов активного и пассивного внимания показало, что для активности частотно-селективных гамма- и бета-генераторов характерна частотно-временная дискретность. Анализ мозговой локализации эквивалентных дипольных источников активированных гамма- и бета-генераторов позволяет выявлять локальные зоны структур мозга, в которых активирован тот или иной генератор. Этим способом можно получать карты очагов активности мозга при реализации самых различных когнитивных процессов. Мозговая локализация эквивалентных диполей активированных частотно-селективных генераторов характеризуется точечной привязкой к структуре мозга (Данилова, 2006). Повторно появляющиеся диполи, отображающие активность определенного частотно-селективного генератора, устойчиво сохраняют свою локализацию.

Предлагаемым методом было исследовано влияние внимания на восприятия звукового стимула, предъявляемого с фиксированным интервалом в 1,5 с. Выполнялась серия с пассивным вниманием (индифферентная) и серия с активным вниманием (моторная), требующая выполнения моторной реакции на выключение звука. Изучение внимания методом микроструктурного анализа показало, что при переходе от пассивного внимания к активному происходит изменение мозговой локализации активированных нейронных сетей. В условиях пассивного восприятия звука (индифферентная серия) локус активности возникает в модально-

специфической слуховой коре. В серии с выполнением моторной реакции на звук, требующей активного внимания, дополнительно возникает активация второй нейронной сети в области медиальной префронтальной коры и передней цингулярной. При этом активация обеих нейронных сетей представлена генераторами, работающими на общей частоте и имеющими одинаковую фазовую задержку относительно звукового стимула. Это один из примеров синхронизации активности пространственно удаленных нейронных сетей, которая формирует из них функциональную систему (Данилова, Быкова, 2003; Данилова, 2006). При этом активность во фронтальных зонах мозга возникает раньше, чем в модально-специфической коре, что указывает на лидирующую роль фронтальной коры в контроле процессов модально-специфической коры. Сам факт активации фронтальных отделов мозга на интервале 100 мс после стимула свидетельствует о том, что уже в составе сенсорного ответа происходит слияние двух потоков информации: top-down и bottom-up. Префронтальную и переднюю поясную кору описывают как систему исполнительного или целенаправленного внимания. Сопоставление локализаций диполей частотно-селективных гамма генераторов во временном окне на интервале 100 мс перед звуковым стимулом и во время сенсорного ответа – 100 мс после стимула показало их хорошее совпадение. Ожидание стимула активирует те же частотно-селективные гамма генераторы и с той же локализацией в мозге, как и сам стимул. Два очага активности, характерные для сенсорного ответа (во фронтальных отделах мозга и височной коре) возникают еще до предъявления стимула, на стадии его ожидания. Диполи во время антиципации и сенсорного ответа обнаруживают большое сходство по координатам. Это позволяет утверждать, что реакция антиципации не только управляет вниманием к стимулу по типу условного рефлекса, но также формирует образ самого стимула, что облегчает и ускоряет процесс опознания самого стимула. Таким образом, в лобной коре в условиях произвольного внимания возникает вспышка гамма-ритма, опережающая реакцию сенсорной коры. Эта антиципация гамма активности возникает в «зеркальных нейронах» или «нейронах интенции». Антиципация в сенсорной коре является следствием антиципации в лобных нейронах.

Таким образом, локализация в структурах мозга активированных частотно-селективных генераторов – эффективный способ выявления активированных локальных нейронных сетей (Данилова, 2009). Это позволяет рассматривать его в качестве эквивалента функциональной магнитно-резонансной томографии, но лишенного ее недостатка – низкого временного разрешения. Предлагаемый метод обнаруживает антиципацию, которая не может быть выявлена компонентным анализом вызванных потенциалов.

Литература

- Данилова Н. Н., Быкова Н. Б. Осцилляторная активность мозга и информационные процессы // Психология: современные направления междисциплинарных исследований / Под ред. А. Журавлёва, Н. Тарабриной. М.: Изд-во ИП РАН, 2003. С. 271–282.
- Данилова Н. Н. Роль высокочастотных ритмов электрической активности мозга в обеспечении психических процессов // Психология. Журнал ГУ-ВШЭ. 2006. Т. 3. № 2. С. 62–72.
- Данилова Н. Н. Неинвазивное отображение активности локальных нейронных сетей у человека по данным многоканальной регистрации ЭЭГ // Психология. Журнал ГУ-ВШЭ. 2009. Т. 6. № 1. С. 114–131.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПАТТЕРНОВ ЭЭГ-АКТИВНОСТИ У МУЗЫКАНТОВ В ПРОЦЕССЕ СОЧИНЕНИЯ МУЗЫКИ С РАЗЛИЧНОЙ ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ ОКРАСКОЙ¹

Л. А. Дукая

Южный федеральный университет (Ростов-на-Дону)

ldikaya@psyf.rsu.ru

В работе рассматриваются результаты экспериментального исследования специфических паттернов ЭЭГ-активности у студентов консерватории, обучающихся по специальности «композиция», в процессе мысленного сочинения мелодий с различной эмоциональной окраской. Сопоставлены ЭЭГ-корреляты сочинения музыки и других видов музыкальной деятельности – восприятия, мысленного воспроизведения мелодий.

Ключевые слова: сочинение музыки, эмоциональная окраска, биоэлектрическая активность коры мозга.

В XXI в. значительно возросло количество нейрофизиологических экспериментальных исследований сложных форм когнитивной деятельности человека, и прежде всего, мозговых механизмов творчества. При этом большое значение приобретает изучение мозговых механизмов истинного, внутренне мотивированного творческого процесса. Таким спонтанным творческим актом является сочинение музыки. Исследования нейрофизиологии музыкального творчества носят пока фрагментарный характер (Павлыгина и др., 2003; Панюшева, 2008; Уэйнбергер, 2005), в то время как научный интерес к этой сфере когнитивной науки продолжает расти. Выявление функциональных, пространственных и структурных коррелятов музыкальной творческой деятельности позволяет понять мозговые механизмы, лежащие в основе творческого процесса, найти, каким образом управлять и влиять на творческое состояние.

Применительно к динамично протекающему творческому процессу ЭЭГ имеет преимущество перед другими психофизиологическими методами, в том числе и перед методом томографии, благодаря хорошему временному разрешению (Jung-Beeman et al., 2004). В экспериментальных работах, посвященных нейрофизиологической организации творческого процесса, обычно проводится сопоставление ЭЭГ-коррелятов в состоянии творческой активности и спокойного бодрствования, а также в состоянии творческой активности и при выполнении «контрольного» задания, т. е. при выполнении схожей по своему характеру когнитивной деятельности, но отличающейся отсутствием творческого компонента (Бехтерева, Нагорнова, 2007; Разумникова, 2004; Шемякина, Данько, 2007). Поэтому в настоящем исследовании для изучения специфических ЭЭГ-коррелятов музыкальной деятельности проводилось сравнение показателей мощности и когерентности ЭЭГ в состоянии спокойного бодрствования с состояниями музыкальной активности (восприятие, воспроизведение и сочинение музыки). Для изучения специфических ЭЭГ-коррелятов музыкальной творческой активности проводилось сравнение показателей ЭЭГ при сочинении музыки и при выполнении других видов музыкальной деятельности (восприятие, воспроизведение), не требующих актуализации творческого компонента.

¹ Работа выполнена при поддержке Рособразования в рамках ФНТП «Развитие научного потенциала высшей школы (2009–2010 гг.)».

На основе анализа работ исследователей мозговых механизмов невербального творчества (Бехтерева, Нагорнова, 2007; Разумникова, 2004; Шемякина, Данько, 2007; Jung-Beeman et al., 2004), музыкальной деятельности (Базанова, 2005; Павлыгина и др., 2003; Панношева, 2008), отражения эмоций в параметрах ЭЭГ (Афтанас и др., 2003; Лапшина, 2006) сформулированы **гипотезы экспериментального исследования**: специфичное для музыкальной творческой активности, в отличие от не творческой, состояние коры мозга будет отражаться в показателях мощности и когерентности ЭЭГ; сочинение музыки с мажорной и минорной эмоциональной окраской будет сопровождаться различиями в частотно-пространственных характеристиках ЭЭГ.

Целью проведенного экспериментального исследования стало изучение специфичных паттернов ЭЭГ-активности у музыкантов в процессе интериоризированного сочинения музыки с различной эмоциональной окраской.

В экспериментальном исследовании приняли участие 17 испытуемых – студентов Ростовской консерватории им. С. В. Рахманинова в возрасте 17–23 лет, обучающихся по специальности «композиция» и имеющих опыт сочинения музыки. Для возможности изучения ЭЭГ-коррелятов внутренне мотивированной музыкальной творческой активности в качестве испытуемых мы отобрали студентов с высоким уровнем самореализации, которые в период проведения исследования работали над творческими профессиональными заданиями.

Для изучения биоэлектрической активности коры мозга у испытуемых во время выполнения музыкальной деятельности использовался метод ЭЭГ. Для регистрации ЭЭГ в 21 отведении, расположенных по стандартной системе 10–20, использован многоканальный компьютерный электроэнцефалограф ЭЭГА-21/26 «Энцефалан» версия «Элитная-М» 5.4-10-2.0 с частотой опроса 100 Гц, полосой пропускания от 0,5 до 35 Гц. Использована монополярная схема с ипсилатеральными ушными референтными электродами.

ЭЭГ регистрировалась в спокойном состоянии (закрытые глаза) и в функциональных пробах (восприятие, воспроизведение и сочинение музыкального произведения). В первой экспериментальной функциональной пробе музыкантам предлагалось в течение 1 мин. слушать отрывки классической музыки с мажорной (фрагмент из оперетты И. Штрауса «Летучая мышь») и минорной (музыкальный отрывок из балета «Пер Гюнт» Э. Грига) эмоциональной окраской. Во второй экспериментальной пробе испытуемым предлагалось воспроизвести про себя услышанный музыкальный отрывок с мажорной и минорной эмоциональной окраской. В третьей пробе перед испытуемыми ставилась задача сочинить собственные мелодии с такой же эмоциональной окраской, как и ранее прослушанные, а после исследования воспроизвести сочиненную мелодию.

Для каждой пробы анализировались отрезки ЭЭГ длительностью 10 с, не имеющие артефактов. Рассматривались значения уровней спектральной мощности потенциалов мозга в диапазонах частот: дельта1 (0,5–2 Гц), дельта2 (2–4 Гц), тета (4–8 Гц), альфа (8–13 Гц), бета1 (13–24 Гц) и бета2 (24–35 Гц), а также когерентные связи биопотенциалов коры мозга между отведениями по каждому частотному диапазону. Показатели мощности и когерентности ЭЭГ отражают различные аспекты функциональной мозговой активности. Мощность ЭЭГ характеризует локальную активность нейронных ансамблей в определенной области коры, а когерентность показывает степень связанности и согласованной работы нейронных ансамблей различных отделов коры головного мозга. При когнитивной деятельности, по срав-

нению с состоянием покоя, изменяется распределение когерентных связей (Бехтерева, Нагорнова, 2007). Особенности выполняемой когнитивной деятельности отражаются в динамике когерентных связей, т. е. в увеличении и уменьшении синхронизации различных областей коры мозга.

Для анализа результатов ЭЭГ-исследования были выбраны вышеперечисленные частотные диапазоны, поскольку в работах других исследователей, изучающих мозговые корреляты невербальной творческой активности и, в том числе, музыкальной, отражение в параметрах ЭЭГ эмоциональных состояний человека, показана динамика характеристик ЭЭГ в этих диапазонах (Афтанас и др., 2003; Базанова, 2005; Бехтерева, Нагорнова, 2007; Лапшина, 2006; Павлыгина и др., 2003; Разумникова, 2004; Шемякина, Данько, 2007).

Сравнительный анализ различий средних значений показателей спектральной мощности и когерентности ЭЭГ у испытуемых в различных пробах проводился при помощи U-критерия Манна–Уитни. Обработка осуществлялась при помощи пакета компьютерных программ Statistica 6.0.

Результаты исследования

В результате сравнительного анализа спектральной мощности ЭЭГ между фоновыми показателями и показателями каждой из функциональных проб (восприятия, воспроизведения и сочинения мелодий) выявлено, что для всех исследуемых видов музыкальной деятельности характерно повышение мощности дельта1-ритма во фронтальных зонах левого полушария (F7, F3), бета1- и бета2-ритма в префронтальной (Fp2, Fpz) и фронтальной зонах (F8) правого полушария и в окципитальных зонах коры левого полушария (O1).

Для процесса сочинения музыки, независимо от характера ее эмоциональной окраски, характерно повышение мощности дельта1-ритма в задней темпоральной зоне левого полушария (T5), т. е. в области стриарной коры и средней височной извилины, где расположены слуховые ассоциативные зоны, связанные с механизмом восприятия ритма и переработки сложных музыкальных характеристик (гармонии, мелодии, ритма) (Панюшева, 2008).

Для процесса сочинения музыки с мажорной эмоциональной окраской характерно возникновение значимых когерентных связей в дельта1- и дельта2-диапазонах между фронтальными, темпоральными и центральными зонами коры левого полушария (Fp1–Fpz, F7–F3, T3–C3); в тета-диапазоне – между фронтальными и темпоральными зонами (F7–F3, F3–Fz, F7–T3) левого полушария и в альфа-диапазоне между фронтальными зонами обоих полушарий (F7–F3, F3–Fz, Fp2–F4) и темпоральными зонами левого полушария (T3–T5). При этом число значимых когерентных связей в левом полушарии значительно больше, чем в правом, что отражает паттерн ЭЭГ-активации, характерный для переживания положительных эмоций, которые присутствуют в процессе создания мелодий с мажорной эмоциональной окраской.

В процессе сочинения музыки с минорной эмоциональной окраской выявлены значимые когерентные связи в дельта1, тета-, альфа- и бета1-диапазонах во фронтальных (F3–Fz), а в тета-, альфа- и бета1-диапазонах в темпорально-париетальных (T5–P3) зонах левого полушария, а также во всех исследованных частотных диапазонах в префронтальных (Fpz–Fp2) и во всех диапазонах, кроме бета2, в центральных (Cz–C4) зонах правого полушария. Кроме того, зафиксировано появление высокой когерентности между отдаленными участками фронтально-центральных и темпо-

рально-окципитальных зон коры правого полушария в бета2-диапазоне (Fp2–Cz, T4–O2, Oz–O2) правого полушария.

Рассматривая результаты сравнения паттернов ЭЭГ-активации, полученные в фоновых и экспериментальных пробах, мы исходим из современных представлений о дельта-колебаниях не только как коррелятах сниженного функционального состояния (сон, патология), но и как сопутствующих компонентов активного состояния. Дельта-ритм отражает деятельность фронто-лимбической системы мозга. При извлечении из памяти эмоциональных образов в процессе генерации эмоций наблюдается усиление мощности в дельта-диапазоне (Афтанас и др., 2003). Усиление низкочастотной активности в теменно-височно-затылочных областях коры отражает механизмы восприятия ритма, а также переработку сложных музыкальных характеристик (гармонии, мелодии, ритма) в этих слуховых ассоциативных зонах (Панюшева, 2008).

