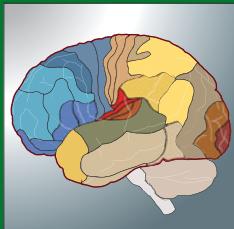


ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



Б. БААРС, Н. ГЕЙДЖ

МОЗГ ПОЗНАНИЕ РАЗУМ

ВВЕДЕНИЕ В КОГНИТИВНЫЕ
НЕЙРОНАУКИ

1

МОЗГ
ПОЗНАНИЕ
РАЗУМ

COGNITION, BRAIN, AND CONSCIOUSNESS

INTRODUCTION TO COGNITIVE NEUROSCIENCE

Second Edition

**Bernard J. Baars
Nicole M. Gage**



AMSTERDAM • BOSTON • HEIDELBERG • LONDON • NEW YORK • OXFORD
PARIS • SAN DIEGO • SAN FRANCISCO • SINGAPORE • SYDNEY • TOKYO
Academic Press is an imprint of Elsevier





ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК

Б. Баарс, Н. Гейдж

МОЗГ ПОЗНАНИЕ РАЗУМ

ВВЕДЕНИЕ В КОГНИТИВНЫЕ
НЕЙРОНАУКИ

В двух томах

1

Перевод 2-го английского издания
под общей редакцией
профессора, д-ра биол. наук
В. В. Шульговского

5-е издание, электронное



Москва
Лаборатория знаний
2021

УДК 612
ББК 28.707
М74

Серия основана в 2006 г.

Переводчики:

В. Н. Егорова (гл. 6, 8), М. А. Каменская (гл. 1, 2),
В. М. Ковальzon (гл. 5, 7, 9, 13), А. В. Любителев (гл. 3, 16),
О. Б. Мацелепа (гл. 4, 10–12, 14, 15)

Мозг, познание, разум: введение в когнитивные нейронауки :
M74 в 2 т. Т. 1 / под ред. Б. Баарса, Н. Гейдж ; пер. с англ. ; под ред.
проф. В. В. Шульговского. — 5-е изд., электрон. — М. : Лаборатория
знаний, 2021. — 552 с. — (Лучший зарубежный учебник). — Систем.
требования: Adobe Reader XI ; экран 10". — Загл. с титул. экрана. —
Текст : электронный.

ISBN 978-5-93208-548-6 (Т. 1)

ISBN 978-5-93208-547-9

В книге изложены результаты новейших исследований связи строения мозга и способности человека к познанию. В наглядной и доступной форме представлена взаимосвязь строения мозга, психологических функций, эффектов восприятия и умственных способностей человека. Выводы основаны на данных, полученных в психологии, биологии, медицине, биохимии и физике. Показано, что когнитивные механизмы и механизмы восприятия, которые изучались на уровне поведения, в настоящее время могут наблюдаться непосредственно на уровне работы самого мозга благодаря использованию новейших методов визуализации мозговых процессов.

Для студентов и преподавателей биологических, психологических и медицинских вузов, педагогов, всех интересующихся когнитивной нейронаукой и работающих в этой области.

УДК 612

ББК 28.707

Деривативное издание на основе печатного аналога: Мозг, познание, разум: введение в когнитивные нейронауки : в 2 т. Т. 1 / под ред. Б. Баарса, Н. Гейдж ; пер. с англ. ; под ред. проф. В. В. Шульговского. — 4-е изд. — М. : Лаборатория знаний, 2019. — 541 с. : ил., [8] с. цв. вкл. — (Лучший зарубежный учебник). — ISBN 978-5-00101-184-2 (Т. 1); ISBN 978-5-00101-183-5.

В соответствии со ст. 1299 и 1301 ГК РФ при устраниении ограничений, установленных техническими средствами защиты авторских прав, правообладатель вправе требовать от нарушителя возмещения убытков или выплаты компенсации

- © 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.
This edition of COGNITION, BRAIN, AND CONSCIOUSNESS, INTRODUCTION TO COGNITIVE NEUROSCIENCE by Bernard Baars and Nicole Gage is published by arrangement with ELSEVIER LIMITED of The Boulevard, Langford Lane, Kidlington, Oxford, OX5 1GB, UK.
ISBN 978-0-12-375070-9.
Книга «Мозг, познание, разум: введение в когнитивные нейронауки» под ред. Б. Баарса, Н. Гейдж опубликована с разрешения ELSEVIER LIMITED, The Boulevard, Langford Lane, Kidlington, Oxford, OX5 1GB, UK
© Перевод и оформление. Лаборатория знаний, 2015

ISBN 978-5-93208-548-6 (Т. 1)
ISBN 978-5-93208-547-9

Оглавление

Предисловие	14
Глава 1. Психика и мозг	23
1.0. Введение.....	23
2.0. Приглашаем в нейропсихологию.....	24
3.0. Некоторые исходные положения	25
3.1. Расстояния: семь порядков размерностей.....	25
3.2. Время: десять порядков размерностей	28
3.3. Умозаключения — выход за рамки эмпирических данных	30
3.4. Согласуемость данных	34
3.5. Главные ориентиры на изображениях мозга	35
4.0. Немного истории и продолжающаяся дискуссия.....	37
4.1. Психика и мозг	40
4.2. Биологическая природа когнитивной деятельности и эмоций.....	41
4.3. Нейронная доктрина Рамон-и-Кахала: рабочая гипотеза науки о мозге	44
4.4. Пьер-Поль Брука: локализация центра речи	47
4.5. Осознаваемые и неосознаваемые психические явления.....	54
5.0. Наука возвращается к представлениям о сознании	59
5.1. Современные методы исследования осознаваемых и неосознаваемых процессов в мозге	61
5.2. Историческое развитие не остановилось	62
6.0. Заключение.....	64
7.0. Задания и упражнения к главе 1.....	66
7.1. Контрольные задания	66
7.2. Графические упражнения.....	67

Глава 2. Концептуальная структура когнитивной нейронауки	69
1.0. Введение	69
2.0. Классическое понятие оперативной памяти	71
2.1. «Внутренние чувства»	72
2.2. Выходные функции	74
2.3. Один краткий миг	74
2.4. Случай Клайва Уэлинга с позиций функциональной схемы	78
2.5. Роль мгновенной памяти	79
3.0. Ограниченностъ функциональных способностей	81
3.1. Границы выполнения двойных задач	81
3.2. Некоторые функциональные способности мозга имеют широкие границы	84
3.3. Почему функциональные способности могут быть столь ограниченными?	85
3.4. Оценка оперативной памяти	86
4.0. Внутренние и внешние чувства	89
4.1. Глаз, ухо и голос психики	90
4.2. Психические образы формируются в зрительных областях коры мозга	92
4.3. Идентична ли внутренняя речь внешней речи?	92
4.4. Только ли один вид оперативной памяти?	93
5.0. Центральное управление	93
5.1. Исполнительная реакция и автоматизм	96
5.2. Управляемое и спонтанное внимание	98
6.0. Действие	100
7.0. Консолидация кратковременных событий в долговременную память	104
7.1. Оперативная память — результат активации постоянной памяти?	106
8.0. Заключение	107
9.0. Задания и упражнения к главе 2	108
9.1. Контрольные задания	108
9.2. Графические упражнения	109
Глава 3. Нейроны и связи между ними	111
1.0. Введение	111
1.1. Реальные и идеализированные нейроны	113
1.2. Возбуждение и торможение	115
1.3. Обработка информации нейронами	117
2.0. Рабочие гипотезы	118
2.1. Упрощенный случай: рецепторы, пути и контуры	119