Различные аспекты переработки музыкальной информации связаны с деятельностью многочисленных мозговых структур, одни из которых обеспечивают восприятие музыки (например, височные доли мозга функционально связаны с пониманием мелодии), а другие опосредуют развитие эмоциональных реакций (подкорковые структуры и лобные доли коры) (Уэйнбергер, 2005).

В нашем исследовании повышение активности и значительной когерентности тета-ритма в теменно-затылочной области мы рассматриваем как отражение процесса активизации доступа и извлечения из памяти эмоциональной информации, процесс поиска новых, оригинальных решений (Разумникова, 2004).

Активность альфа-ритма ассоциируется с текущим функциональным состоянием человека, на которое оказывает воздействие характер музыки (ее мощность, стиль). В нашем исследовании наблюдались паттерны ЭЭГ-активации в альфа-диапазоне. При сочинении музыки с минорной эмоциональной окраской возрастала мощность во фронтальных (F4) и заднетемпоральных (T6) зонах правого полушария.

Известно, что выраженность бета-ритма возрастает при умственном напряжении, эмоциональном возбуждении. В нашем исследовании повышение активности в бета1- и бета2-частотных диапазонах в префронтальной области правого полушария и окципитальной области левого полушария можно рассматривать как отражение активации творческого процесса при создании музыкального рисунка мелодии.

В результате проведенного экспериментального исследования изучены паттерны ЭЭГ-активности у музыкантов в процессе интериоризированного сочинения музыки с различной эмоциональной окраской. На основе полученных результатов сформулированы следующие **выводы**:

- 1 Активация творческого процесса создания музыкального рисунка мелодии сопровождается повышением активности бета1- и бета2-ритма во фронтальной зоне правого и окципитальной зоне левого полушарий.
- 2 Сочинение музыки с мажорной эмоциональной окраской сопровождается повышением активности низко- и высокочастотных ритмов ЭЭГ преимущественно во фронтальных отделах, а также усилением короткодистантных когерентных связей в передних отделах коры левого полушария мозга.
- 3 Сочинение музыки с минорной эмоциональной окраской сопровождается повышением активности низкочастотных ритмов ЭЭГ во фронтальных и темпоральных отделах коры правого полушария и усилением в низкочастотных диапазонах короткодистантных, а в высокочастотных – длиннодистантных когерентных связей преимущественно в правом полушарии.

Литература

- Афтанас Л. И., Рева Н. В., Варламов А. А. и др. Анализ вызванной синхронизации и десинхронизации ЭЭГ при эмоциональной активации у человека: временные и топографические характеристики // Журнал высшей нервной деятельности. 2003. Т. 53. № 4. С. 485–494.
- Базанова О. М. Электроэнцефалографические альфа-корреляты музыкальных способностей // Функциональная диагностика. 2005. № 1. С. 62–70.
- Бехтерева Н. П., Нагорнова Ж. В. Динамика когерентности ЭЭГ при выполнении заданий на невербальную (образную) креативность // Физиология человека. 2007. Т. 33. № 5. С. 5–13.
- Лапшина Т. Н. Психофизиологическая диагностика эмоций человека по показателям ЭЭГ // Материалы Международной научно-практической конференции «Развитие научного наследия Бориса Михайловича Теплова в отечественной и мировой науке (к 110-летию со дня рождения)». 15–16 ноября 2006 г.: Научный сборник. М.: БФ «Твердислов», 2006. С. 160–165.
- Павлыгина Р. А., Давыдов В. И., Сулимов А. В., Любимова Ю. В., Сахаров Д. С. Анализ когерентности ЭЭГ при прослушивании музыки // Журнал высшей нервной деятельности. 2003. Т. 53. № 4. С. 402–409.
- Панюшева Т. Д. Музыкальный мозг: обзор отечественных и зарубежных исследований // Асимметрия (резенцируемый научно-практический журнал). Т 2. № 3. Ноябрь, 2008.
- Разумникова О. М. Мышление и функциональная асимметрия мозга. Новосибирск: Изд-во СО РАМН, 2004.
- Уэйнбергер Н. Музыка и мозг // В мире науки. № 2. Февраль, 2005.
- Шемякина Н. В., Данько С. Г. Изменения мощности и когерентности β 2-диапазона ЭЭГ при выполнении творческих заданий с использованием эмоционально-значимых и эмоционально-нейтральных слов // Физиология человека. 2007. Т. 33. № 1. С. 20–27.
- Jung-Beeman M., Bowden E. M., Haberman J., Frymiare J. L. et al. Neural activity when people solve verbal problems with insight // PLoS Biology. 2004. № 4. P. 0500–0510.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ В РАМКАХ ПРОЦЕССУАЛЬНЫХ И ШИЗОТИПИЧЕСКИХ РАССТРОЙСТВ (ПОЛОВОЗРАСТНОЙ АСПЕКТ)

М. В. Иванов

Научный центр психического здоровья РАМН (Москва)

ivanov-michael@mail.ru

В данной работе рассматривается экспериментальное исследование пространственных представлений в контексте расстройств шизофренического спектра при разной степени выраженности. Пространственные представления тесно связанные с особенностями восприятия и мышления в целом, могут выявлять и predisposition латентной психической патологии различного генеза, в том числе эндогенного.

Ключевые слова: пространственные представления, восприятие пространства, шизофрения, процессуальные расстройства.

На сегодняшний день особую актуальность представляют исследования половозрастных различий отдельных психических процессов. Особый интерес вызывают

данные различия при рассмотрении их в контексте психической патологии. Экспериментальные исследования особенностей пространственных представлений является актуальными для науки. Представления о пространстве относятся к важнейшей когорте понятий, характеризующих сознание человека, определяющих специфику его мышления и образа мира в целом. Этому явлению посвящено немало отечественных работ (Семаго, 2001; Семенович, Умрихин, 1998; и др.) а также ряд зарубежных исследований (Benton, 1974; Hecaen, 1969; Osterrieth, 1944; Rey, 1941; Taylor, 1959).

Но сравнительно-возрастной аспект пространственных представлений и их особенности, связанные с полом, в рамках психической патологии разной степени выраженности изучены недостаточно. В ряде работ отводится значимая роль пространственным представлениям в формировании других психических функций человека, а также их формированию в возрастной динамике. Мало изучен вопрос о роли пространственных представлений в контексте эндогенных расстройств шизофренического спектра, в особенности в детском и юношеском возрасте, что составляет большое теоретическое и практическое значение для науки.

Пространственные представления – это особая гетерогенная функция познавательного процесса, включающая пространственное восприятие, пространственное ориентирование и другие составляющие и непосредственно влияющая на поведение человека, в том числе на то, как он взаимодействует с людьми, как выполняет свои профессиональные функции и пр.

Целесообразно рассмотреть онтогенез пространственных представлений. Представляет интерес становление пространственных представлений с их простейших форм в раннем возрасте и их особенностями в рамках разной степени выраженности эндогенных расстройств шизофренического спектра.

Данное экспериментальное исследование позволит медицинской психологии выявлять нарушения в сфере познания на ранних этапах психической патологии, при латентных формах в рамках состояния риска.

Теоретико-методологическую базу исследования составили: положения теории Л. С. Выготского о развитии высших психических функций; концепция П. К. Анохина о функциональных системах и их роли в целесообразном поведении; идеи ряда авторов о патологии познавательной деятельности при психических заболеваниях (Б. В. Зейгарник, А. Р. Лурия, В. В. Лебединский, В. В. Николаева, С. Я. Рубинштейн, Е. Д. Хомская, Л. С. Цветкова); а также концепция А. В. Снежневского о соотношении «patos» и «nosos», и о малопрогрессирующей шизофрении в фундаментальных работах отечественного психиатра А. Б. Смулевича.

Цель исследования: проанализировать и описать особенности пространственных представлений в рамках процессуальных и малопрогрессирующих расстройствах шизофренического спектра на разных этапах онтогенеза (в данном исследовании обсуждается экспериментальная группа в возрасте от 16 до 23 лет.).

Объект исследования: пространственные представления при разных состояниях психического здоровья в норме и патологии.

Предмет исследования: лица, страдающие психотическими и непсихотическими расстройствами шизофренического спектра на разных возрастных этапах (юношеский возраст).

Гипотеза исследования: пространственные представления в рамках шизоидных особенностей личности нарушаются по типу основных шизотипальных дисфункций и имеют половозрастные особенности в зависимости от степени выраженности психических нарушений (в рамках расстройств шизофренического спектра).

Были поставлены следующие задачи исследования:

- 1 Анализ теоретических и эмпирических подходов к проблеме пространственных представлений.
- 2 Формирование экспериментальной и контрольной групп.
- 3 Подбор и разработка методик исследования пространственных представлений.
- 4 Проведение эмпирического исследования пространственных представлений у заявленных групп.
- 5 Статистическая обработка полученных результатов.
- 6 Выявление половозрастных особенностей пространственных представлений у больных с психотическими и непсихотическими расстройствами шизофренического спектра.

Методы исследования

Для реализации цели исследования применялись следующие методы:

- методики по исследованию пространственных представлений: восприятие перечеркнутых изображений (на основе проб Поппельрейтера); опознавание фигур в «шуме» (пробы по Тонконогову И. М.); исследование сформированности пространственных представлений (по Н. М. Семаго и Н. Я. Семаго);
- модифицированная методики по исследованию темперамента (А. Thomas, S. Chess);
- исследование мышления, методика «исключение предметов»;
- методы статистической обработки данных входящие в пакет программы Statistica 7.0.

Помимо общепринятых нейро- и патопсихологических методик, нами предложена методика исследования пространственных представлений. В качестве стимульного материала были выбраны «кубики Никитина» (изначально предназначались для игровых комнат детских учреждений). Нами был использован этот стимульный материал для создания методики, с помощью которой можно было оценить в полной мере пространственные представления. Методика состоит из пяти заданий (фигуры изображенные на карточках с помощью кубиков и блоков), которые нужно было собрать с помощью соответствующего стимульного материала (см. таблица 1).

Таблица 1

Элементы стимульного материала адаптированной методики «Кубики Никитина» исследования пространственных представлений

Кубик/блок	Количество кубиков в блоке	Количество кубиков/блоков
Красный кубик	–	20
Желтый блок	2	10
Зеленый блок	3	10
Синий блок	4	10
Фиолетовый блок	5	6

При проведении исследования отобранные задания выстроены нами по степени сложности (в начале были пробы более легкие, а в конце методики соответственно более сложными по выполнению задания). Коэффициент ретестовой надежности

проб на пространственные представления варьирует в диапазоне от 0,58 до 0,89 (см. таблицу 2).

Таблица 2

Показатели ретестовой надежности (ретест 3 недели) модифицированных заданий исследования пространственных представлений

	Задание № 1	Задание № 2	Задание № 3	Задание № 4	Задание № 5
Задание № 1	0,58	0,23	0,46	0,27	0,08
Задание № 2	0,34	0,81	0,57	0,37	0,04
Задание № 3	0,50	0,34	0,89	0,47	0,07
Задание № 4	0,42	0,35	0,46	0,85	0,31
Задание № 5	0,06	0,12	0,26	0,55	0,84

Необходимо оценить статистическую значимость различий в полученных показателях между выборками при помощи параметрических и непараметрических статистических критериев входящих в пакет программы Statistica 7.0: критерий t Стьюдента (T-test) для независимых (несопряженных) выборок, λ -критерий Колмогорова–Смирнова (Kolmogorov–Smirnov Test) и U-критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney U Test); диаграмма описательной статистики (Box-Whisker plot by group) показывающая разницу между медианами, межквартильными размахами (25–75%) и диапазоном изменений min–max сравниваемых групп.

Характеристика выборки. В исследовании принимали участие испытуемые разных возрастных групп, общее количество которых составило 120 чел. В экспериментальную и контрольную группы сравнения вошли испытуемые в возрасте 16–23 лет, проходившие амбулаторное и стационарное лечение в следующих учреждениях: отдел по изучению психической патологии раннего детского возраста ГУ НЦПЗ РАМН, психиатрическая больница № 13 г. Москвы.

Критерии включения и исключения испытуемых зависят от группы исследования.

Экспериментальная группа состоит из подростков в возрасте 16–23 лет (60 человек).

- подгруппа (а) испытуемые с психотическими формами шизофрении;
- подгруппа (б) испытуемые с непсихотическими формами шизофрении.

Критериями включения испытуемых в экспериментальную группу зависят от подгруппы. В подгруппе (а) критерий включения: наличие психотической симптоматики, шизофрения (по МКБ-10, F20), возраст от 16 до 23 лет. Критерий исключения: органические поражения ЦНС, умственное отставание (F70–F79), эпизодические и параксизмальные расстройства (G40–G47).

В подгруппе (б) критерий включения: шизотипическое расстройство (F21), возраст от 16 до 23 лет. Критерий исключения: органические поражения ЦНС, умственное отставание (F70–F79), эпизодические и параксизмальные расстройства (G40–G47), тенденции процессуальных заболеваний (F20).

Контрольную группу составляют условно здоровые подростки в возрасте от 16 до 23 лет (30 человек), обучающиеся в средних общеобразовательных и высших учебных заведениях г. Москвы.

Результаты исследования

Исследование пространственных представлений выявило грубые искажения пространственного восприятия в экспериментальной группе, что подтверждает выдвинутую гипотезу.

Нарушения пространственного восприятия выступали в виде выхолощенности, искажения образа объекта, повторения мелких деталей (персеверации), расщепления и агглютинации понятий, парадоксальности решений, их амбивалентности и в других дисфункциях, свойственных расстройствам шизофренического спектра. Эти нарушения квалифицировались как особые негативные психопатологические проявления изменения мышления и восприятия при шизофрении.

Помимо выше отмеченных нарушений, также встречались дисфункции, похожие «внешне» по типу нарушения межполушарного взаимодействия, отмечены случаи нарушения корково-подкорковой регуляции. Следует отметить, что данного рода нарушения пространственных представлений свойственны лицам с органическими поражениями ЦНС, но не с так называемыми эндогенными. В рамках нашего исследования лица с органическими поражениями мозга исключались из эксперимента (в соответствии с критериями экспериментальной группы). Для прояснения ситуации следует отметить исследование 30-х годов XX в., в котором отмечалось течение шизофрении с «мягким» шизофреническим процессом (вялотекущим, малопрогрессирующим), при котором у больных «трясло» диэнцефальную область головного мозга (Консторум и др., 1935). По ходу экспериментального исследования привлекались анамнестические данные, из них было известно, что психопатологическая симптоматика носит невротический, истерический, функциональный характер, по большей степени патологическое поведение не клишировано, как при органическом диэнцефальном синдроме.

По сути дела, выше описанные нарушения пространственных представлений носят эндогенный прогрессирующий диэнцефалоподобный характер и рассматриваются в рамках своеобразия негативных психопатологических проявлений мышления и восприятия при шизофрении.

Выявлены различия (как количественные, так и качественные) по полу в способах выполнения проб на пространственные представления. По способам решения задач у юношей отмечались более абстрактные и нестандартные решения, тогда как у девушек – более конкретные и фрагментарные стратегии выполнения. Важно отметить, что по мере усложнения заданий у испытуемых экспериментальной группы количество ошибок не увеличивалось. Сопоставление группы больных шизофренией и больных с шизотипическими расстройствами показывает наличие схожих нарушений. Следует отметить, что в рамках непроецессуальных расстройств существует возможность коррекции выполнения заданий с переводом мышления в более традиционные формы. Больные вялотекущей шизофренией обучаемы, восприимчивы к помощи, по сравнению с атактически мыслящими больными шизофренией (процессуальные формы).

В группе контроля не выявлены грубые искажения пространственных представлений, присущих экспериментальной группе, но следует отметить, что девушкам более присущи пространственные нарушения, в особенности восприятия формы объекта.

Резюмируя, следует отметить, что такая гетерогенная функция познавательного процесса, компонент, а то и фактор психической деятельности, как пространствен-

ные представления у лиц с расстройствами шизофренического спектра, связаны со степенью выраженности заболевания (чем сильнее выражена психотика у испытуемых, тем грубее характер нарушений пространственных представлений), т. е. нарушения носят нозологический характер.

Проведенное исследование показывает, что лица с шизотипическими расстройствами воспринимают свой предметный мир в известной мере парадоксально, у них имеется специфика образно-знаковых систем.

Исследование требует дальнейших доработок, тем самым более точно раскрывая природу особенностей пространственных представлений у лиц в рамках психической патологии разной степени выраженности. Важным этапом дальнейших исследований, является рассмотрение особенностей пространственных представлений в другом возрастном контексте, а именно в раннем возрасте (исследование в настоящее время проводится).

Данное исследование открывает возможность диагностировать нарушения в мыслительной сфере на ранних этапах психической патологии, таким образом, появляется шанс выявлять определенные аномалии при психических расстройствах (латентные формы) в группах риска.

Обнаружено, что пространственные представления у лиц с шизотипическими особенностями отражают имеющиеся нарушения последовательности и логичности процесса мышления, специфические для расстройств шизофренического спектра. Исходя из полученных данных, можно говорить о том, что пространственные представления в рамках шизоидных особенностей личности нарушаются по типу основных шизотипальных дисфункций – схизис, парадоксальность, персеверации, фрагментарность и другие формы, свойственные расстройствам шизофренического спектра. Существенно, что имеются различия в способах решения задач, связанные с полом испытуемых.

Литература

- Консторум С. И. и др. Ипохондрическая форма шизофрении // Проблемы пограничной психиатрии / Под ред. Т. А. Гейера. М.–Л.: Госиздат мед. и биол. лит., 1935. С. 150–202.
- Семаго Н. Я. Психологические характеристики особенностей формирования базовых составляющих познавательной деятельности у детей с отклоняющимся развитием: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 2001.
- Семенович А. В., Умрихин С. О. Пространственные представления при отклонениях в развитии. М., 1998.
- Benton A. Revised Visual Retention Test: Clinical and Experimental Applications 4th edn Psychological Corporation. N. Y., 1974.
- Hecaen H. Aphasia, apraxia and agnosia syndromes in right and left hemispheric // G. Vincken, G. Bruyn (eds). Handbook of clinical neurology. Amsterdam, 1969. V. 4.
- Osterrieth P. A. Filetest de copie d'une figure complex: Contribution a l'etude de la perception et de la memoire // Archives de Psychologie. 1944. V. 30. P. 286–356.
- Rey A. L'examen psychologique dans les cas d'encephalopathie traumatique // Archives de Psychologie. 1941. V. 28. P. 215–285.
- Taylor E. M. Psychological appraisal of children with cerebral defects. 1959.

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА ПРИ НЕПРОИЗВОЛЬНОМ ЗАПОМИНАНИИ СЛОВ¹

О. П. Марченко

Центр экспериментальной психологии МГППУ (Москва)

olga.marchenko@yahoo.com

Исследовались электрические потенциалы мозга, связанные с категоризацией слов, которые произвольно фиксировались и не фиксировались в памяти. Анализировалась как активность мозга, следующая за предъявлением слов, так и предвещающая их. Обнаружен ряд отличий между электрическими потенциалами мозга, связанными со словами, которые фиксировались и не фиксировались в памяти как до момента предъявления слов, так и после момента их предъявления.

Ключевые слова: ССП, память, категоризация.

Особо широкую популярность в последнее время приобрело изучение электрических потенциалов мозга, регистрируемых при произвольном (Fernández et al., 1999; Matzen, Federmeier, 2010) или произвольном запоминании слов. Для этого обычно используются разные модификации методики, позволяющей сравнивать потенциалы мозга, связанные со словами, которые впоследствии припоминаются и не припоминаются участниками исследования (Fabiani et al., 2007). Так, подобная экспериментальная процедура позволила обнаружить различия между имплицитной и эксплицитной памятью (Rug et al., 1998; Wais, 2008), зависимость эффективности последующего припоминания от интервалов между повторением одних и тех же слов на стадии обучения (Matzen, Federmeier, 2010) и т. п.

Обычно авторы исследуют процессы, разворачивающиеся после предъявления слов. Однако существуют данные о том, что определяющей является именно активность мозга, предвещающая события.

Так, при выполнении задачи обнаружения сигнала было показано, что различные исходы обнаружения определяются уже на этапе ожидания сигнала за счет разного состава систем, реализующих этот этап, и различной степени актуализации систем будущего поведения отчета. На протяжении ожидания сигналов происходит дифференциация набора: актуализация одного из подмножеств элементов, соответствующего определенному исходу обнаружения возрастает, в то время как других подмножеств – снижается (Александров, 1986). Поэтому наравне с использованием традиционной методики, позволяющей сравнивать активность мозга после предъявления слов, нами была разработана методика, дающая возможность оценивать активность мозга, предвещающую предъявление слов.

Процедура, позволяющая сравнивать активность мозга, предшествующая словам, которые потом припоминаются и не припоминаются, была использована в работе Оттена с соавт. (Otten et al., 2006). В этом исследовании перед каждым словом в учебной серии предъявлялись предупреждающие сигналы, в соответствии с которыми необходимо было выполнить категоризацию слов либо по семантическим, либо по орфографическим характеристикам. В другой экспериментальной серии предупреждающий сигнал сообщал о том, будет ли слово-мишень предъявлено визуально или на слух.

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке Федерального агентства по науке и инновациям, контракт №02.740.11.0420.

Так как именно семантические аспекты задачи определяли различия в активности мозга, предвещающей предъявление слов, то было решено модифицировать методику в этом направлении. В нашей работе предлагается методика, где вместо предвещающего сигнала использованы названия категорий слов (праймы), предъявляемые в случайном порядке. От участника исследования требуется принять семантическое решение о соответствии или несоответствии слов-мишеней прайму.

Преимуществом подобной методики, кроме того, что она позволяет изучать активность мозга, предшествующую предъявлению слов, является возможность исследовать одновременно несколько феноменов. Экспериментальная процедура, выбранная нами, позволяет изучать влияние эффекта конгруэнтности (соответствия) на последующее воспроизведение, долговременный прайминг эффект (так как методика состоит из двух серий с предъявлением повторяемых или неповторяемых слов). Кроме того, возможно сравнение эффектов памяти, прайминга и когруэнтности для разных семантических категорий.

Методика

Процедура с категоризацией без прайма

Учебная серия. Для учебной серии из списка слов случайным образом была отобрана половина. Каждое слово предъявлялось только один раз. Каждая проба начиналась с предъявления фиксационного крестика (+), который сохранялся на экране все время в интервале между пробами. Задача участника исследования состояла в том, чтобы решить, является ли предъявленное слово названием одушевленного или неодушевленного объекта, нажав для этого клавишу «1» или «2» соответственно. Для половины участников порядок клавиш был инвертирован. Решение необходимо было принимать как можно быстрее и при этом стараться не ошибаться. Длительность предъявления каждого слова составляла 300 мс. Слова, принадлежащие различным категориям, предъявлялись в случайном порядке.

Тестовая серия. Тестовый блок начинался через 20 минут. Слова, которые использовались в учебной серии, предъявлялись наряду с новыми словами. От участников исследования требовалось определить, предъявлялось ли слово в учебной серии или это было новое слово (рисунок 1а). Необходимо было отвечать как можно быстрее и стараться не ошибаться. Для ответов использовались клавиши «1» и «2». Для половины участников порядок клавиш был инвертирован.

Процедура с использованием прайма

Учебная серия. Основные характеристики процедуры, использованной в первом исследовании, были сохранены. Только теперь слова предвещались предъявлением названия какой-либо из категорий (праймы) (рисунок 1б). Задача участника исследования состояла в том, чтобы решить, принадлежит ли слово категории, обозначенной праймом. Решение необходимо было принимать как можно быстрее и при этом стараться не ошибаться. Название категории предвещалось за 1000 мс до предъявления слова-мишени и держалось на экране все это время. Длительность предъявления второго слова-мишени составляла 300 мс. Названия категорий предвещались в случайном порядке. И их предъявление было равновероятным. Слова, принадлежащие различным категориям, также предъявлялись в случайном порядке.

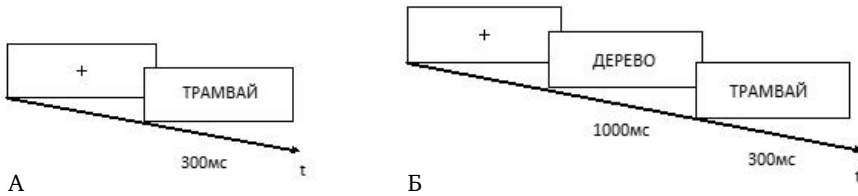


Рис. 1. Схема экспериментальной процедуры. А. Серия без использования прайма. Б. Серия с использованием прайма

Тестовая серия. Тестовый блок начинался также через 20 минут. Особенности процедуры и инструкция были теми же, что и в первом исследовании.

Участники исследования. В исследовании без использования прайма приняли участие 18 человек (6 мужчин и 12 женщин) в возрасте от 18 до 46 лет ($M = 19$). В исследовании с использованием прайма приняли участие 24 человека (9 мужчин и 15 женщин) в возрасте от 18 до 42 лет ($M = 19$). Участники являлись студентами психологических факультетов различных вузов г. Москвы и были задействованы в исследовании либо как добровольцы, либо в рамках прохождения учебной практики. Все они обладали нормальным или коррегируемым до нормального зрением и доминирующей правой рукой.

Для регистрации ЭЭГ использовалась система «Неокортекс». Для реализации экспериментальной процедуры использовалась программа E-Prime 2.0.

Во время выполнения задач у участников исследования регистрировали электроэнцефалограмму (ЭЭГ). Регистрацию проводили монополярно в 30 отведениях Fp1, Fp2, F3, F4, F7, Fz, F8, Ft7, FC3, FCz, FC4, FT8, T3, C3, C4, T4, Cz, TP7, CP3, CPz, CP4, TP8, T5, P3, Pz, P4, T6, O1, Oz, O2 (система 10–20). Для регистрации использовались активные неполяризующиеся хлорсеребряные электроды. Индифферентными электродами служили электроды, прикрепленные к мочкам ушей. Верхняя граница полосы пропускания электрических колебаний регистрирующей системы составляла 70 Гц, постоянная времени – 1 с. Для контроля над движениями глаз регистрировали вертикальную и горизонтальную составляющую электроокуло-

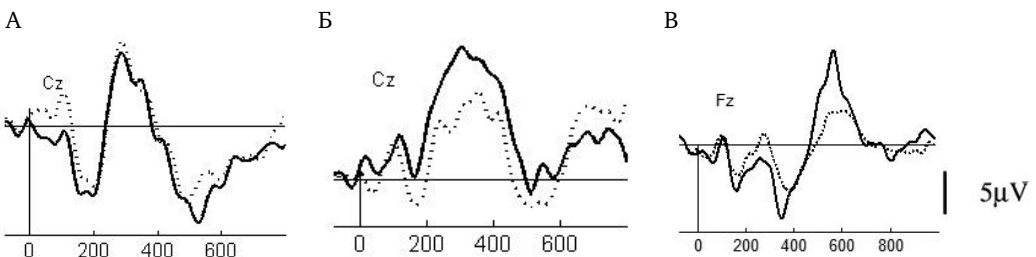


Рис. 2. Потенциалы, связанные с категоризацией слов в учебной серии

Примечание. Жирная линия – потенциалы, связанные со словами, которые впоследствии припомнились. Пунктирная линия – потенциалы, связанные со словами, которые впоследствии не припомнились. «0» – момент предъявления слова. А. Потенциалы, связанные с категоризацией слов в серии без предъявления праймов. Б. Потенциалы, связанные с категоризацией слов в серии с предъявлением прайма. В. Потенциалы, связанные с предъявлением праймов.

граммы (ЭОГ). Фрагменты, в которых присутствовали глазные артефакты, удалялись из обработки. В качестве средней линии брали среднее мгновенных амплитуд в интервале за 100 мс до момента появления названия категорий при анализе связанных с предъявлением названий категорий потенциалов и за 100 мс до момента появления слов-мишеней при анализе потенциалов, связанных с предъявлением слов-мишеней. Для анализа данных использовалась программа EEGLAB 8.0.3.5b, MATLAB и SPSS 18. Для сравнения латентных периодов и амплитуд использовался метод ANOVA и Т-тест.

Результаты и их обсуждение

Распределение времени категоризации значимо отличалось от нормального ($Z = 79,01$, $p = 0,00$). Время категоризации было нормализовано методом Тьюки для того, чтобы можно было применять параметрические методы анализа. После этой процедуры полученное распределение незначимо отличалось от нормального ($Z = 0,3$, $p = 1,00$). Время категоризации слов, которые впоследствии припоминались, было короче времени категоризации слов, которые забывались ($F = 85,53$, $p = 0,00$).

Было обнаружено, что активность мозга, связанная со словами, которые непроизвольно запоминаются, отличается от активности мозга, связанной со словами, которые не запоминаются (рис. 2а, б, в). Значимые различия были обнаружены для ряда компонентов как потенциалов, связанных с категоризацией мишеней, так и потенциалов, связанных с предъявлением праймов ($p < 0,01$).

Таким образом, было показано, что активность мозга как до, так и после предъявления слов определяет эффективность непроизвольного запоминания. В исследовании Оттена и др. эффекты памяти были обнаружены на более поздних интервалах после предъявления слов (больше чем через 1 секунду после их предъявления). В нашей же работе обнаружены более ранние различия.