3.0. Массивы и карты	124
3.1. Карты переходят в другие карты	127
3.2. Массивы нейронов чаще всего имеют связи двух типов	127
3.3. Сенсорные и моторные системы работают совместно	127
3.4. Временная кодировка: рисунки спайков и ритмы мозга	129
3.5. Точки выбора в потоках информации	133
3.6. Обработка, обусловленная ожиданием	135
4.0. Адаптация и обучение массивов нейронов	138
4.1. Обучение по Хэббу: «Активирующиеся одновременно нейроны образуют соединения между собой»	139
4.2. Дарвинистский подход в нервной системе: выживают клетки и синапсы, наиболее приспособленные к данной задаче	143
4.3. Обработка символьной информации и нейронные сети	145
5.0. Координация работы нейрональных сетей	146
5.1. Функциональная избыточность	148
6.0. Заключение	149
7.0. Задания и упражнения к главе 3	150
7.1. Контрольные задания	150
7.2. Графические упражнения	150
Глава 4. Методы: визуализация живого мозга	153
1.0. Введение	153
1.1. Регистрация работы мозга: более и менее прямые методы измерения	155
1.2. Соотношение пространственного и временного разрешений методов	155
2.0. Ряд полезных инструментов для измерения электрической и магнитной активности	159
2.1. Регистрация одиночных нейронов	159
2.2. Исследования на животных и человеке	163
2.3. Электроэнцефалография (ЭЭГ)	165
2.4. Магнитоэнцефалография	173
2.5. Вмешательство в работу мозга	174
3.0. фМРТ И ПЭТ: непрямое измерение нейронной активности	180
3.1. Области интереса	185
3.2. Мозг в состоянии покоя не молчит: внутренние процессы мозга	188

3.3. Эмпирическое определение когнитивных функций: уникальный способ	189
4.0. Новые способы определения взаимосвязи областей мозга: визуализация распределения тензора	191
5.0. Сознательные события против бессознательных	192
6.0. Корреляция и причинная связь	193
6.1. Для чего необходимо множество методик при исследовании функций мозга	195
6.2. Повреждения мозга и следствия этих повреждений	196
7.0. Заключение	198
8.0. Задания и упражнения к главе 4	198
8.1. Контрольные задания и графические упражнения	198
Глава 5. Мозг	201
1.0. Введение	201
1.1. Нервная система	202
1.2. География мозга	203
2.0. Развитие мозга начинается с нижних отделов	210
2.1. В строении мозга находят отражение эволюция и индивидуальное развитие	210
2.2. Развитие мозга от основания до вершины	210
3.0. От вопроса «где?» до вопроса «что?»: функциональная роль областей мозга	217
3.1. Полушария головного мозга: разделение на левую–правую половины	218
3.2. Исходящие и входящие сигналы: подразделение в направлении спереди назад	222
3.3. Основные доли: видимые и скрытые участки	226
3.4. Обширные взаимосвязи между корой и таламусом	233
3.5. Подчиненные участки подкорковых слоев	236
4.0. Заключение	239
5.0. Задания и упражнения к главе 5	240
5.1. Контрольные задания	240
5.2. Графические упражнения	240
Глава 6. Зрение	243
1.0. Введение	244
1.1. Тайна опыта зрительных впечатлений	244
1.2. Цель зрения: знание того, что где находится	245

1.3. Знание об объекте: восприятие характерных черт, групп и объектов	245
1.4. Знание того, где находятся объекты	248
2.0. Функциональная организация зрительной системы	248
2.1. Сетчатка.	248
2.2. Латеральное коленчатое тело	252
2.3. Первичная, или стриарная, зрительная кора	254
2.4. Экстраприарные зрительные зоны — за пределами зоны V1	258
2.5. Поле МТ.	258
2.6. Центральный и дорсальный пути: знания «что» и «где»	258
2.7. Зоны, вовлеченные в распознавание объектов	262
2.8. Латеральный затылочный комплекс	262
2.9. Зона распознавания лиц	264
2.10. Парагиппокампальная область восприятия пространства	264
3.0. Теории зрительного осознания: где оно происходит?	264
3.1. Иерархическая и интерактивная теории зрения	268
4.0. Области мозга, необходимые для визуального восприятия: исследования повреждений	273
4.1. Последствия повреждений первичных зрительных зон.	273
4.2. Поражения экстраприарной зоны — повреждения вне зоны V1	276
4.3. Повреждение центральных областей, воспринимающих предметы	277
4.4. Повреждение дорсальных областей теменной доли	282
5.0. Связь деятельности мозга и зрительного опыта.	283
5.1. Восприятие со многими устойчивыми состояниями	284
5.2. Бинокулярная конкуренция: то, что вы видите, — это то, что стимулирует вас	285
5.3. Зрительное обнаружение: видели ли вы это?	288
5.4. Созидательное восприятие: видеть больше, чем доступно глазу	289
5.5. Нервные корреляции с распознаванием объектов.	291
6.0. Управление зрительным осознанием.	292
6.1. Транскраниальная магнитная стимуляция	293
6.2. Бессознательное восприятие	296
7.0. Заключение.	299
8.0. Задания и упражнения к главе 6	300
Глава 7. Слух и речь	303
1.0. Введение.	303
1.1. Модель обработки информации.	304

1.2. Основы звука и слухового восприятия	307
2.0. Центральная слуховая система	312
2.1. Пути передачи слуховой информации	312
2.2. Слуховая кора	315
3.0. Функциональное картирование обработки слуховой информации	323
3.1. Первичная слуховая кора	323
3.2. Роль височной области в декодировании слухового сигнала	324
3.3. Корковые системы «что» и «где»	325
4.0. Восприятие речи	336
4.1. История вопроса	337
4.2. Ранние теории восприятия речи	340
4.3. Функциональное картирование специфических речевых процессов	342
4.4. Связь восприятия и формирования речи	343
4.5. Повреждения систем восприятия речи	344
4.6. Рабочая модель мозговых механизмов восприятия речи	349
5.0. Восприятие музыки	352
5.1. Этапы слуховой обработки музыки	352
5.2. Отдельная система для музыкального восприятия	353
6.0. Обучение и пластиичность	355
6.1. Пластиичность, связанная с депривацией	356
6.2. Пластиичность, связанная с обучением	356
6.3. Пластиичность, связанная с профессиональными навыками	358
7.0. Сознание и слуховые образы	358
7.1. Слуховое сознание во время сна и седативного состояния	359
7.2. Слуховое воображение	360
8.0. Заключение	361
9.0. Задания и упражнения к главе 7	362
9.1. Контрольные задания	362
9.2. Графические упражнения	362
9.3. Литература	363
Глава 8. Сознание и внимание	365
1.0. Введение	366
1.1. Бодрствующее состояние опосредовано сознанием	370
1.2. Состояния бодрствования, сна и сновидений должны быть регулярны по времени	371

1.3. Общие ритмы суточных состояний	373
1.4. Состояние нахождения в сознании имеет типичную таламокортиkalную активность.....	378
1.5. Таламокортиkalный центр: плотно взаимосвязанный и очень активный	381
1.6. Карты и ритмы	385
1.7. Двусторонние связи	385
1.8. Как синхронизируются нейроны.....	387
1.9. Синхронность для получения контроля.....	390
2.0. Бодрствование	394
2.1. Практическое мышление	394
2.2. Ориентация по месту, времени и людям	396
2.3. Бодрствование для обучения; сон делает возможным закрепление памяти	398
2.4. Внимание и сознание в общем делают возможным обучение	398
2.5. Потеря осознания предсказуемых событий.....	401
2.6. Скрытое обучение также требует сознания	404
2.7. Быстрые ритмы координируют задачи в состоянии бодрствования.....	404
2.8. Гамма-активность играет множество ролей	406
2.9. Синхронизация гамма-волн может соединять визуальные черты в осознаваемые образы	409
2.10. Тета-ритмы играют множество ролей	415
2.11. Альфа-ритмы	417
3.0. Внимание улучшает восприятие, познавательную способность и обучение.....	420
3.1. Фланговая задача Познера	420
3.2. Модель внимания	427
3.3. Опыты по вниманию и опыты сознания	433
4.0. Сон фазы быстрых движений глаз	435
4.1. Сны как состояние сознания	437
4.2. Закрепление событий в памяти во время БДГ-сна.....	438
5.0. Глубокий сон: подъемы и спады	441
5.1. Некоторая умственная активность происходит даже во время медленноволнового сна	442
5.2. Порог пробуждения изменяется на протяжении сна	442
5.3. Повторное «проигрывание» эпизодов в памяти и консолидация	443
6.0. Общее сопоставление	447
6.1. Отражает ли сознание функцию глобального рабочего пространства в головном мозге?	447

6.2. Передача сигналов повторным входом и степень интеграции осознаваемых явлений в головном мозге	454
6.3. Требуется ли для сознания личное познание?	457
6.4. Почему сознаваемые события подлежат регистрации?	459
6.5. Факты по необычным состояниям	460
7.0. Заключение.	471
8.0 Задания и упражнения к главе 8	473
Глава 9. Обучение и память.	479
1.0. Введение.	480
1.1. Общее представление о функции обучения и памяти	483
1.2. Обучение и память на функциональной схеме работы мозга.	485
1.3. Имплицитная и эксплицитная память.	488
2.0. Амнезия	489
2.1. НМ: наиболее изученный пациент с амнезией	491
2.2. Краткие сведения об амнезии	491
2.3. Сохраняющиеся функции при амнезии: имплицитная и процедурная память.	494
2.4. Сохраненное имплицитное обучение	496
3.0. Как формируются воспоминания.	500
3.1. Электрически вызванные автобиографические воспоминания	501
3.2. Длительная потенциация и длительная депрессия: возбуждающие и тормозные следы памяти	504
3.3. Консолидация: от временного хранения до постоянного	507
3.4. Быстрая консолидация: синаптические механизмы, транскрипция генов и синтез белка.	508
3.5. Системная консолидация: взаимодействие между медиальными отделами височных долей и новой корой.	510
4.0. Разновидности памяти	512
4.1. Эпизодическая и семантическая память: «припомнение» против «знания»	512
4.2. Эпизодические воспоминания могут со временем превращаться в семантические	515
4.3. Эпизодическая память и семантическая память часто комбинируются	517
5.0. Медиальная височная кора в эксплицитном обучении и памяти	518
5.1. Отвлечение внимания мешает обучению	519
6.0. Префронтальная кора, сознание и рабочая память	521
6.1. Работа с памятью: лобная доля целенаправленно работает с памятью	525

6.2. Префронтальная кора в эксплицитном (осознанном) и имплицитном (неосознанном) обучении и памяти	526
6.3. Различные типы рабочей памяти	528
6.4. Префронтальная кора — хранение информации или управление процессом?	530
6.5. Объединение префронтальных и медиальных височных областей для обеспечения процессов рабочей памяти	531
7.0. Извлечение информации из памяти и метапознание	533
7.1. Извлечение из памяти ложной информации	534
7.2. Межполушарная латерализация при извлечении информации	534
7.3. Тета-ритмы могут координировать извлечение из памяти	536
8.0. Другие виды обучения	537
9.0. Заключение	539
10.0. Задания и упражнения к главе 9	540

Предисловие

Стремление идти в ногу со временем при изучении когнитивной нейробиологии очень схоже со стремлением оседлать на серфинге Большую волну около пляжа Вайкики. От постоянного появления новых фактов в этой области становится захватывающе интересно и немного страшно. И все же мы продолжаем взбираться на наши умственные доски для серфинга, чтобы поймать набегающую волну этого все усложняющегося научного знания. Данная книга создавалась с целью формирования общего представления о еще только зарождающейся науке. Особый стиль изложения основного материала делает ее доступной как для студентов, так и для всех интересующихся читателей любого уровня.

Второе издание книги претерпело ряд усовершенствований.

1. Добавлена новая глава *Гены и молекулы мышления* (гл. 16), которая знакомит читателя с современными разработками в области молекулярных основ сознания. Известно, что нейроны формируют связи с другими нейронами, экспрессируя белки под контролем генетического (и эпигенетического) аппарата клетки. Таким образом, знание молекулярного уровня необходимо для понимания таких функций, как обучение, речь, восприятие и других.
2. С учетом данных, полученных за последние десять лет, полностью пересмотрена глава о *Сознании и внимании* (гл. 8). Невероятный прорыв в данной области позволил совершить открытие новых методов регистрации деятельности мозга. Например, было показано, что мозговые ритмы несут информацию как о сознательных, так и о бессознательных процессах.
3. Была произведена большая ревизия гл. 12 *Цели, управляющий контроль и действия*, в которой с позиции современных данных о строении префронтальной коры проясняются многие загадки о значении лобных долей — «органов цивилизации», длительное время считавшихся непостижимыми.
4. Добавлены новые текстовые вставки *Перспективы когнитивной нейронауки*. Свои точки зрения на важные направления и открытия, сделанные недавно в рамках когнитивной нейронауки, представляют ведущие ученые со всего мира:
 - Нельсон Кован (Nelson Cowan, PhD), Университет Миссури
 - Дэвид Иглман (David Eagleman, PhD), Медицинский колледж Бэйлора
 - Джеральд Эдельман (Gerald Edelman, MD), Институт нейронаук
 - Пол Флетчер (Paul Fletcher, PhD), Кембриджский университет
 - Анжела Фридеричи (Angela Friederici, PhD), Институт человеческой когнитологии и науки о мозге общества Макса Планка

- Кристофер Фрис (Christopher Frith, PhD), Центр исследования мозга «Вэлкам Траст»
 - Кристоф Кох (Christof Koch, PhD), факультет биологии Калифорнийского технологического института
 - Стефан Л. Макник (Stephen L. Macknik, PhD), Нейрологический институт Барроу
 - Сюзана Мартинез-Конде (Susana Martinez-Conde, PhD), Нейрологический институт Барроу
 - Анирудх Пател (Aniruddh Patel, PhD), Институт нейронаук
 - Чаран Ранганах (Charan Ranganath, PhD), Университет Калифорнии, Дейвис
 - Майкл Рагг (Michael Rugg, PhD), Университет Калифорнии, Ирвин
 - Дженни Саффран (Jenny Saffran, PhD), Университет Висконсина, Мэдисон
 - Лари Сквир (Larry Squire, MD), Университет Калифорнии, Медицинская школа Сан Диего
5. Во второе издание включен словарь терминов. Так как освоение терминологии является одним из наиболее сложных этапов изучения когнитивной нейронауки, мы надеемся, что это дополнение будет хорошим вспомогательным средством для студентов и преподавателей.
 6. В начало книги помещен новый мини-атлас человеческого мозга, знание строения которого служит первым шагом к пониманию когнитивных наук. Так как мозг невероятно сложен по своему топографическому устройству, в первом издании мы использовали иллюстрации из анатомии Грея и других источников издательства Elsevier/Academic Press. Для большей помощи новичкам при изучении «ландшафта мозга» во второе издание добавлен мини-атлас — компас и карта «территории».
 7. И наконец, приложение по методам визуализации мозга было полностью обновлено экспертом в данной области, доктором Томасом Рамсой из Университета Копенгагена.