Оттен объясняет полученные результаты тем, что при предъявлении предупредяющего сигнала активируются семантические аспекты выполняемой задачи, так как эффект памяти до предъявления слов не наблюдался при категоризации по орфографическим признакам. Так, если предъявление предупредяющего сигнала направляло внимание человека на решение семантической задачи, то последующая семантическая задача решалась более глубоко и эффективно, и поэтому слово лучше запоминалось. Кроме того, не во всех случаях наличие электрофизиологического эффекта памяти после предъявления слов сопровождалось наличием эффекта памяти до предъявления слов. Таким образом, нельзя сказать, что общий эффект памяти определяется активацией внимания при предъявлении предупредяющего сигнала. Запоминание же определяется не только характеристиками предъявляемых слов, которые могут повлиять на активность мозга, только начиная с момента предъявления слов. Дальнейший глубокий анализ данных и новые модификации методики позволят определить направление этих различий и четко сформулировать собственные объяснения полученных феноменов.

Подобная методика позволит исследовать связь между показателями активности мозга при запечатлении слов и при их припоминании, так как ЭЭГ у участников исследования регистрируется не только при выполнении учебных серий, но и во время тестовых серий. С помощью этой методики возможно будет исследовать предикторы забывания и память на события, которых на самом деле не было, так как в полученных данных выделяется четыре группы ответов: 1) слова, кото-

рые запомнились; 2) слова, которых не было в учебной серии, но они оцениваются как повторно предъявленные; 3) слова, которые были в учебной серии и не запечатлелись в памяти; 4) слова, впервые предъявленные в тестовой серии, распознаваемые как новые.

Литература

- Александров И. О.* Активность корковых нейронов при различных исходах обнаружения сигнал // *Нейроны в поведении: системные аспекты.* М.: Наука, 1986. С. 194–206.
- Fabiani M., Gratton G., Federmeier K. D.* Event-related brain potentials: Methods, theory, and applications // *J. T. Cacioppo, L. G. Tassinary and G. G. Berntson (Eds). Handbook of Psychophysiology, Third Edition, Cambridge University Press. 2007. P. 85–119.*
- Fernández G., Effern A., Grunwald Th., Pezer N., Lehnertz K., Dümpelmann M., Van Roost D., Elger C. E.* Real-Time Tracking of Memory Formation in the Human Rhinal Cortex and Hippocampus // *Science.* 1999. V. 285. No. 5433. P. 1582–1585.
- Matzen L. E., Federmeier K. D.* Repetitions and Reminding: A Novel Analysis of the Dm Effect // *The 1st InterBrain Symposium IB2010 ICA Conference program and abstract book. 2010. P. 15–16.*
- Otten L. J., Quayle A. H., Akram S., Ditlew Th. A., Rugg M. D.* Brain activity before an event predicts later recollection // *Nature Neuroscience.* 2006. V. 9. No. 4. P. 489–491.
- Rugg M. D., Mark R. E., Walla P., Schloerscheidt A. M., Birch C. S., Allan K.* Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory // *Nature.* 1998. Apr 9. 392 (6676). 595–598. *Nature.* 392. P. 595–598.
- Wais P. E. Mickes L. Wixted J. T.* Remember/know judgments probe degrees of recollection // *Journal of Cognitive Neuroscience.* 2008. V. 20. P. 400–405.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ТИПА ВЕГЕТАТИВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ НА РЕЗУЛЬТАТ ПРОСЛУШИВАНИЯ МУЗЫКАЛЬНОГО ПРОИЗВЕДЕНИЯ

Г. С. Радченко

Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского (Нижний Новгород)
southpark@sandy.ru

Исследована связь динамики частотных характеристик спектра вариабельности сердечного ритма с изменениями психологического состояния до, во время и после прослушивания фрагмента музыкального произведения. Получены данные, свидетельствующие о влиянии исходного типа вегетативной регуляции на направление и степень изменений психофизиологического состояния при прослушивании.

Ключевые слова: музыка, вегетативная нервная система, вариабельность сердечного ритма.

Введение

Проблема оценки влияния музыкального произведения на функциональное состояние человека весьма актуальна в области психологического консультирования и клинической практики, где активно используются музыкальные произведения

в качестве основных и вспомогательных средств коррекции (Декер-Фойгт, 2003; Hanser, 2009); в области биоинженерных технологий, где используются музыка и ее отдельные элементы; в БОС системах (Федотчев, Судовцев, 2009; Wu, Li, Yao, 2009). К сожалению, на сегодняшний день недостаточно изучено влияние музыки на психофизиологическое состояние человека и до сих пор отсутствуют объективные показатели, позволяющие прогнозировать результат прослушивания конкретного музыкального произведения.

Объектом исследования в данной работе выступают функциональные и психологические состояния. В качестве предмета исследования рассматриваются состояния автономной нервной системы и оценка испытуемыми своего психологического состояния при помощи бланковых методик. Мы предполагаем, что результат влияния музыки и ее отдельных компонентов может быть связан с исходными параметрами вегетативной регуляции и исходным психологическим состоянием и что учет этих параметров при прогнозировании воздействия музыки поможет более эффективной работе в областях использующих музыку как средство коррекции.

Состояния вегетативной нервной системы оценивались при помощи метода кардиоинтервалографии, оценка психологического состояния осуществлялась при помощи методики оперативной оценки самочувствия, активности и настроения (САН).

Процедура и методы исследования

Для регистрации сердечного ритма использовались аппаратно программные комплексы ЭЭГА-21/26 «Энцефалан-131-03» и Нейрософт «ВНС Микро».

Для оценки типа вегетативной регуляции использовался метод кардиоинтервалографии. С помощью быстрого преобразования Фурье рассчитывался спектр мощности колебаний продолжительности R – R интервалов. Расчет параметров частотной компоненты спектра проводился в соответствии со стандартами Европейского Кардиологического Общества и Северо-Американского общества стимуляции и электрофизиологии (Heart rate variability. Standarts of Mesurement).

Для анализа использовались следующие спектры частот:

- 1 Высокие частоты (High Frequency – HF) – 0,15–0,40 Гц. Мощность данного диапазона свидетельствует об активности парасимпатической нервной системы.
- 2 Низкие частоты (Low Frequency – LF) – 0,04–0,15 Гц. Мощность данного диапазона является маркером активации симпатической нервной системы.
- 3 Очень низкие частоты (Very Low Frequency – VLF) – 0,003–0,04 Гц. Мощность данного диапазона связывают с гуморальной регуляцией.

Вычислялся коэффициент симпатико-парасимпатического баланса LF/HF. Рассчитывалось процентное соотношение каждого из компонентов спектра.

Для оценки степени ваготонии или симпатотонии в едином масштабе предложен показатель уровня вегетативного баланса: $УВБ = \lg LF/HF$ – отрицательные значения показывают уровень ваготонии, положительные – симпатотонии.

Для оценки психологического состояния использовалась методика оперативной оценки самочувствия, активности и настроения (САН). Для анализа использовались все показатели методики (самочувствие, активность, настроение), а также показатели изменений этих значений между заполнениями методики. Статистическая обработка велась при помощи программ Microsoft Office Excel 2003 и Statistica 6.1,

вычислялись коэффициенты корреляции по Спирмену и t-критерий Стьюдента для зависимых и независимых выборок.

Запись электрокардиограммы осуществлялась в положении сидя и состояла из трех проб: во время первой регистрировалась фоновая ЭКГ для определения исходного типа вегетативной регуляции, во время второй испытуемым в наушники предъявлялся отрывок музыкального произведения, во время третьей регистрировалась фоновая ЭКГ для определения типа вегетативной регуляции после прослушивания музыкального произведения. Продолжительность всех фоновых проб три минуты. До и после регистрации ЭКГ испытуемым предлагалось заполнить бланк методики САН. В качестве стимульного материала использовался отрывок из музыкального произведения Рихарда Вагнера «Полет Валькирии». По совокупности средств музыкальной выразительности данное произведение относится к эрготропным, что на психологическом уровне способствует эмоциональному подъему, а на физиологическом общей активации выражающейся в повышении артериального давления, учащении дыхания и пульса (Декер-Фойгт, 2003).

В исследовании приняло участие 28 студентов обоего пола, в возрасте от 17 до 21 года. На основании оценки типа вегетативной регуляции по первой фоновой записи ЭКГ испытуемые были разделены на две выборки: симпатотоников (15 чел.) и ваготоников (13 чел.). На основании изменения типа вегетативной регуляции после прослушивания испытуемые были разделены на четыре подгруппы: ваготоники с изменениями типа вегетативной регуляции и без и симпатотоники с изменениями и без. Дальнейший анализ проводился внутри этих выборок. В контрольной группе в качестве испытуемых приняло участие 30 студентов обоего пола, в возрасте от 17 до 26 лет. На основании оценки типа вегетативной регуляции по первой фоновой записи ЭКГ испытуемые также были разделены на две выборки: симпатотоников (12 чел.) и ваготоников (18 чел.). Дальнейший анализ этих выборок проводился аналогично экспериментальной выборке.

Результаты исследования

Получена количественная оценка влияния исходного типа вегетативной регуляции на динамику показателей самочувствия, активность, настроение при прослушивании эрготропного музыкального фрагмента. У ваготоников наблюдался прирост показателей самочувствия ($p = 0,05$) и настроения ($p = 0,08$). У симпатотоников не выявлено достоверных изменений по показателям САН. У студентов (как ваготоников, так и симпатотоников), не слушавших музыку, а только получивших установку на прослушивание, так же как у симпатотоников, при прослушивании не было выявлено достоверных изменений самочувствия активности и настроения.

У 40% участников эксперимента музыка спровоцировала инверсию типа вегетативной регуляции. В группе ваготоников данная реакция проявилась во время прослушивания у 38% и у 46% – после прослушивания. В группе симпатотоников инверсия отмечалась у 33% испытуемых во время прослушивания и у 27% после прослушивания. Отмечено, что у испытуемых с исходной ваготонией инверсия вегетативной регуляции после прослушивания музыкального отрывка носит более устойчивый характер. У испытуемых, которым давалась только установка на прослушивание, инверсия типа вегетативной регуляции после экспериментальной

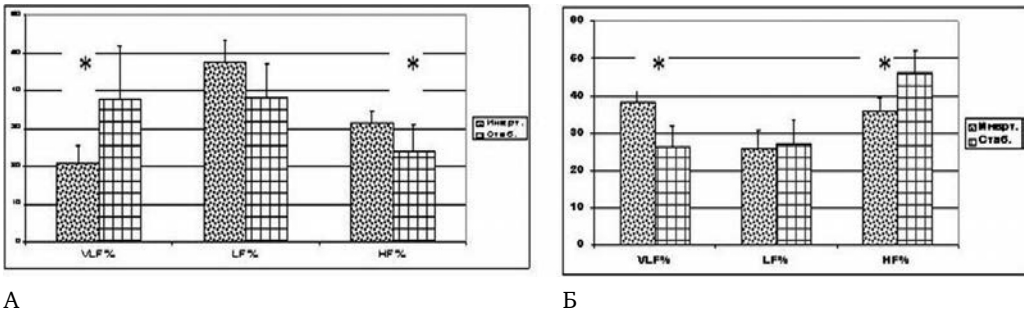


Рис. 1. Исходная структура спектра variability у симпатотоников (А) и ваготоников (Б) в соответствии с типом вегетативной реакции на музыкальное произведение
Примечание: Звездочками обозначены достоверные различия.

процедуры наблюдалась только у 17% испытуемых. У ваготоников подобная реакция отмечалась у 28% испытуемых во время ожидаемого прослушивания и у 22% после. У испытуемых с исходной симпатотонией во время ожидаемого прослушивания инверсия наблюдалась у 16%, после только у 8% испытуемых.

Была исследована исходная структура спектра variability сердечного ритма и ее изменения во время прослушивания музыки и после. Обнаружены достоверные различия в исходной структуре спектра у студентов, изменивших тип вегетативной регуляции после прослушивания и сохранивших его. У ваготоников, изменивших исходный тип вегетативной регуляции, наблюдается меньшее ($p = 0,02$) преобладание HF и большее ($p = 0,02$) преобладание VLF компонента исходной структуры спектра (рисунок 1). У симпатотоников с инверсией типа вегетативной регуляции, по сравнению со студентами без инверсии, отмечается больший ($p = 0,04$) вклад HF компонента и меньший ($p = 0,01$) вклад VLF компонента (рисунок 1).

Сравнение структур спектра студентов, прослушавших музыку и получивших установку на прослушивание, выявило различие в долевом распределении HF компонента у ваготоников во время ($p = 0,01$) и после ($p = 0,03$) экспериментальной пробы. У ваготоников, получивших установку на прослушивание, отмечается больший вклад HF компонента в структуру спектра по сравнению с ваготониками, прослушавшими отрывок музыкального произведения. Для симпатотоников, прослушавших музыкальный отрывок и получивших установку на его прослушивание, были получены близкие к достоверным ($p = 0,08$) различия в распределении HF компоненты после экспериментального воздействия.

Выводы

По результатам исследования исходного типа вегетативной регуляции на результат прослушивания музыкального произведения был получен ряд выводов.

- 1 Кратковременное прослушивание музыкального произведения приводит к широкому спектру изменений психофизиологического состояния.
- 2 Для прогнозирования результатов этих изменений возможно использование таких параметров, как исходный тип вегетативной регуляции и исходная структура спектра variability сердечного ритма.

- 3 Испытуемые с исходным парасимпатическим типом вегетативной регуляции при прослушивании эрготропного музыкального произведения в большей степени подвержены изменению типа вегетативной регуляции и данные изменения у них более устойчивы.
- 4 Испытуемые с исходным симпатическим типом вегетативной регуляции при прослушивании эрготропного музыкального произведения меньше подвержены изменению типа вегетативной регуляции, и эти изменения у них менее устойчивы.

Литература

- Декер-Фойгт Г.-Г. Введение в музыкотерапию / Пер. с нем. О. Гофман. СПб.: Питер, 2003.
- Федотчев А. И., Судовцов В. Е. Современные возможности и подходы к активизации познавательной деятельности человека: Учебно-метод. пособие. М.: ИРДПО, 2009.
- Heart rate variability. Standards of Measurement, Physiological Interpretation and Clinical Use // *Circulation*. 1996. V. 93. № 5. P. 1043.
- Suzanne B. Hanser From Ancient to Integrative Medicine: Models for Music Therapy Music and Medicine. 2009. № 1. P. 87–96.
- Wu D., Li C.-Y., Yao D.-Z. Scale-Free Music of the Brain // *PLoS ONE*. 2009. 4 (6): e5915. doi:10.1371/journal.pone.0005915.

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ ОБУЧЕНИЯ В ЭМОЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЯХ РАЗНОЙ ВАЛЕНТНОСТИ¹

А. А. Созинов*, Ю. В. Гринченко**

* Институт психологии РАН (Москва),

** Московский городской психолого-педагогический университет (Москва)

nyugring@psychol.ras.ru

Работа посвящена изучению влияния мотивации достижения и избегания на процесс научения, в частности, на проактивную интерференцию и перенос навыков. Показано, что эффект проактивной интерференции возникает только в негативной эмоциональной ситуации. К тому же, ситуации получения поощрения и избегания наказания отличаются по своей динамике.