Как писали Кристофер Фрис, Михаель Познер и другие, в последние несколько десятилетий мы наблюдаем заключение союза между когнитивной наукой и наукой о мозге, который строится на взаимовыгодных исходных преимуществах каждой из них. Когнитивные механизмы и механизмы восприятия, изучавшиеся на уровне поведения, в настоящее время могут наблюдаться непосредственно на уровне работы самого мозга благодаря использованию новейших методов визуализации мозговых процессов. Впервые в реальном времени мы можем наблюдать деятельность живого мозга, которая формировалась в процессе эволюции более сотни миллионов лет. Результаты этого исследования невероятно богаты и соединяют в себе новейшие данные психологии и биологии, медицины, биохимии и физики. В то же время наибольшее число научных разработок строится на базе хорошо устоявшихся психологических концепций и методик. В результате мы можем наблюдать, как психология и наука о мозге

удивительным образом дополняют друг друга. *Когнитивная нейронаука* становится обязательной составляющей образовательных программ по психологии, биологии, педагогике и медицине.

Сложно охватить науку о мышлении за один курс. Многие лекторы замечают, что большая часть учебного времени тратится на изучение строения самого мозга, и очень мало времени остается для освещения сложных интегративных процессов. Несмотря на то, что знание устройства мозга необходимо, фокусирование исключительно на анатомии может помешать достижению целей преподавания.

В данной книге к решению этой проблемы авторы подходят с нескольких сторон. Во-первых, текст в своей основе придерживается гибкой обучающей линии, которая включает стандартные разделы, такие как сенсорное восприятие в зрительной и слуховой системах, рабочая память, внимание и сознание, высшие нервные функции, язык и восприятие, когнитивная деятельность, эмоции, социальное познание и развитие. Во-вторых, знакомство с деятельностью мозга происходит постепенно, шаг за шагом, с поэтапным усложнением материала. Для облегчения восприятия информации в книге используется особая *функциональная основа*. Этот широко распространенный способ позволяет собрать все главные разделы в единую схему, которая углубляется и разрастается деталями по ходу изложения. Функциональную основу книги можно рассматривать с разных сторон. Например, процесс хранения информации можно изучать исходя из понятий активной рабочей памяти, а восприятие, когнитивную и высшую нервную деятельность — на фоне постоянного сохранения в мозге текущей информации (гл. 2). Функциональная основа помогает разобраться в обоих случаях.

После прохождения бесплатной регистрации для преподавателей и студентов становится доступной информация на сайте <http://textbooks.elsevier.com>. Дополнительные материалы для старших наставников включают все рисунки книги и подписи к ним в формате PowerPoint, а также видеоИнструкции и мультимедийные файлы. Студенты могут ознакомиться с краткими обзорами глав, тестами, рисунками и видео. Сайт будет постоянно обновляться и дополняться в зависимости от поступления новых данных, и авторы будут рады учесть ваши предложения и идеи по поводу его содержимого.

Материал глав предлагается изучать в любой последовательности, удобной для преподавания. Для студентов, продолжающих обучение, содержание глав 4 и 5 можно подать в кратком изложении. Для начальных курсов эти темы являются основными и могут быть дополнены информацией из приложения (авторы — Томас Рамсой с коллегами). Приложения также удобно использовать в качестве справочного материала.

В книге рассматриваются все возможные нарушения мозговой деятельности, начиная с описания случаев повреждения памяти у Генри Молайсона (Henry Gustav Molaison, HM) и возникновения антероградной амнезии в результате вирусной инфекции у Клайва Веринга (гл. 2 и 9) и заканчивая слепым зрением, гемиагнозией, прозопагнозией и другими расстройствами зрительной систе-

мы. В гл. 11, посвященной высшим нервным функциям, описаны расстройства, вызванные чрезмерным или недостаточным центральным управлением. Так, в случае некоторых расстройств не наблюдаются нарушения двигательной системы и когнитивных функций: кажется, что пациенты просто не желают выполнять движение. Однако иногда они спонтанно начинают копировать поведение другого человека и не могут остановиться. Например, импульсивно поднимаются, если осматривающий их врач встает со стула. Подобные расстройства, связанные с чрезмерным или недостаточным центральным управлением, позволяют выявить основы высших нервных функций человека.

Ряд нарушений имеет психологические аналоги. Профессиональные музыканты, такие как Ван Клиберн (Van Cliburn), иногда не в состоянии подавить желание подпевать во время игры на инструменте, а высококвалифицированные специалисты могут потерять высший контроль над автоматическими действиями, особенно при наличии одновременной мыслительной нагрузки. Наоборот, классическим симптомом глубокой депрессии, например, является невозможность инициировать и выполнить движение. Области мозга, задействованные в такие «чисто психологические» недостатки, как правило, связаны с органическими нарушениями. Здесь мы наблюдаем еще один пример значительного упрощения информации, что позволяет читателям получить общую картину быстрее, чем разрозненные факты.

В научных исследованиях психологическая тематика обычно сводится к рассмотрению данных о работе мозга. Например, на сегодняшний день считается, что вербальное проявление классической рабочей памяти — возможность мысленно повторять последовательности чисел и наборы слов — является частью нормального проявления речевой функции. Однако открытие возможности активации областей мозга, ответственных за речевые функции, при мысленном повторении слов (Baddeley, 2003), доказывает, что «фонологическая петля» рабочей памяти, больше не является отдельной когнитивной функцией, а рассматривается в виде беззвучной активности речевой зоны коры. Похожие результаты (Kosslyn *et al.*, 2004) показали, что при создании мысленных зрительных образов существует совокупность областей коры головного мозга, вовлеченных в нормальную зрительную перцепцию. Более удивителен тот факт, что внимание к зрительным стимулам очень тесно связано с контролем движений глаз. Спортсмены и музыканты используют сенсомоторные области коры головного мозга для осуществления мысленных тренировок. Таким образом, во «внутренние» и «внешние» процессы вовлечены перекрывающиеся области мозга, что значительно облегчает понимание вышеизложенных фактов.

В когнитивной нейробиологии далеко не всегда существует возможность упрощенно изложить факты. Авторы смогли организовать данный текст на основе повторения тем, благодаря чему материал стал легче для понимания и преподавания и позволяет нам исследовать широкий круг основных проблем, включающих эмоции, социальный разум и развитие.

Для углубления знаний студентов разработаны дополнительные материалы. Они представлены с помощью наглядных пособий, изображений и обучающих

схем, а также в виде презентаций формата PowerPoint и видеоклипов. Наилучшим образом проиллюстрировать ряд феноменов можно на примере экспериментов и с помощью видеоматериала. Например, можно показать пациента с синдромом окружения (псевдокома), который способен общаться с окружающим миром только при помощи движения глаз по виртуальной клавиатуре. Для сравнения можно продемонстрировать пациента, который выглядит аналогично, но находится в настоящей коме.

Для облегчения процесса обучения в конце каждой главы приводятся вопросы для повторения и графические упражнения. Мы особенно рекомендуем пользоваться такими упражнениями, так как самостоятельное создание сложных трехмерных моделей организации мозга способствует лучшему их пониманию.

В книге представлен ряд актуальных тем о постоянно меняющихся перспективах когнитивной нейронауки. Одной из них является взаимоотношение «разума», такого как мы его осознаем, и «мозга», такого как мы его наблюдаем, т. е. исторически сложившаяся проблематика о сознании и его мозговых коррелятах. Как недавно сказал Аллан Бэдли (Alan Baddeley), «пожалуй, самым значительным изменением за последние двадцать лет в области психологии и когнитивной науки... можно назвать принятие того, что сознание является законной и разрешимой научной проблемой».

Новый взгляд на проблему сознания внес изменения в исследования процессов восприятия, памяти и внимания, которые можно наблюдать в пионерских работах Енделя Тульвинга (Endel Tulving), Дэниела Шахтера (Daniel Shachter), Джеральда Эдельмана (Gerald Edelman), Френсиса Крика (Francis Crick), Кристофа Коха (Chrisnof Koch) и других. В то время как во многих других учебниках имеется только одна отдельная глава про сознание, мы считаем, что к этой широкой теме надо постоянно возвращаться по ходу всего учебника. Как было написано в юбилейной 125-й статье в журнале *Science*, проблема сознания считается в настоящее время одной из самых главных, неразрешенных проблем биологии. Несмотря на то что многое в этом вопросе еще необходимо понять, психологи уже давно изучают процессы сознания в контексте таких проблем, как «эксплицитное сознание» и «фокусное внимание». Эти понятия оцениваются исходя из точного поведенческого ответа и с самого начала развития психофизики, т. е. более двух сотен лет назад, сигнализируют о наличии когнитивных процессов в мозге. Таким образом, термин «сознание» может быть использован как ярлык, аналогичный «памяти» и «восприятию», с определенным числом подтем, таких как подсознательное восприятие, автобиографическая память и селективное внимание.

Произвольный контроль функций и деятельности тоже перемещается в исследованиях на передний план, но иногда под названиями «стратегический контроль» и «высшие психические функции». В мозге произвольные и непроизвольные функции могут быть четко разделены на основании данных анатомии и физиологии. Значительные различия возникают также при визуализации функций мозга и поведения. И наконец, изучение высших психических функ-

ций открывает новое понимание «личности» в повседневной жизни, что изучается социальной и личностной психологией.

Все эти разделы показывают поразительную взаимозависимость данных о поведении и работе мозга.

На сегодняшний день механизмы возникновения эмоций и социального поведения также находятся в развитии. «Зеркальные нейроны» связывают с возможностью воспринимать намерения других; бессознательные «лица угрозы» могут стимулировать миндалину; и противоположные проявления самоконтроля, вероятно, приводят к возникновению конкурирующих импульсов в префронтальной коре.

Когнитивная нейробиология расположена на передовом крае науки и представляет интерес для многих ученых. Наградой студентам за старания при ее изучении будет более глубокое понимание человеческой природы, которая никогда не была более понятной и убедительной, чем сейчас.

Авторы выражают огромную благодарность доктору Йоханесу Мензелу (Johannes Menzel), редактору издательства Elsevier, за предложенные решения и помошь в разработке структуры книги. Мы очень признательны Кларе Каруана (Clare Caruana), редактору по развитию отдела книг по биологическим наукам, Academic Press, Elsevier, за ее руководство и поддержку на протяжении работы над вторым изданием. Во время подготовки текста Йоханес и Клара занялись новыми и более сложными проектами, и мы приняли в наш коллектив Майка Хейли (Mica Haley), старшего рецензента издательства, и Мелиссу Тернер (Melissa Turner), редактора по развитию. Майк и Мелисса начали работу над вторым изданием и с легкостью провели нас через сложные стадии подготовки этого огромного текста. Мы ценим их бесконечную доброту, советы и поддержку, оказанные на всем протяжении этого трудного периода. Более того, данная работа не была бы закончена без использования обширных архивных ресурсов издательства.

Мы благодарны многим нашим сотрудникам, которые поделились своими знаниями и опытом. Среди них:

Даниэла Бальслев (Daniela Balslev)

Датский исследовательский центр магнитного резонанса, Госпиталь Видовре, Дания

Дмитрий Бугаков (Dmitri Bougakov)

Факультет неврологии, Медицинский университет Нью-Йорка, Нью-Йорк, Нью-Йорк, США

Джейсон М. Чейн (Jason M. Chein)

Факультет психологии, Темпл Университет, Филадельфия, Пенсильвания, США

Мелани Кун (Melanie Cohn)

Факультет психологии, университет Торонто, Онтарио, Канада

Элконон Голдберг (Elkhonon Goldberg)

Факультет неврологии, Медицинский университет Нью-Йорка, Нью-Йорк, Нью-Йорк, США

Марк Х. Джонсон (Mark H. Johnson)

Центр мозга и когнитивного развития, факультет психологии, Биркбек колледж, Лондон, Великобритания

Катарина МакГоверн (Katharine McGovern)

Калифорнийский институт интегративных исследований, Сан-Франциско, Калифорния, США

Морис Москович (Morris Moscovitch)

Факультет психологии, университет Торонто, Торонто и Бейкрест-центр гериатрической помощи, исследовательский институт Ротмана, Северный Йорк, Онтарио, Канада

Олаф Паулсон (Olaf Paulson)

Датский исследовательский центр магнитного резонанса, Госпиталь Видовре, Дания

Джоэл Пирсон (Joel Pearson)

Факультет психологии, Университет Вандербильта, Нашвилль, Теннеси, США

Томас Рамсой (Thomas Ramsøy)

Датский исследовательский центр магнитного резонанса, Госпиталь Видовре, Дания

Дебора Талми (Deborah Talmi)

Факультет психологии, университет Торонто, Торонто, Онтарио, Канада

Франк Тонг (Frank Tong)

Факультет психологии, Университет Вандербильта, Нашвилль, Теннеси, США

Первый редактор выражает огромную благодарность доктору Джеральду Эдельману (Gerald Edelman) и его коллегам из Института Нейронауки в Сан-Диего, так как они являются уникальным источником вдохновения и примером для ученых во многих областях нейронауки. Автор очень признателен сотрудникам Фонда наук о разуме в г. Сан-Антонио штата Техас за поддержку первопроходческих исследований в области когнитивной нейронауки и сознания. Глава и исполнительный директор Фонда Джозеф Дайел (Joseph Dial) особенно активно участвует в работе по объединению поведенческих подходов и методик исследования мозга для изучения сознания (<http://www.mindscience.org>).