Ключевые слова: мотивация достижения, мотивация избегания, проактивная интерференция, перенос навыков.

Общепринятая балльная система оценок знаний позволяет преподавателю в том числе мотивировать ученика к дальнейшему обучению, формируя негативную или позитивную ситуацию выставлением соответствующего количества баллов за неверные или правильно выполненные задания. В области мотивации учеников в отношении успеваемости выделяют направленность на достижение высоких результатов и на избегание низких и применяют обе стратегии (см., напр.: Pintrich, 2000).

¹ Поддержано грантом Президента РФ НШ-3752.2010.6 и грантом РГНФ № 08-06-00250а.

В психофизиологических исследованиях зачастую применяется классификация мотивации поведения всех животных на «достижение» и «избегание» (Schneirla, 1959), которая применима и в области изучения эмоций (Alexandrov & Sams, 2005; Cacioppo & Gardner, 1994; Davidson et al., 1990; и др.). Вид мотивации поведения является фактором, влияющим на особенности формирования памяти (Швыркова, Швырков, 1975; и др.) и, таким образом, определяет динамику научения. С точки зрения системно-эволюционного подхода и развиваемой в его рамках единой концепции сознания и эмоций (Alexandrov, 1999; Alexandrov & Sams, 2005), эмоции сопоставимы с оценкой промежуточных и конечных результатов систем низкого уровня дифференцированности. Внешне сходное поведение, осуществляемое в позитивной и негативной эмоциональных ситуациях, различается как набором, так и характером взаимодействия элементов индивидуального опыта.

Мы исходили из того, что процесс избегания наказания является эмоционально негативной ситуацией, а процесс получения поощрения – позитивной, при этом валентность эмоций определяет актуализацию разных «доменов» индивидуального опыта, и, как следствие, динамика научения в этих случаях может оказаться различной. В качестве показателя динамики научения мы использовали показатели эффекта проактивной интерференции и эффекта переноса навыков, т. е. меры взаимовлияния ранее приобретенных и вновь сформированных элементов памяти.

Для изучения связи эффекта интерференции навыков с эмоциональной ситуацией научения мы провели исследование (58 испытуемых), где каждый участник выполнял два задания по различению параметров слов, предъявляемых на экране монитора. В первом задании было необходимо определить размер букв в слове: он мог быть «большой» или «маленький» (задание «размер шрифта»). Во втором задании требовалось определить количество букв в слове: их могло быть четыре или пять (задание «количество букв»). Таким образом, оба задания имели два варианта ответа (соответствующих клавишам на клавиатуре) и не требовали чтения слов. Участников просили внимательно смотреть на экран и после исчезновения слова как можно скорее дать ответ. Мы фиксировали процент ошибок и время ответа.

Позитивная и негативная ситуации задавались инструкцией: соответственно, только прибавление очков за правильные ответы (без вычитания за неправильные) и только вычитание за неправильные (без добавления очков за правильные). Если время ответа во втором задании оказывалось значимо выше, чем время ответа в (этом же) первом задании у группы с другим порядком предъявления заданий, мы делали вывод о наличии проактивной интерференции. Для статистического анализа использовались непараметрические критерии, различия считались достоверными при $p < 0,05$, расчеты вели с помощью стандартного статистического пакета SPSS 12.0. В первой серии опытов на выборке участников группы испытуемых с коротким интервалом между заданиями был обнаружен эффект переноса навыка в позитивной эмоциональной ситуации.

По показателю процента ошибок значимых различий между позитивной и негативной эмоциональными ситуациями не выявлено. Время ответа в основной серии задания «количество букв», когда это задание предъявляли вторым, превысило время ответа в этом же задании, предъявленном первым, в негативной

эмоциональной ситуации (критерий Манна–Уитни $U = 44,5$, $p = 0,024$), но не в позитивной ситуации ($U = 100,5$, $p = 0,441$). Т.е. время ответа было выше, если этому заданию предшествовало задание «размер шрифта». Таким образом, эффект проактивной интерференции выявлен только в негативной эмоциональной ситуации.

Полученные результаты о различиях динамики научения в двух ситуациях находятся в соответствии с представлением о том, что получение поощрения (позитивная эмоциональная ситуация) и избегание наказания (негативная ситуация) осуществляются индивидом за счет актуализации разных доменов индивидуального опыта, которые характеризуются разной степенью дифференцированности, и во втором случае – большей (Alexandrov & Sams, 2005), и требуют разных форм оценки этой динамики.

С нашей точки зрения, стратегия поощрения и стратегия наказания в оценке успеваемости соответствуют позитивной и негативной эмоциональным ситуациям, которые различны в отношении эффективности образования. Исходя из полученных результатов проведенного исследования, можно предположить, что как стратегия наказания со стороны учителя, так и мотивация избегания низких результатов со стороны ученика, менее эффективны, чем стратегия поощрения и мотивация достижения высоких результатов, как формы организации учебного процесса.

Литература

- Созинов А. А., Лаукка С., Аверкин Р. Г., Александров Ю. И. Условия и мозговое обеспечение интерференции при формировании системной структуры индивидуального опыта // Тенденции развития современной психологической науки / Отв. ред. А. Л. Журавлёв, В. А. Кольцова. М.: Изд-во ИП РАН, 2007. Ч. 2. С. 343–346.
- Швыркова Н. А., Швырков В. Б. Активность нейронов зрительной коры при пищевом и оборонительном поведении // Нейрофизиология. 1975. № 1. С. 100–102.
- Alexandrov Yu. I. Comparative description of consciousness and emotions in the framework of systemic understanding of behavioral continuum and individual development // C. Teddei-Ferretti, C. Musio (eds.). Neuronal bases and psychological aspects of consciousness, World Scientific, Singapur, N. Y.; London; Hong-Kong, 1999. P. 220–235.
- Alexandrov Yu. I., Sams M. Emotion and consciousness: ends of a continuity // Cogn. Brain Res. 2005. № 25 (2). P. 387–405.
- Buck R. Subjective, expressive, and peripheral bodily components of emotion // H. Wagner & A. Mansstead (eds). Handbook of social psychophysiology. John Wiley & Sons Ltd., University of Manchester. 1989. P. 199–221.
- Cacioppo J. T., Gardner W. L. Emotion // Annu. Rev. Psychol. 1999. № 50.
- Davidson R. J., Ekman P., Saron C. D., Senulis J. A., Friesen W. V. Approach-Withdrawal and Cerebral Asymmetry: Emotional Expression and Brain Physiology I // J. Personality and Social Psychology. 1990. № 58 (2). P. 330–341.
- Pintrich P. R. Multiple goals, multiple pathways: the role of goal-orientation in learning and achievement // J. Educational Psychology. 2000. № 92 (3). P. 544–555.
- Schneirla T. C. An Evolutionary and Developmental Theory of Biphasic Processes Underlying Approach and Withdrawal // Nebraska symposium on motivation / Ed. M. R. Jones. 1959. V. 7. Univ. of Nebraska Press, Lincoln. P. 1–42.

ФОРМИРОВАНИЕ НОВОГО ЭЛЕМЕНТА ОПЫТА НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА: ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ¹

О. А. Соловьева

Институт психологии РАН (Москва)
saolga@yandex.ru

В ряде исследований было показано, что способность к научению многим сложным формам поведения меняется на протяжении онтогенеза и к старости падает. Исходя из этого мы выдвинули гипотезу о том, что обучение происходит преимущественно за счет формирования новых элементов опыта в молодости, а в старости – за счет реорганизации отношений между существующими элементами индивидуального опыта. Для ее проверки было проведено экспериментальное исследование, в ходе которого регистрировалась активность нейронов у животных разных возрастов, реализующих навык пищедобывательного поведения. Показано, что с возрастом при обучении навыку количество нейронов, обеспечивающих формирование новых элементов индивидуального опыта, уменьшается по отношению к количеству нейронов, представляющих старые элементы опыта.

Ключевые слова: структура индивидуального опыта, научение, регистрация импульсной активности нейронов, онтогенез.

Введение

Одним из вопросов, которые исследуются в психологии, является вопрос о том, как изменяется способность к научению с возрастом. В рамках системно-эволюционного подхода (СЭП), предложенного В. Б. Швырковым на основе теории функциональных систем П. К. Анохина, постулируется, что в процессе научения в виде **элемента индивидуального опыта (ЭИО)** фиксируется новое соотношение индивида со средой, которое позволяет ему достигнуть полезного приспособительного результата. Слово «фиксация» здесь не случайно, потому что СЭП предполагает, что элементы формируемой на протяжении онтогенеза **структуры индивидуального опыта (СИО)** обладают онтогенетическим статусом: каждому ЭИО могут быть поставлены в соответствие группы специализированных нейронов, специфически активирующихся при реализации поведенческого акта. Формирование нового ЭИО как «добавки» к существующей СИО рассматривается как **специализация** новой (а не переспециализация старой) группы **нейронов**, которые рекрутируются из «запаса» (предположительно, из неспециализированных ранее «молчавших» нейронов) (Gorkin, 1988, Швырков, 1995). На протяжении онтогенеза количество ЭИО растет, таким образом, логично предположить, что «...каждая новая система, сформированная на разных этапах онтогенеза, использует все меньшее число нейронов запаса» (Швырков, 1995, с. 95). На ранних стадиях онтогенеза СИО относительно проста (т. е. содержит мало ЭИО), и «вписывание» нового элемента в нее должно проходить иначе, чем согласование нового ЭИО с более сложной СИО взрослого (и тем более старого индивида) (Александров, 2004). В пользу такого

¹ Автор выражает благодарность Е. А. Кузиной и А. Г. Горкину за помощь в проведении исследования. Данная работа поддержана грантами Совета Президента РФ для поддержки ведущих научных школ России НШ-3752.2010.6, РФФИ № 09-06-12037-офи-м и РФФИ № 10-06-00549а.

понимания свидетельствуют данные о том, что при одинаковой эффективности обучения разные наборы структур мозга обеспечивают выполнение задания у более молодых и более пожилых людей (Cabeza et al., 2002). У молодых животных помещение в новую обстановку в половине случаев приводит к формированию новых когнитивных карт, в то время как у старых животных с нарушениями памяти они вообще не формируются (Tanila et al., 1997).

Теоретическая гипотеза исследования состояла в том, что достижение полезного приспособительного результата (формирование навыка) будет происходить у более молодых индивидов в большей степени за счет формирования новых ЭИО, у старых – за счет изменения отношений между имеющимися ЭИО.

Целью исследования было сравнение СИО на разных стадиях индивидуального развития.

Для проверки гипотезы были сравнены **паттерны специализации** (соотношение между нейронами, специализированными относительно актов, сформированных до и после попадания в экспериментальную клетку, а также нейронами с неустановленной специализацией) у молодых, взрослых (данные из: Svarnik et al., 2005) и одного старого животного. Часть таких нейронов может быть специализирована относительно актов поведенческого репертуара животных, которые не реализовывались во время проведения данного исследования (например, сексуального поведения), часть – может быть неспециализированными нейронами «запаса», количество которых должно уменьшаться с возрастом по мере приобретения индивидом опыта. Способность к обучению с возрастом снижается (см., напр.: Gallagher, Rapp, 1997), это может быть связано с тем, что у пожилых индивидов уменьшается количество нейронов «запаса», из числа которых рекрутируются нейроны, обеспечивающие выполнение новых поведенческих актов. Поскольку СИО молодых индивидов перед обучением новому навыку состоит из относительно небольшого количества ЭИО и их количество растет с возрастом, можно ожидать, что чем старше будет индивид, тем больше у него будет обнаружено нейронов, специализированных относительно актов, которым он обучился до попадания в экспериментальную обстановку.

Методика

Исследование было проведено на 3 крысах линии Лонг-Эванс (молодых самце и самке 6,5 недель от роду на момент начала обучения и одном старом 24-месячном самце). Животных обучали циклическому инструментальному пищедобывательному поведению в экспериментальной клетке, оборудованной по углам двумя педалями и двумя кормушками. Циклы поведенческих актов на первой в истории обучения стороне экспериментальной клетки формировали поэтапно в течение нескольких дней, на второй стороне – без этапов в течение 1–2 дней за счет «переноса» навыка. Каждый день с животными проводили обучение одному этапу поведения до достижения критерия обученности (5 актов подряд при обучении подходу к кормушке, середине стенки, педали; 10 полных циклов пищедобывательного поведения подряд). Если животное не обучалось акту (или циклу поведения) в течение одной сессии обучения (свыше 50 реализаций акта или цикла), обучение проводили в последующие дни. Во время операции под наркозом обученным животным устанавливали конструкцию для острого погружения стеклянных или вольфрамовых (World Precision Instruments, USA) микроэлектродов с сопротивлением 1,5–3 МОм в заднюю цингулярную область коры (P: 4,5–5, L: 0,8–1,3) (Paxinos, Watson, 1997).

Через несколько дней после операции начинали регистрировать импульсную активность нейронов во время реализации животными циклического инструментального пищедобывательного поведения на обеих сторонах экспериментальной клетки. На основе актографических отметок выделяли по 4 поведенческих акта на каждой стороне экспериментальной клетки: проверка кормушки и захват пищи, отход от кормушки в сторону педали, нажатие на педаль, отход от педали в сторону кормушки. Активность нейронов оценивали по ее средней частоте в каждом из 8 выделенных актов циклического пищедобывательного поведения крысы в экспериментальной клетке, а также по вероятности наличия активации в акте. За активацию принимали превышение средней частоты в акте не менее чем в полтора раза над «фоном» (частотой разрядов на протяжении сессии регистрации). В случае 100%-ного наличия активации во всех реализациях определенного поведенческого акта, считали, что нейрон специализирован относительно него. Нейроны классифицировали на нейроны с **неустановленной** специализацией (НС); нейроны, специализированные относительно актов поведения, сформированных до попадания в экспериментальную клетку («старые», С); нейроны, специализированные относительно актов поведения, которым животное обучилось в экспериментальной клетке («новые», Н). К С-нейронам относили нервные клетки, разряжавшиеся при движении животного в определенном направлении или при поедании пищи в разных условиях – с пола, из рук экспериментатора, из обеих кормушек; к Н-нейронам, – нейроны, активировавшиеся при манипулировании одной или обеими педалями, при захвате пищи из какой-либо одной кормушки.