Обрести более глубокое понимание работы мозга нам помогали коллеги и друзья. Их слишком много, чтобы перечислять здесь всех, но мы хотим, чтобы они знали о нашей признательности. Стэн Франклайн (Stan Franklin), Уолтер Фримен (Walter Freeman), Уильям П. Бэнкс (William P. Banks), Е. Р. Джон (E.R. John), Кристоф Кох (Christof Koch), Фрэнсис Крик (Francis Crick), Карл

Прайбрэм (Karl Pribram), Дэн Дэннет (Dan Dennett), Патриция Чёрчленд (Patricia Churchland), Патрик Уилкен (Patrick Wilken), Джерейнт Рис (Geraint Rees), Крис Фрith (Chris Frith), Стэн Дехэйн (Stan Dehaene), Бьёрн Меркер (Bjorn Merker), Йаак Панксэпп (Jaak Panksepp), Сту Хаммерофф (Stu Hammeroff), Томас Рамсой (Thomas Ramsøy), Антти Ревонсуо (Antti Revonsuo), Анри Монтандон (Henry Montandon), Марри Шанахан (Murray Shanahan) и многие другие очень помогли нам при подготовке глав. Мы не всегда соглашались с их замечаниями, но всегда были благодарны за неугасающий интерес этих людей к работе и ценные замечания.

Нам очень повезло: эта книга многое потеряла бы без глубоких знаний наших замечательных соавторов и их желания поделиться ими со всеми. В содержании книги отражен вклад в работу каждого из них.

В более широком смысле данная книга обязана своим выходом всему сообществу преподавателей и ученых, которых мы цитировали по ходу изложения.

Первый редактор хочет выразить признательность своим близким за их терпение, проявленное во время нашей работы над этим всепоглощающим проектом. Его родители, ныне покойные, до сих пор являются для него источником вдохновения. Он также благодарит доктора Барбару Колтон (Barbara Colton) за отзывчивость и поддержку.

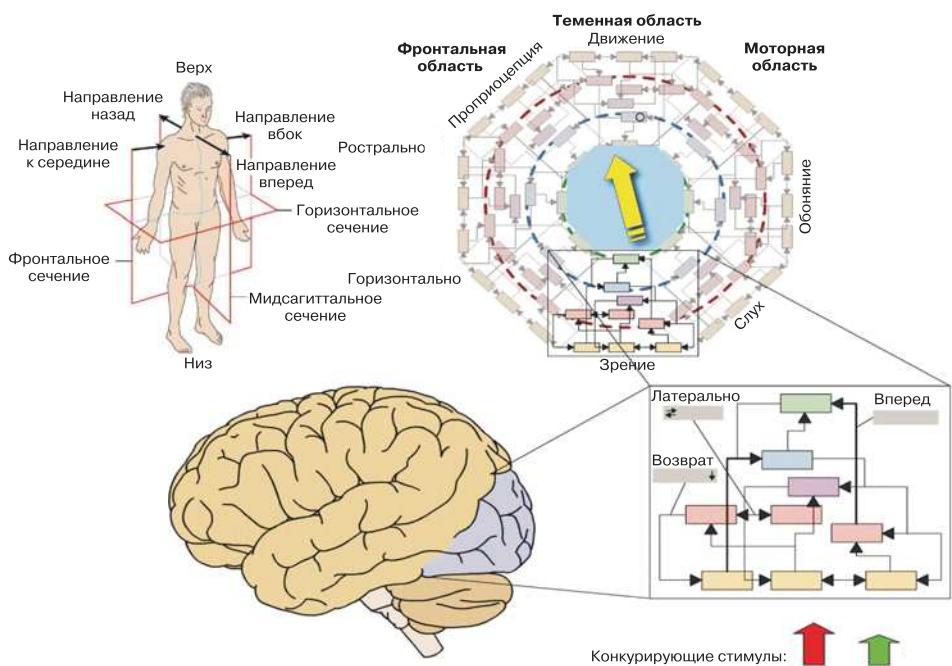
На последних этапах написания книги неизмеримо большой оказалась помощь Блейра Дэвиса (Blair Davis), а также Шона Фу (Shawn Fu), любезно предоставившего нам значительное число великолепных иллюстраций мозга.

Второй редактор выражает особую благодарность первому редактору за то, что он щедро делился своими представлениями и энтузиазмом по поводу этого проекта, сотрудничество и работа над которым начались несколько лет назад во время трехчасовой беседы в Чикаго и переросли потом в крепкую дружбу и полноценный проект. Она также признательна всем своим коллегам и друзьям, с которыми изучала процессы формирования речи в мозге. Их так много, что трудно перечислить, но она признательна им всем: Грегу Хикоку (Greg Hickok), Дэвиду Пёпплу (David Poeppel), Ларри Ка hillлу (Larry Cahill), Норму Вайнбергеру (Norm Weinberger), Брине Сигал (Bryna Siegal), Анне Спэнс (Anne Spence) и Коурошу Сабери (Kourosh Saberi) — за замечательные беседы, продолжительные дискуссии и вдумчивые обсуждения в течение многих лет.

Второй редактор выражает глубокую признательность всем членам своей семьи за их постоянную поддержку во время работы над этим проектом. И наконец, она благодарит Кима за его понимание и любовь.

...мозг, и только мозг порождает у нас удовольствие, радость, смех и шутки, так же как печаль, страдание, горе и слезы. Посредством мозга мы думаем, видим, слышим и отличаем безобразное от прекрасного, плохое от хорошего, приятное от неприятного... когда мозг молчит, человек способен как следует размышлять.

Приписывается Гиппократу, V век до н.э.
(цит. по: Kandel *et.al.*, 1991).



Наверху слева: тело человека и основные плоскости сечений. *Внизу слева:* обычный вид мозга с левой стороны. Левое полушарие «смотрит» влево. Голубая область в задней части мозга является затылочной долей. Диаграмма в нижней правой части рисунка иллюстрирует «иерархию нейронов», упрощенный способ демонстрации нейрональных связей в коре. А на верхней правой части рисунка вы можете рассмотреть «круговую иерархию». Желтая стрелка в центре круга обозначает наиболее распространенную точку зрения на роль перцептивного сознания в мозге. (Источник: Drake *et al.*, 2005.)

Глава 1

Психика и мозг

Содержание

1.0. Введение	23
2.0. Приглашаем в нейропсихологию	24
3.0. Некоторые исходные положения	25
3.1. Расстояния: семь порядков размерностей	25
3.2. Время: десять порядков размерностей	28
3.3. Умозаключения — выход за рамки эмпирических данных	30
3.4. Согласуемость данных	34
3.5. Главные ориентиры на изображениях мозга	35
4.0. Немного истории и продолжающаяся дискуссия	37
4.1. Психика и мозг	40
4.2. Биологическая природа когнитивной деятельности и эмоций	41
4.3. Нейронная доктрина Рамон-и-Кахала: рабочая гипотеза науки о мозге	44
4.4. Пьер-Поль Брока: локализация центра речи	47
4.5. Осознаваемые и неосознаваемые психические явления	54
5.0. Наука возвращается к представлениям о сознании	59
5.1. Современные методы исследования осознаваемых и неосознаваемых процессов в мозге	61
5.2. Историческое развитие не остановилось	62
6.0. Заключение	64
7.0. Задания и упражнения к главе 1	66
7.1. Контрольные задания	66
7.2. Графические упражнения	67

1.0. Введение

Эта глава дает общие представления о когнитивной нейронауке, объединяющей психику и мозг. С точки зрения современных знаний о Вселенной, мозг — самая сложная структура, с десятками миллиардов нервных клеток, триллионами межнейронных связей. Мозг реагирует на поступление различных молекул (допустим, бокал вина) или на внешние стимулы (например, важная новость). Некоторые процессы в нервной системе протекают за тысячи доли секунды, тогда как другие продолжаются в течение десятилетий. Несмотря на разнообразие рабочих ситуаций, о системе психика–мозг накопилось много несложных для восприятия базовых фактов, которые будут рассмотрены в этой книге.

2.0. Приглашаем в нейропсихологию

Когда речь заходит о последней декаде развития когнитивной нейронауки, трудно избежать определений «впечатляющее», «революционное». Результаты, накопленные за столетие исследований поведения организмов и устройства мозга, получили убедительное подкрепление благодаря новым технологиям визуализации мозга, возможности прижизненных наблюдений в реальном времени. Разумеется, это не просто подтверждение уже известного. Регистрация деятельности живого мозга позволила получить новые факты, выдвинуть новые идеи, поставить новые вопросы. Многие ученые почувствовали, что через пропасть между исследованиями психики и мозга переброшен мост. Для проблем, которые издавна признавались запутанными, теперь удается найти остроумные решения.

Одновременно с ощущением прогресса значительно расширились наши знания. Всего лишь десять лет назад специалисты в области поведения вряд ли усматривали связь между представлениями о когнитивной деятельности человека, выдающимися достижениями генетики, данными о молекулярном



Рис. 1.1. Рембрандт, «Урок анатомии доктора Тульпа». Эта историческая картина показывает переживания, связанные с первыми революционными сдвигами в научных представлениях о мозге и теле человека. Доктор Тульп (*справа*) демонстрирует, как мышцы предплечья управляет движениями кисти. Систематическое изучение анатомии человека путем посмертного препарирования тел стало началом тщательных эмпирических наблюдений, которые не потеряли свое значение до сих пор. (*Источник:* Masquelet, 2005.)

составе мозга или математическими моделями нейронных сетей. Сейчас эти направления составляют континуум целой области знания. В мозге выявлены вероятные корреляты таких явлений, как сознательный опыт, неосознаваемые процессы, мысленные образы, произвольное управление, которые раньше оставались обойденными, — интуиция, эмоции и даже «Я» (самость). Некоторые загадки оказались более трудными, чем можно было предполагать, например природа формирования постоянной памяти. Неразрывность психологического и нейробиологического подходов к исследованию восприятия, памяти и языка стала более очевидной, чем когда-либо прежде.

В некоторых случаях результаты изучения мозга помогают найти ключ к вопросам, над которыми психологи безуспешно труждались в течение десятилетий. В частности, шли споры вокруг проблемы «раннего» и «позднего» выбора при восприятии информации. Давая описание такого предмета, как кофейная чашка, наблюдатель может обратить внимание прежде всего на зрительные признаки «нижнего» уровня — цвет, форму, местоположение. Или же он выделит характеристики более высокого уровня: «предмет служит для потребления горячих напитков». Можно найти данные в пользу приоритета как первого, так и второго принципа выбора. К настоящему времени, после многолетних споров, нейробиологи показали, что в выборе воспринимаемых признаков участвуют нейроны практически каждого уровня зрительной системы. Отсюда ответ, обсуждаемый многими психологами: возможен как ранний, так и поздний выбор. В целом ряде подобных случаев мы обнаруживаем удивительную конвергенцию данных о деятельности мозга и о поведении.

3.0. Некоторые исходные положения

3.1. Расстояния: семь порядков размерностей

Чтобы рассуждать о соотношении между психикой и мозгом, полезно узнать, с какими порядками размерностей здесь приходится иметь дело. Длина мозга от начала до конца составляет около одной седьмой метра. Для сравнения — шаг человека равен примерно одному метру. Если перейти к размерностям следующего порядка, т. е. 10 m , то это приблизительная длина классной комнаты. Сто метров — стандартная спринтерская дистанция, а 1000 m (1 км) — длина обычной городской улицы. Когда мы дойдем до 10^7 m ($10\,000\text{ km}$), это уже будет расстояние от восточного до западного побережья Северной Америки или от Парижа до линии экватора в Европе и Африке. Такое расстояние соответствует десяти миллионам шагов. Чтобы представить себе размерности структур мозга, нам придется следовать в обратном направлении — от 1 m до 10^{-7} m (табл. 1.1). С точки зрения размеров структур и сложности организации, подобный диапазон поистине смущает.

Зрительно воспринимаемые действия человека измеряются расстояниями примерно от одного сантиметра и более. Передвижение пальца при нажатии на клавишу компьютера составляет не более нескольких сантиметров. Во время речи наш язык смещается на 1–2 см. Длина одного шага — примерно 1 м. Рост большинства людей не превышает двух метров, а протяженность самых длинных отростков нервных клеток в организме человека может составлять около 1 м.

Таблица 1.1
Расстояния: от 10^{-7} м до 1 м

1. Алкоголь вызывает в мозге изменения; размер молекул этилового спирта составляет $\sim 10^{-7}$ м ($0,0000001$) (рис. 1.2).
2. После приема таблетки транквилизатора изменяется концентрация химического нейромедиатора в синаптической щели некоторых синапсов мозга; ширина синаптической щели равна $\sim 10^{-6}$ м (одной миллионной метра, т. е. одному микрону).
3. Тело нервной клетки примерно в 100 раз больше ($\sim 10^{-4}$), чем ширина синаптической щели.
4. Учтем, что нейроны работают не поодиночке, а группами, размеры которых иногда в десятки раз больше, чем размеры одного нейрона. Диаметр небольших колонок нейронов в коре мозга составляет $\sim 10^{-3}$ м (1 мм). Таким образом, мы подошли к размерности одна тысячная метра — подобные структуры мы еще можем различить невооруженным глазом.
5. Размеры карт мозга могут быть достаточно велики (например, карта зрительной системы). Первая зрительная область коры мозга, V1, сравнима по площади с кредитной карточкой, т. е. 10^{-2} м².
6. Зрительные области мозга работают не в изоляции друг от друга. Они входят в состав обширных нейронных сетей, которые активируются при постоянном динамическом взаимодействии. Размер активированной нейронной сети составляет $\sim 10^{-1}$ см; такой участок можно различить невооруженным глазом благодаря методам прижизненных наблюдений. Современные методы позволяют наблюдать непрерывно изменяющуюся активность мозга, направляя луч лазера через оголенную поверхность головы крысы или других мелких млекопитающих. В активном участке мозга заметен усиленный ток крови в сосудах, так же как это происходит в коже человека во время быстрого бега.

3.1.1. Молекулярный уровень: нейрохимические соединения

Молекулы нейромедиаторов, имеющие различные размеры, проникают путем диффузии через синаптическую щель (ее ширина от 25 нм до 100 мкм) между нейронами (Iversen, 2004). В большинстве случаев влияние химических соединений на мозг обусловлено тем, что они могут усиливать или ослаблять межнейронные молекулярные коммуникации. В бесконечный перечень нейроактивных веществ входят никотин, алкоголь, кислород воздуха, токсичные газы (например,monoоксид углерода), поступающая из печени глюкоза, сахара-роза пищевых продуктов, шоколад, кофе, нейротоксины (например, свинец) и огромный список лекарственных средств (рис. 1.3). Роль таких молекул в повседневной жизни нельзя недооценивать.