Для статистического анализа использовали пакет программ SPSS 17.0 (SPSS Inc., USA). Сравнение выборок нейронов с разными специализациями проводили с помощью точного критерия Фишера. Различия считали статистически значимыми при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Для анализа были отобраны 72 нейрона, активность которых была зарегистрирована во время реализации животными не менее чем 10 циклов пищедобывательного поведения на каждой стороне экспериментальной клетки. Три нейрона из 25, зарегистрированных у молодых животных, были отнесены к Н-нейронам, остав-

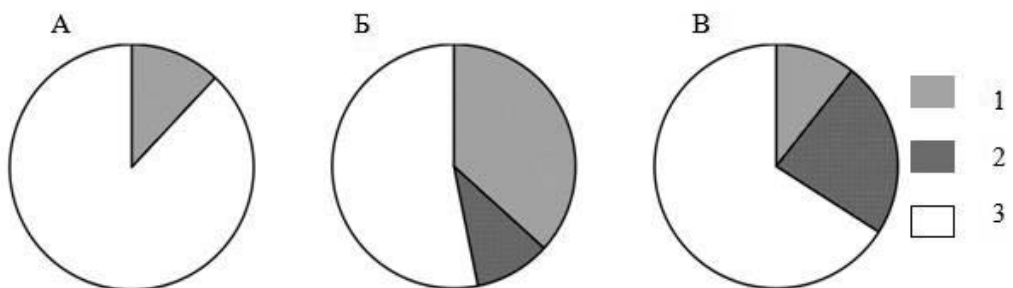


Рис. 1. Паттерны специализации нейронов задней цингулярной коры у животных разного возраста

Примечание: А – молодые животные, Б – взрослые (данные из: Svarnik et al., 2005) животные, В – старое животное; 1 – Н-нейроны, 2 – С-нейроны, 3 – НС-нейроны.

шиеся 22 – к НС-нейронам. Из 47 нейронов, зарегистрированных у старой крысы, 5 нейронов были отнесены к Н-нейронам, 11 – к С-нейронам, 31 – к НС-нейронам. Паттерны специализации нейронов у молодых (А), взрослых (Б) (данные из: Svarnik et al., 2005) и старого (В) животного представлены на рисунке 1.

Нами было зарегистрировано статистически значимо меньше Н-нейронов ($\chi^2 = 5,93$, $df = 1$, $p = 0,01$) и больше НС-нейронов ($\chi^2 = 10,75$, $df = 1$, $p = 0,001$) у молодых крыс, по сравнению со взрослыми 5–9-месячными животными в опытах В. В. Гаврилова (Svarnik et al., 2005). Мы не зарегистрировали ни одного С-нейрона у молодых животных, в то время как у взрослых животных в задней цингулярной области коры их количество достигает 10% от всех зарегистрированных нейронов (различия между молодыми и взрослыми животными были статистически незначимы, $p > 0,1$). У данного старого животного было зарегистрировано статистически значимо меньше Н-нейронов ($\chi^2 = 11,57$, $df = 1$, $p = 0,001$) и больше С-нейронов ($\chi^2 = 5,58$, $df = 1$, $p = 0,021$), по сравнению со взрослыми животными (Svarnik et al., 2005). У молодых животных было зарегистрировано статистически значимо больше НС-нейронов, чем у старого ($\chi^2 = 4,08$, $df = 1$, $p = 0,037$).

Различия в паттернах специализации нейронов, зарегистрированных у старой крысы в данном исследовании и взрослых крыс в опытах В. В. Гаврилова (Svarnik et al., 2005), соответствует предположению, что в старости обучение может происходить в большей степени за счет реорганизации отношений между существующими ЭИО, а не за счет появления новых. Следует отметить, что с возрастом растет вариативность некоторых поведенческих показателей (Morse, 1993), старые индивиды в большей степени отличаются друг от друга, чем взрослые, что дает основание ожидать, что у старых индивидов будет обнаружена значительная вариативность паттерна специализации нейронов, отражающих формирование индивидуальной структуры опыта.

Специализацию части зарегистрированных нейронов установить не удалось, больше всего таких нейронов было найдено у молодых животных. У них встречались нейроны, которые давали специфические активации в актах пищедобывательного поведения, но не со 100%-ной вероятностью, поэтому они не могли быть отнесены к Н-нейронам. Связь активности этих клеток с поведением у молодых животных могла быть слабее, чем у взрослых, потому что с ними проводили меньше сессий обучения (личное сообщение В. В. Гаврилова), а в первые дни после обучения в задней цингулярной области коры удается зарегистрировать меньше специализированных Н-нейронов, чем спустя неделю или две (Горкин и др., 2004). У старого животного, в отличие от молодых, некоторые НС-нейроны, модулируемые пищедобывательным поведением, активировались при реализации актов комфортного поведения (например, умывания), которым животное обучилось вскоре после рождения. Таким образом, можно предположить, что среди НС-нейронов у молодых индивидов больше клеток, связанных с приобретением любого нового опыта, у старых – обеспечивающих реализацию любых выученных ранее актов (комфортного, сексуального и пр. поведения).

Заключение

При обучении с возрастом количество нейронов, обеспечивающих формирование новых ЭИО, уменьшается по отношению к количеству нейронов, представляющих старые ЭИО.

Литература

- Александров Ю. И., Греченко Т. Н., Гаврилов В. В. и др. Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журнал высшей нервной деятельности. 1997. Т. 47. С. 243–260.
- Александров Ю. И. Научение и память. Системная перспектива // Вторые симоновские чтения. М.: Изд-во РАН, 2004.
- Горкин А. Г., Кузина Е. А., Александров Ю. И. Психофизиологические закономерности формирования системной структуры индивидуального опыта в норме и патологии // Первая Российская конференция по когнитивным наукам: Тезисы докладов. Казань.: Изд-во Казан. ун-та, 2004. С. 69–70.
- Швырков В. Б. Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. М.: Изд-во ИП РАН, 1995.
- Cabeza R., Anderson N. D., Locantore J. K., McIntosh A. R. Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults // NeuroImage. 2002. V. 17. P. 1394–1402.
- Gallagher M., Rapp P. R. The use of animal models to study the effects of aging on cognition // Ann Rev Psychol. 1997. V. 48. P. 339–370.
- Gorkin A. G. Learning and neuronal specialization // Psychology of Cognitive Processes / Eds V. B. Shvyrkov et al. M., 1988. P. 99–104.
- Morse C. K. Does variability increase with age? An archival study of cognitive measures // Psychol Aging. 1993. V. 8. P. 156–164.
- Paxinos G., Watson C. The rat brain in stereotaxic coordinates. The 6th edition. San Diego: Academic, 1997.
- Svarnik O. E. Alexandrov Yu. I., Gavrilov V. V., Grinchenko Yu. V. Fos expression and task-related neuronal activity in rat cerebral cortex after instrumental learning // Neurosci. 2005. V. 136. P. 33–42.
- Tanila H., Sipilä P., Shapiro M., Eichenbaum H. Brain aging: impaired coding of novel environmental cues // Journ Neurosci. 1997. V. 17. P. 5167–5174.

О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПАТОПСИХОЛОГИЧЕСКОГО ЭКСПЕРИМЕНТА В ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ ЦЕЛЯХ НА ПРИМЕРЕ МЕТОДИКИ «ОПРАВДАНИЕ ПРЕДПОЧТЕНИЙ»

Н. С. Суполкина

Психиатрическая больница №3 им. В. А. Гиляровского (Москва)

sns_@mail.ru

В предлагаемой работе рассматривается опыт построения исследовательского приема на основе принципов патопсихологического эксперимента.

Ключевые слова: патопсихологический эксперимент, методика «Оправдание предпочтений».

В нашей стране владение патопсихологическим экспериментом можно считать визитной карточкой медицинского психолога. Больше половины нагрузки психолога в психиатрическом стационаре или диспансере составляет диагностическая работа. Патопсихологический эксперимент зарекомендовал себя как надежное средство этой работы. Однако возможность использования этого метода в психо-

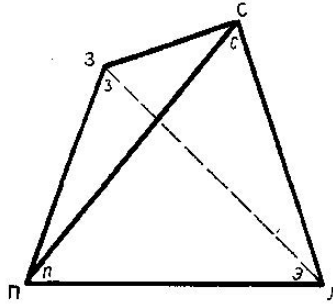


Рис. 1. «Психосемиотический тетраэдр» – модель образа сознания

П – предметное содержание образа; п – чувственная ткань предметного содержания; Л – личностный смысл; э – (эмоция) – чувственная ткань личностного смысла; З – значение; з – чувственная ткань значения; С – слово или знак; с – чувственная ткань слова (знака)

логической практике не исчерпываются решением только диагностических задач. Использование принципов патопсихологического эксперимента оказывается продуктивными для построения исследовательских приемов. В качестве примера, такого приема выступает методика «Оправдание предпочтений», разработанная автором под руководством Ф. Е. Василюка для исследования стратегий работы сознания.

Теоретической моделью методики служит психосемиотический тетраэдр – модель образа сознания, предложенная Ф. Е. Василюком (рисунок 1) (Василюк, 2007). Узлы или полюсы тетраэдра являются представителями в образе одного из миров – источников детерминации сознания: мир культуры репрезентируется значением, предметный мир – полюсом предмета, внутренний мир человека – личностным смыслом, мир языка – словом (знаком). Внутренний объем тетраэдра заполнен чувственной тканью, которая приобретает специфические характеристики, приближаясь к каждому из углов. Чувственная ткань является представителем в сознании мира тела.

В ходе разработки методики «Оправдание предпочтений» экспериментальная задача сводилась к тому, чтобы создать такие условия, которые провоцируют возникновение определенных полюсов образа сознания у большинства здоровых испытуемых, например задачи, решение которых провоцируют полюс предмет или его чувственную ткань, полюс значения или чувственную ткань значения. Таким образом, данная методика позволяет исследовать, каким образом происходит работа сознания в заданных экспериментом условиях. Сопоставление результатов работы двух групп: психически больных и психически здоровых людей – позволяет выявить, как именно отличается стратегия работы сознания в случае патологии от нормы.

Процедура данной методики состоит из трех серий опытов, которые проводятся последовательно. Каждая серия отличается по структуре и модальности предъявления стимульного материала: пары картин (зрительная модальность), пары слов (слуховая модальность), пары предметов (осозательная модальность). Количество предъявляемых стимульных пар в каждой серии равно пяти. Стимулы в серии тоже отличаются друг от друга и подбираются по содержанию в соответствии с доминированием того или иного полюса образа сознания или чувственной ткани этого полюса. Например, испытуемому необходимо выбрать одну картину из пары: «Завтрак с ветчиной» П. Клауса и «Поляна» Ж. Сера. Если натюрморт, изображенный на первой картине, погружает зрителя в реалистическое переживание предметного

мира, то импрессионистический пейзаж на второй картине обращает сознание смотрящего на картину к полюсу чувственной ткани предмета. Пара слов «свист» и «классицизм» активизируют соответственно полюс чувственной такни слова. Предъявление пары предметов пуговица и пластилин, ставит испытуемого в ситуацию выбора, соответственно его сознание «попадает» либо на полюс предмета, либо на полюс его чувственной такни т. д.

В каждой серии испытуемому предлагается одна и та же инструкция, которая предъявляется в два этапа: первый этап – выбор одного стимула из пары, второй – обоснование выбора. Инструкция к первому этапу звучит следующим образом: *«Сейчас я вам буду показывать две картины, ваша задача – выбрать из них ту, которая вам больше нравится»*. На стол перед испытуемым выкладывается пара стимульных картин. После того как обследуемый сделал свой выбор, ему предлагается его обосновать. Начинается основной этап выполнения задания, который заключается для испытуемого в оправдании его предпочтений. Экспериментатор спрашивает: *«Чем именно вам нравится картина, которую вы выбрали?»* Этот вопрос психолог задает несколько раз, до тех пор, пока его собеседник без затруднения дает новые объяснения. Увеличение латентного времени ответа, т. е. появление пауз и запинок в речи испытуемого, или отказ от дальнейших рассуждений (испытуемый говорит: *«Не знаю, еще чем»*) – все это варианты проявления трудностей испытуемых при ответах. Затем экспериментатор инициирует обсуждение второй картины: *«Почему эта картина нравится меньше?»* Вопросы повторяются также до тех пор, пока испытуемый вновь не начнет испытывать затруднения. Процедура последовательно проводится для каждой пары картин, затем для пары слов и, наконец, предметов.

Выполнение данной методики не требует больших временных затрат и приложения особых усилий, что является важным преимуществом при работе с испытуемым с мотивационными нарушениями (например, с больными с диагнозом шизофрения) или с высокой степенью утомляемости (или с больными с различными органическими синдромами). Процедура проведения методики отличается гибкостью, в частности, способы мотивировки к работе могут варьироваться. В зависимости от уровня контакта с испытуемым, места и условий проведения методики могут предлагаться различные формулировки задания от проверки особенностей восприятия до исследования способа осуществления выбора.

Поскольку методика опробовалась на двух группах испытуемых – психически здоровых и психически больных людях, в данной работе использовалось два варианта мотивировок. Первой группе лиц предлагалось поучаствовать в качестве испытуемого в разработке исследовательской методики для изучения стратегий принятия решения или основания выбора. Во всех случаях здоровые люди с интересом и неподдельным энтузиазмом соглашались поработать. Второй группе лиц, как правило, специальное объяснение необходимости выполнения данной методики не давалось, предлагалось «очередное» задание в рамках патопсихологического обследования с «простой» инструкцией: *«Выбирайте из 2-х картин ту, что больше нравится»*. Исследовательская проба проводилась в конце работы, после проведения стандартного набора патопсихологических методик, когда у испытуемого уже сформировалось представление о работе в рамках психологического обследования в клинике. Уточняющие вопросы (например, о направленности методики) обследуемые не задавали, но с достаточной мотивацией приступали к выполнению очередного задания. Только в двух случаях пациенты психиатрической больницы отказывались от выполнения задания, что связано с резким снижением психической

активности в силу нарастания утомления на органическом фоне или с выраженным мотивационным дефектом процессуального происхождения.

Интерес к результатам выполнения методики испытуемые, из обеих групп, как правило, не проявляли. Предположительно, для этого феномена существует два объяснения, различные для групп здоровых и психически больных участников эксперимента. Если для здоровых обследуемых отсутствие интереса может быть обусловлено тем, что результат работы они понимают как участие в исследовании в качестве испытуемого, т. е. в собственно «разработке методики для исследования оснований выбора человека». Выполнение данной пробы в этом случае – это реализация основной мотивации к работе. Удовлетворение от выполнения задания, повышенный фон настроения испытуемых данной группы, а также их отчет о впечатлении от работы, в котором подчеркивалось понимание важности значения своего участия в пилотажном эксперименте, выражалась радость оттого, что смогли помочь своим участием исследовательской работе, – все это подтверждения реализации мотива помощи исследователю. Для душевно больных испытуемых мотивация к выполнению методики определялась более общим смыслом прохождения патопсихологического обследования в стенах психиатрической больницы. Соответственно, интерес обследуемых пациентов, если и имел место быть, то не выходил за пределы вопросов о результатах патопсихологического обследования в целом.

Процедура методики «Оправдание предпочтений» строится с учетом основных принципов патопсихологического эксперимента, которые сформулирована С. Я. Рубинштейн (принцип моделирования, принцип качественного анализа, принцип объективной регистрации данных) (Рубинштейн, 1999). Поиск испытуемым ответа на вопрос «Какая картина (слово или предмет) из данной пары ему больше нравится», его образное и словесное оформление есть, собственно, актуализация полюса образа. Создание условий (аналогичных жизненным), в которых как бы опробуется стратегия работы сознания испытуемого есть не что иное, как реализация принципа моделирования. Качественный анализ данных предполагает исследование способа выполнения методики испытуемых, а также учет его ошибок, отказов от работы, т. е. исследование различных экспериментальных «артефактов». Такой подход к анализу результатов может быть осуществлен при «точной и объективной регистрации данных» (Рубинштейн, 1999).

Способы обработки результатов

Ответы испытуемых анализировались с точки зрения структуры образа сознания, в нем выделялись доминирующие полюса в соответствии с моделью психосемиотического тетраэдра: полюс предмета и его чувственная ткань, полюс значения и его чувственная ткань, полюс личностного смысла и его чувственная ткань, эмоции, полюс слова и его чувственной ткани.

Был выделен также ряд других дополнительных показателей: 1) лингвистический показатель – количество слов, необходимых для описания того или иного образа, который косвенно отражает спонтанную энергетику испытуемого; 2) монолитность образа сознания – количество полюсов в данном образе; 3) переходы – качественное описание пути от одного полюса к другому.

Предварительное исследование с помощью методики «Оправдание предпочтений» показало, что стратегии работы сознания психически здоровых и больных людей (в нашем исследовании – больные различными формами шизофрении)

различаются по нескольким параметрам: 1) доминирование полюса сознания; 2) характеристики переходов от одного полюса сознания к другому.

В рамках поставленной в эксперименте задачи (ответ на вопрос, какой стимул из двух предложенных больше нравится) в образе сознания здоровых испытуемых доминирует полюс личностного смысла. Сознание здорового человека способно ответить социальным требованиям, соответственно в его образе актуализируется полюс личностного смысла. В норме стратегия работы сознания человека имеет ряд специфических характеристик: образы содержали от 1 до 4-х полюсов, переходы между полюсами имели плавный характер, они понятны. Дополнительные вопросы со стороны экспериментатора, как правило, приводили к разворачиванию образа, в том числе появления его новых полюсов, отмечались так называемые цельные полюса. У психически здоровых людей в процессе описания картины, перехода от одного полюса к другому происходит *обогащение* образа, он становится более развернутым, более понятным собеседнику.

У психически больных испытуемых в экспериментальной ситуации доминирует в образе сознания полюс значения или предмета. При этом образ всегда остается «бедным», дополнительные вопросы со стороны экспериментатора, дополнительная стимуляция не приводит к появлению новых полюсов, как в случае со здоровыми испытуемыми. Образы во многих случаях представляют собой отдельные «осколки» полюсов, никак не связанные между собой. Такие образы характеризуются *неполнотностью* для собеседника.

На данный момент продолжается работа по сбору данных с помощью методики «Оправдание предпочтений». Предполагается, что результаты этой работы пополнят круг патопсихологических феноменов, что, возможно, в будущем позволит данной методике обрести еще и статус диагностической.

Таким образом, использование как самого патопсихологического эксперимента, так и методик, построенных на его принципах, для исследовательских целей обеспечивает продолжение отечественной научно-практической традиции качественных исследований в области медицинской психологии.

Литература

- Василюк Ф. Е. Понимающая психотерапия как психотехническая система: Автореф. дис. ... докт. психол. наук. М., 2007.
- Рубинштейн С. Я. Основы патопсихологии. М.: Эксмо-Пресс, 1999.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПЛАСТИЧНОСТИ

Л. К. Хлудова

МГУ им. М. В. Ломоносова, факультет психологии (Москва)
khludova@yandex.ru

В работе представлено экспериментальное исследование мембранных механизмов пластичности нейронов, выполненное в рамках подхода, созданного Е. Н. Соколовым в Московском университете на кафедре психофизиологии. Использование метода последовательной замены физиологических растворов позволяет анализировать пластические свойства мембран командных нейронов виноградной улитки и их пейсмекерного механизма.

Ключевые слова: пластичность, концептуальная рефлекторная дуга, пейсмекерный механизм, командные нейроны, ионные проводимости мембран нейронов.

Пластичность традиционно рассматривается как основа мнемических, когнитивных и семантических и других психических процессов. В психофизиологии исследование мембранных механизмов пластичности начали проводиться в 70-х годах XX в. Это стало возможным благодаря развитию экспериментальной и компьютерной техники. На кафедре психофизиологии под руководством профессора Е. Н. Соколова исследования пластичности проводились на нейронах высших и беспозвоночных животных. В результате полученных данных и анализа литературы Е. Н. Соколов предложил модель концептуальной рефлекторной дуги (КРД) для описания взаимодействия между нейронами при осуществлении поведенческого акта. В состав КРД были включены несколько типов нейронов, выполняющих определенные функции в анализе внешних сигналов и реализации поведенческого акта: рецепторы, преддетекторы, детекторы, модулирующие, командные и двигательные. Рецепторы преобразуют энергию внешних воздействий в нейрональный код, необходимый для дальнейшего анализа сигнала. Преддетекторы и детекторы селективно выделяют параметры действующего сигнала и передают информацию к командным нейронам. Командные нейроны определяют осуществление целостной поведенческой реакции или ее отдельного фрагмента и управляют набором мотонейронов, возбуждающих двигательные единицы. Модулирующие нейроны самостоятельно не вызывают реакций, они перераспределяют приоритеты реакций командных нейронов на основании внешних и внутренних влияний. В концептуальной рефлекторной дуге выделяются три основные части: сенсорная (рецепторы, преддетекторы, детекторы), принятия решения (командные и модулирующие нейроны) и исполнительная (мотонейроны и мышцы) (Соколов, 1981).

В дальнейшем Е. Н. Соколов расширял и дополнял эту основную схему, включая новые типы нейронов и их связей для описания механизмов функционирования мозга при осуществлении разной сложности психологических процессов. Последовательное развитие этой концепции привело Е. Н. Соколова к созданию нового векторного представления о работе мозга человека и нейронных механизмах сенсорных, когнитивных и исполнительных процессов (Соколов, 1995). Этот подход объединяет все уровни психофизиологического анализа психических явлений от поведения животных до сознания человека, включая потребности, эмоции и функциональные состояния.

Нейронные механизмы пластичности традиционно рассматривались как два основных процесса: синаптический и эндонейрональный. Новые данные о механизмах пластичности были получены в работах Е. Н. Соколова и его сотрудников к концу 70-х годов. Наиболее значимым было изучение ритмоводящего пейсмекерного потенциала, наличие которого в нейронах превращает их из простых сумматоров синаптических воздействий в управляемые генераторы (Соколов и др., 1975).

Следующим шагом в исследовании пластичности стало использование идентифицированных командных нейронов оборонительного поведения виноградной улитки, имеющих латентный пейсмекерный механизм. В составе концептуальной рефлекторной дуги эти элементы выполняют функцию «принятия решения». Изучение механизмов пластичности на препаратах нервной системы беспозвоночных животных соответствовало представлениям об идентичном строении мембран нервных клеток независимо от эволюционного уровня развития организма. В конце

70-х – начале 80-х годов исследование пластичности командных нейронов перешло на следующий уровень – мембранный. Для этого использовался оригинальный метод последовательной замены физиологического раствора, окружающего препарат изолированной ЦНС и полностью изолированных КН.

Путем последовательной замены и инкубации препарата в физиологических растворах (бескальциевый – замена хлорида кальция на хлорид кобальта, кадмия или марганца; безнатриевый – замена хлорида натрия буфером и безнатриевый+бескальциевый – замена хлорида натрия буфером и хлорида кальция хлоридом кобальта, кадмия или марганца) изучались реакции потенциалзависимых ионных каналов мембраны нейронов и пейсмекерных потенциалов (Хлудова, 1989). Путем последовательной замены и инкубации препарата в физиологических растворах разного состава проводилось тестирование электрической чувствительности командных нейронов при действии внутриклеточных деполяризационных импульсов разной интенсивности в восходящем и нисходящем порядке (рисунок 1).

Это исследование показало, что генез пейсмекерного потенциала нейронов обеспечивается натриевой и кальциевой проводимостью мембраны (норма), а также при исключении одной из них в эксперименте. Инактивация кальциевой проводимости мембраны командного нейрона увеличивала латентный период появления первого спайка и снижала амплитуду потенциалов действия. У многих нейронов усиление деполяризующих импульсов внутриклеточного тока приводило к увеличению амплитуды и частоты пейсмекерных колебаний. Пейсмекерные волны проявляются перед возникновением потенциалов действия или в середине дейст-

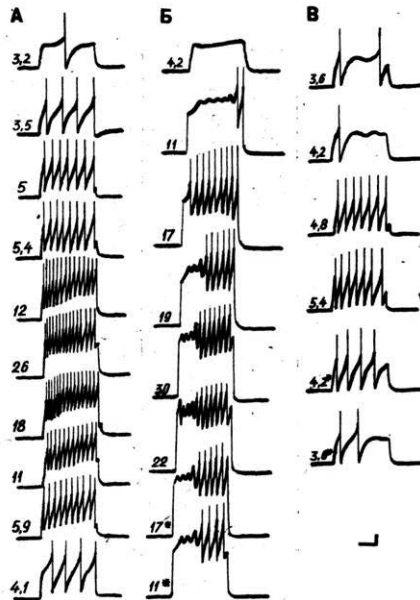


Рис. 1. Нейрограмма нейрона ЛПа 2 №28

А – нормальном физиологическом растворе; Б – в растворе, содержащем 15 мМ хлорида кобальта; В – в безнатриевом растворе. Цифрами отмечена интенсивность деполяризационных стимулов; звездочками показаны интенсивности, совпадающие при повышении и снижении деполяризационных стимулов. Калибровка: 10 мВ; 1 с

вующего стимула. При этом разряд командного нейрона смещается к концу действующего стимула. В растворе, блокирующем кальциевую проводимость мембраны, происходит сужение диапазона интенсивностей деполяризационных импульсов, вызывающих потенциалы действия в командных нейронах. Перевод препарата в безнатриевый раствор и его инкубация в течение 5–10 минут после отмывки физиологическим раствором нормального состава не изменяет характер разряда командного нейрона. Порог появления потенциалов действия, их амплитуда и частота, а также латентный период совпадают с этими параметрами в нормальном физиологическом растворе. Диапазон эффективных интенсивностей деполяризующего тока, вызывающих реакцию командного нейрона, совпадает с диапазоном для физиологического раствора нормального состава. Инкубация командного нейрона в безнатриевом растворе, содержащем хлорид кобальта, кадмия или марганца, приводит к полному отключению генерации потенциалов действия и пейсмекерных колебаний. Использование высоких интенсивностей деполяризующего тока не могло вызвать импульсации командного нейрона. Общее сопротивление мембраны нейрона при изменении состава растворов, омывающих препарат, не изменялось.

Последовательная инкубация интактных и изолированных командных нейронов в физиологических растворах различного ионного состава показала, что генерация потенциалов действия в них полностью определяется натриевой и кальциевой проводимостью мембраны. Пейсмекерные потенциалы могут быть как натриевой, так и кальциевой природы. При последовательной функциональной изоляции каждого вида проводимости пейсмекерные потенциалы сохраняются, изменяется только порог их появления при действии внутриклеточного деполяризующего тока. Инактивация кальциевой проводимости снижает возбудимость командного нейрона. Исключение натрия как носителя проводимости не вызывает изменений возбудимости по сравнению с нормальным раствором.

Электрическая активность командных нейронов обеспечивается не только натриевой, но и кальциевой проводимостью мембраны, которая представлена ионными каналами с низкими и высокими порогами возбуждения. В целом электрогенез командных нейронов имеет смешанный характер, и определенный вклад в него вносит пейсмекерный потенциал. Функционирование пейсмекерного механизма в командных нейронах может быть обеспечено как медленным входящим кальциевым током, так и натриевым током в сочетании с медленным выходящим калиевым током. Проверка этих результатов была проведена при исследованиях свойств мембраны полностью изолированных командных нейронов совместно с Т. Н. Греченко. Вклад ионных проводимостей в пейсмекерный механизм и электрогенез командных нейронов полностью подтвердился и при изоляции нейронов из нервной системы (Хлудова, Греченко, Соколов, 1986). Пластические изменения в реакциях командных нейронов в составе ЦНС и полностью изолированных тестировались многократными применениями внутриклеточного деполяризационного импульса постоянной амплитуды (рисунок 2).

В этих условиях пластичность командного нейрона проявляется в виде снижения числа потенциалов действия при блокаде отдельно натриевого и кальциевого компонентов входящего тока и может определяться инактивацией пейсмекерного механизма. Пластичность пейсмекерных потенциалов представлена изменениями амплитуды и частоты по мере развития привыкания. Для отнесения постепенного снижения числа потенциалов действия к эффекту привыкания использовались различные экстрасимулы, приводившие к растормаживанию, т. е. восстановлению

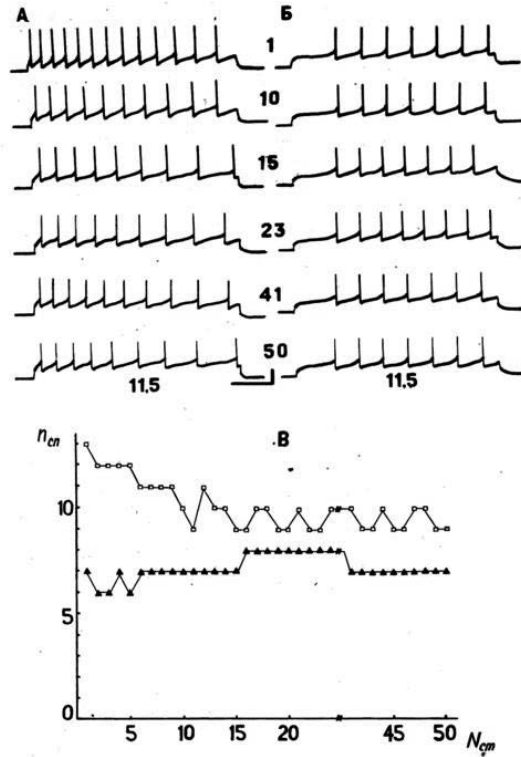


Рис. 2. Нейрограммы нейрона ППа 3 № 52:

А – в нормальном растворе и Б – в растворе, содержащем 15 мМ хлорида кобальта при интенсивности 11,5 нА; цифры отмечают номер стимула. Калибровка: 10 мВ, 1 с; В – графики привыкания нейрона ППа3 в нормальном растворе (квадраты), в растворе, содержащем хлорид кобальта (треугольники). По оси абсцисс – номер стимула, по оси ординат – количество ПД

исходного ответа на деполяризующий ток. Эффект сенситизации пейсмекерного механизма командного нейрона может проявляться и как следствие замены физиологических растворов, что позволяет использовать этот прием для активации и тестирования пейсмекерных колебаний.

Таким образом, командные нейроны не утрачивают пластическую способность к привыканию и сенситизации, и это свойство прямо связано с вкладом пластичности ионных проводимостей мембраны в поведенческие реакции.

Литература

- Соколов Е. Н. и др. Пейсмекерный потенциал нейрона. Тбилиси: Мецниереба, 1975.
- Соколов Е. Н. Физиология высшей нервной деятельности. Ч. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981.
- Соколов Е. Н. Принцип векторного кодирования в психофизиологии // Вестник Моск. университета. Сер. 14. Психология. № 4. 1995. С. 14–28.
- Хлудова Л. К. Механизмы пластичности командного нейрона: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1989.

Хлудова Л. К., Греченко Т. Н. Проблемы нейроэкологии: действие солей тяжелых металлов на нейроны // Вестник Моск. университета. Сер. 14. Психология. 1994. № 1. С. 28–36.

Хлудова Л. К., Греченко Т. Н., Соколов Е. Н. Участие натриевых и кальциевых потенциалзависимых ионных каналов в пластичности командных нейронов при внутриклеточных раздражениях // 1 Всесоюзная конференция по нейронаукам. Киев, 1986.

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕХАНИЗМОВ АХРОМАТИЧЕСКОГО ЗРЕНИЯ: ОТ ЧЕЛОВЕКА К ПРОСТЫМ НЕРВНЫМ СИСТЕМАМ¹

А. М. Черноризов, Е. Д. Шехтер, М. М. Зимачев, Д. Ф. Гадельшина

МГУ им. М. В. Ломоносова, факультет психологии (Москва)

amchern53@mail.ru

Представлены результаты экспериментального исследования ахроматического зрения улитки *Helix lucorum*, полученные путем одновременной регистрации суммарной электрической активности глаза и оптического нерва. Обсуждается гипотеза о том, что в зрительных системах человека и животных интенсивность света кодируется двумерным «вектором возбуждения», компонентами которого являются реакции «яркостных» (*on*-типа) и «темновых» (*off*-типа) нейронов.

Ключевые слова: ощущение яркости, электроретинограмма, оптический нерв, *on*- и *off*-системы зрения.

Введение

В классической нейрофизиологии зрения механизм кодирования яркости света ассоциируется с активностью одного типа нейронов, так называемых «яркостных» нейронов *on*-типа, частота разрядов которых монотонным образом связана с величиной интенсивности освещения. Однако в современных психофизиологических исследованиях зрения человека и животных обнаруживается, что интенсивность света кодируется двумерным «вектором возбуждения», компонентами которого являются реакции как «яркостных» (*on*-типа), так и «темновых» (*off*-типа) нейронов (Соколов, 2003). Это означает, что в каждый момент времени наличное ощущение интенсивности (яркости) света определяется соотношением в активности яркостного и темнового нейронных систем, оппонентным образом реагирующих на свет и затемнение: увеличение интенсивности света приводит к возбуждению яркостного и торможению темнового каналов, тогда как уменьшение освещения вызывает обратный эффект. При таком способе кодирования параметры ответов каждого из двух нейронных модулей – яркостного или темнового – утрачивают самостоятельное значение, и интенсивность света однозначно определяется только соотношением их активности. Кодирование интенсивности света «вектором возбуждения», компонентами которого являются реакции темновых и яркостных нейронов, получило наименование «векторного кодирования яркости» (Соколов, 2003). Проверка гипотезы о векторном способе кодировании яркости была реализована в психофизиологических экспериментах с человеком, а также в поведенческих

1 Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 09-06-00366а.

и нейрофизиологических опытах на животных (обезьяна, кролик, рыбы, лягушка, моллюск) (Соколов, 2003; Измайлов и др., 2006). В этих экспериментах методами многомерного шкалирования были построены двухканальные модели ахроматического зрения, которые для человека и всех исследованных животных имели вид двумерной сферы (Измайлов и др., 1989; Измайлов, Исайчев, Шехтер, 1998; Измайлов и др., 2006; Черноризов и др., 2009; Chernorizov, Sokolov, 2010). В терминах нейрофизиологии двумерность моделей ахроматического зрения может интерпретироваться как свидетельство того, что в различение градаций яркости вовлечены два оппонентных друг другу нейронных механизма. Основная задача наших исследований зрительной системы моллюска – проверка гипотезы о том, что модульный (векторный) принцип организации механизмов ощущений яркости является универсальным в широком ряду животных, включая беспозвоночных. В предыдущей серии работ с внутриклеточной регистрацией мы обнаружили в сетчатке глаза улитки два типа светочувствительных элементов – «яркостных» и «темновых», аналогичных «яркостным» (*on*-типа) и «темновым» (*off*-типа) нейронам в зрительной системе позвоночных (Черноризов и др., 2009; Шехтер, Греченко, 2009; Chernorizov, Sokolov, 2010). Данное исследование является логическим продолжением этой серии и посвящено изучению темнового и яркостного нейронных модулей яркостной системы зрения моллюска методами регистрации и анализа суммарной электрической активности глаза (электроретинограммы) и суммарной электрической активности оптического нерва.

Процедура и методы исследования

Опыты проводились на темноадаптированном полуинтактном препарате виноградной улитки (*Helix pomatia*), включающем глаз, окологлоточное ганглионарное кольцо и оптический нерв, связывающий эти структуры. В качестве фотостимулятора использовали экран монитора компьютера. Стимулами служили гомогенные монохромные вспышки света различной длительности (от 100 мс до 3 с), яркости (в диапазоне от 2 кд/м² до 75 кд/м²) и цвета. Одновременная регистрация электроретинограммы и активности оптического нерва осуществлялась с использованием стандартной электрофизиологической аппаратуры. Для сбора и обработки электрофизиологических данных использовались программы Sonap (Кулаичев, 2002) и Statistica 5.

Результаты исследования

Электроретинограмма виноградной улитки, в отличие от ЭРГ позвоночных, включает только роговично-позитивный компонент, латентность и амплитуда которого варьирует в пределах 2÷3 с и 0,3÷0,9 мВ соответственно. Анализ этого компонента на стимулы разной интенсивности и спектрального состава показал, что сетчатка улитки наиболее чувствительна к изменениям в интенсивности стимулов синего цвета. Таким образом, главной составляющей ЭРГ является позитивный пик, «привязанный» к моменту включения стимула. В соответствии с общепринятой классификацией световых реакций (Hartline, 1940), мы обозначили этот пик как «*on*»-пик («*on*»-ответ). За *on*-ответом всегда следует фаза медленного затухания реакции, которая никогда не сопровождается *off*-ответом на выключение, противоположным по знаку *on*-ответу на включение света. Это является еще одним харак-

терным отличием ЭРГ улитки от ЭРГ позвоночных животных с четко выраженным *off*-пиком в виде так называемой «d-волны». В отличие от ЭРГ, суммарная реакция на свет оптического нерва двухфазна: первая фаза этого ответа, так же как и «*on*»-пик в составе ЭРГ, связана с включением светового стимула и может быть обозначена как «*on*»-ответ зрительного нерва на свет. Второй всплеск спайковой активности оптического нерва совпадает по времени с моментом медленного возвращения потенциала ЭРГ к фоновому уровню. С целью проверки гипотезы о том, что вторая фаза ответа оптического нерва является реакцией на выключение светового стимула, т. е. «*off*»-ответом, изучалась зависимость между временем появления второй фазы ответа оптического нерва и моментом выключения света в условиях варьирования длительности стимуляции. В результате было обнаружено, что, в соответствии с гипотезой, увеличение длительности фиксированного по интенсивности светового стимула от 100мс до 36с сопровождается возрастанием латентного периода второй фазы спайковой активности оптического нерва.

Таким образом, исследование одновременно регистрируемых ЭРГ и реакций оптического нерва свидетельствует о том, что периферическая часть зрительной системы улитки способна различать достаточно малые перепады в интенсивности освещения. При этом максимум яркостной дифференциальной чувствительности приходится на область синих цветов. Это находится в полном соответствии с тем фактом, что фоторецепторы улитки содержат только один пигмент – родопсин, оптимум поглощения которого приходится на сине-зеленую область видимого спектра с пиком на 490–500 нм (Chernorizov et al., 1994). Какие клеточные структуры являются источником ЭРГ виноградной улитки? В пользу фоторецепторного происхождения ЭРГ виноградной улитки свидетельствует ее форма, напоминающая инвертированную по знаку форму внутриклеточной реакции отдельного фоторецептора (Brown, Flaming, 1977). ЭРГ с такой же простой формой можно зарегистрировать и от глаза со сложной сетчаткой (например, кошки), если с помощью определенных воздействий исключить работу клеток внутреннего ядерного слоя, сохранив нормальное функционирование фоторецепторов. Однако содержащие один и тот же пигмент фоторецепторы виноградной улитки неоднородны как морфологически, так и функционально. Морфологически, по размерам микровиллярного аппарата, фоторецепторы сетчатки улитки делят на два типа (Зайцева, 1992). Функционально фоторецепторы виноградной улитки также неоднородны, поскольку одна их часть реагирует на свет деполаризационным, а другая – гиперполяризационным смещением фонового (темнового) уровня мембранного потенциала. Поскольку этот результат получен не только на интактной сетчатке (Черноризов и др., 2009; Chernorizov, Sokolov, 2010), но и при исследовании полностью изолированных клеток (Шехтер, Греченко, 2009), то можно утверждать, что разнонаправленность фоторецепторных ответов у виноградной улитки обусловлена эндогенно, т. е. свойствами самих фоторецепторов. Несмотря на то, что потенциалы отдельных фоторецепторов улитки имеют противоположную полярность, суммарный электрический ответ ее сетчатки «монополярен» и состоит только из одного роговично-положительного колебания «*on*»-типа при отсутствии «*off*»-реакции выключения. Это может быть объяснено следующим образом. Латентный период световых реакций у обоих типов фоторецепторов одинаков, но реакции гиперполяризационного типа характерны лишь для относительно небольшой части фоторецепторов (Шехтер, Греченко, 2009). Как следствие, в интегральной форме (ЭРГ) активность этого типа клеток может маскироваться активностью доминирующих в сетчатке фоторецепторов, гиперполяризующихся

светом. Можно предположить далее, что фоторецепторы этих двух типов представляют собой «яркостные» (возбуждаемые светом, деполяризующиеся) и «темновые» (тормозимые светом, гиперполяризующиеся) элементы сетчатки. А тогда отсутствие проявлений *off*-пика (эффекта выключения света) в ЭРГ виноградной улитки объясняется не отсутствием специализированной «темновой системы» в сетчатке улитки, а ее «маскировкой» активностью доминирующей «яркостной системы».

В отличие от ЭРГ, в светоиндуцированной активности оптического нерва присутствуют как *on*-ответ на включение света, так и *off*-разряд, следующий за выключением стимула. Эти реакции, по-видимому, принадлежат разным популяциям нервных волокон, поскольку представлены потенциалами действия разной амплитуды. Если для *on*-ответа характерны относительно высокоамплитудные потенциалы действия (ПД), то в *off*-реакцию вовлечены низкоамплитудные ПД. Кроме того, по сравнению с *on*-ответом *off*-реакция менее выражена, что говорит об относительно небольшом числе волокон, реагирующих на выключение освещения. Это позволяет связать происхождение *off*-ответа оптического нерва с деятельностью малочисленных фоторецепторов, гиперполяризующихся светом и, соответственно, деполяризующихся его выключением (последнее и является, по сути, механизмом *off*-реакции). Таким образом, данные внутриклеточных исследований и исследований суммарной электрической активности глаза моллюска в совокупности позволяют предполагать, что в ахроматической зрительной системе виноградной улитки «яркостный» и «темновой» модули формируются уже на уровне фоторецепторов. В зрительных системах животных, сетчатка которых значительно сложнее, чем сетчатка виноградной улитки, «яркостный» и «темновой» каналы образуются на более высоком клеточном уровне. Так, у рыб проявление активности этих каналов впервые обнаруживается в слое биполярных клеток сетчатки (Соколов, 2003; Chernorizov, Sokolov, 2010).

Заключение

Наши собственные и литературные данные свидетельствуют в пользу того, что нейронной основой различения яркости является согласованная активность «*on*»- и «*off*»-каналов зрительной системы. Зрительные системы человека и разных животных могут использовать разные «тактические приемы» для формирования «яркостного» (*on*) и «темнового» (*off*) модулей: у позвоночных эти модули формируются на уровне нейронов сетчатки (начиная с биполяров), а у беспозвоночных – уже на уровне фоторецепторов. Однако сам принцип оппонентности в функционировании механизмов зрения, предполагающий взаимодействие в реакциях на свет «темнового» и «яркостного» модулей, по-видимому, универсален для позвоночных и беспозвоночных животных.

Литература

- Зайцева О. В. Структурная организация сенсорных систем улитки // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 1992. Т. 42. Вып. 6. С. 1132–1150.
- Измайлов Ч. А., Исайчев С. А., Шехтер Е. Д. Двухканальная модель различения сигналов в сенсорных системах // Вестник МГУ. Сер. 14. Психология. 1998. № 3. С. 29–40.
- Измайлов Ч. А., Зимачев М. М., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Двухканальная модель ахроматического зрения лягушки // Сенсорные системы. 2006. Т. 20. № 1. С. 1–11.

- Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.
- Кулаичев А. П. Компьютерная электрофизиология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002.
- Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УРСС, 2003.
- Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н., Гарусев А. В. Психофизиология ахроматического зрения: от простых нервных систем к человеку // Психология человека в современном мире. Т. 4. 2009. С. 370–377.
- Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н. Два типа фоторецепторов в ахроматической зрительной системе виноградной улитки // Экспериментальная психология. 2009. Т. 2. №2. С. 5–15.
- Brown K. T., Flaming D. G. Intracellular recording in outer segments of red and green rods of the toad // Society for Neuroscience Abstracts. 1977. №3. P. 554.
- Chernorizov A. M., Shekhter E. D., Arakelov G. G., Zimachev M. M. The Vision of the Snail: The Spectral Sensitivity of the Dark-Adapted Eye // Neurosci. & Behav. Physiol. 1994. V. 24. № 1. P. 59–62.
- Chernorizov A. M., Sokolov E. N. Mechanisms of achromatic vision in invertebrates and vertebrates: A comparative study // Spanish J. Psychology. 2010. V. 13. №1. P. 18–29.
- Hartline H. K. The nerve messages in the fibers of the visual pathway // J. Opt. Soc. Am. 1940. V. 30. P. 239–247.
-

Научное издание

Серия

«Интеграция академической и университетской психологии»

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ В РОССИИ

Традиции и перспективы

Оригинал-макет и верстка – С. С. Фёдоров
Корректор – Л. В. Бармина

Лицензия ЛР №03726 от 12.01.01
Издательство «Институт психологии РАН»
129366, Москва, ул. Ярославская, 13
Тел.: (495) 682-51-29
E-mail: rio@psychol.ras.ru
www.ipras.ru

Сдано в набор 15.09.10. Подписано в печать 29.09.10
Формат 70 × 100/16. Бумага офсетная. Печать офсетная
Гарнитура ITC Scharter. Усл. печ. л. 72,15. Уч.-изд. л. 61
Тираж 500 экз. Заказ .

Отпечатано с готовых диапозитивов в ППП «Типография „Наука“»
121099, Москва, Шубинский пер., 6