Молекулярные посредники (мессенджеры) в мозге подразделяются на две большие группы. К первой группе относятся нейромодуляторы. Подобные соединения производятся мелкими скоплениями нейронов, находящихся в основании мозга. Аксоны этих нервных клеток образуют диффузные проекции большой протяженности, так что вещества, выделяемые из их окончаний, распространяются по обширным участкам переднего мозга. Благодаря такому «распылению» нейрохимических соединений осуществляется модуляция крупных отделов центральной нервной системы. Наряду с диффузным влиянием нейромодуляторы могут быть и посредниками местных эффектов в результате взаимодействия со специфическими молекулярными рецепторами. Например,

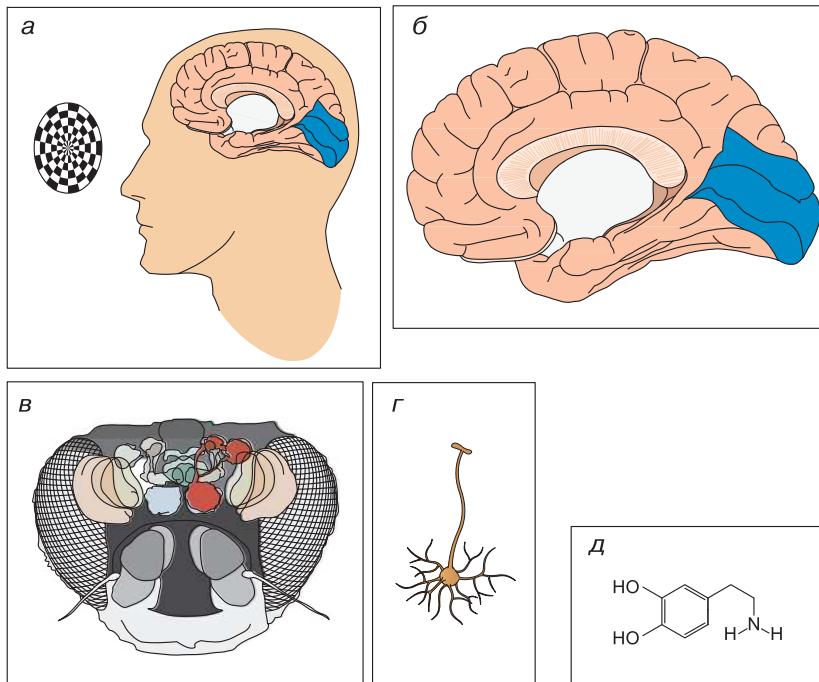


Рис. 1.2. Порядки пространственных размерностей. (а) Изображение мозга человека при интенсивной стимуляции зрительной коры (затылочной области мозга) путем вращения черно-белых фигур. (б) Изображение среза вдоль средней линии мозга. Черным обозначена область V1 (от англ. *vision*) — первый участок коры, куда приходит зрительный путь. Эта область по размерам примерно соответствует кредитной карточке. (в) Голова плодовой мушки. Мозг этого насекомого содержит ~350 000 нейронов. (г) Индивидуальный нейрон. Размеры нейронов различны, но все они очень малы. В мозге человека находятся десятки миллиардов нервных клеток. (д) Структура молекулы дофамина. Дофамин необходим для рабочей памяти, ощущения удовольствия, управления мышцами. Одним из последствий недостаточности дофамина является болезнь Паркинсона. На пути от (а) до (д) размеры компонентов мозга изменяются примерно на семь порядков (10^7 раз)

дофамин широко распространяется в мозге, однако его рецепторы типа D1/D2 в любой коре обеспечивают местное влияние, связанное с оперативной памятью (Gibbs and D'Esposito, 2006). Таким образом, нейромодулятор дофамин может оказывать не только диффузное воздействие, но и местные эффекты, когда он поступает непосредственно к специфическим рецепторам в определенной области мозга.

Вторую группу составляют нейромедиаторы, обладающие более «адресным», местным действием. Среди них есть пептиды — небольшие субъединицы белковых молекул, секретируемые в синаптическую щель. К настоящему времени в мозге выявлено более 40 типов пептидов. Однако особенно хорошо известны два вещества непептидной природы — глутамат (возбуждающий нейромедиатор, характерный для коры мозга) и ГАМК (наиболее распространенный тормозный нейромедиатор).



Рис. 1.3. Низкомолекулярные вещества оказывают влияние на мозг. Маленькая молекула закиси азота (N_2O) способна изменить специфические функции мозга. Поведение людей в такой ситуации оказалось большой неожиданностью для врачей в начале XIX века (приведенный здесь рисунок был сделан студентом-медиком в 1808 г.). Подобные факты продолжают удивлять и до сих пор. Оксид азота (NO), при вдыхании которого развивается токсический эффект, в чрезвычайно малых количествах присутствует в организме и является важным нейромедиатором. Препарат Виагра, применяемый в качестве стимулятора эректильной функции, улучшает опосредованную NO передачу сигналов в стенках кровеносных сосудов пениса. (Источник: Adelman and Smith, 2004.)

Научные успехи определяются новыми техническими достижениями, в том числе расширением размерностей для наблюдения. В последнее время мы стали свидетелями череды открытий, связанных с новыми методами прижизненных исследований мозга. Благодаря тому что изображения объектов теперь возможно увеличивать примерно на семь порядков, для нейропсихологии открылись новые горизонты.

3.2. Время: десять порядков размерностей

Шкала времени для функций человеческого организма имеет громадный диапазон (табл. 1.2). Что касается поведения, то счет идет на десятые доли секунды (100 мс). Время самой быстрой (простой) реакции на стимул равно ~ 100 мс, тогда как время, которое требуется, чтобы сенсорный стимул достиг сознания, обычно составляет уже несколько сотен миллисекунд. Это допустимо в той среде, где возник и развивался человеческий вид. Если же при встрече с голодным хищником ваша реакция продлится несколько секунд, вы обеспечите ему вкусную, богатую белком трапезу и потеряете шанс на биологическое воспроизведение. Однако, постаравшись отреагировать в течение 10 мс (т. е. за одну сотую долю секунды), вы бы заставили свой мозг работать с такой высокой скоростью, при которой он не успевает интегрировать зрительные и слуховые сигналы о приближении тигра. Следовательно, вы не смогли бы определить, с какой стороны появится хищник. Итак, реальная средняя скорость реакции — это 100 мс.

Таблица 1.2

Время: десять порядков размерностей, от нескольких лет до миллисекунд

1. Когда вы слышите высокий музыкальный тон, частота импульсов в слуховом нерве соответствует частоте звуковых волн, вызывающих вибрацию барабанной перепонки уха — до 1000 волн в секунду, или 1 волна в миллисекунду (напомним: 1 цикл в секунду = 1 Гц).
2. Частота импульсных нейронных разрядов может достигать 1000 Гц, хотя большинство нейронов коры мозга генерируют импульсы с частотой ~ 10 в секунду.
3. Слуховой нерв — это пучок аксонов, каждый из которых дает разряд с частотой ниже 1000 импульсов в секунду, но в совокупности они могут обеспечивать скорость реакции в пределах миллисекунд. Некоторые сенсорные явления протекают с еще большей скоростью. На пределе своих возможностей наш мозг способен дифференцировать звуки, поступающие к одному и к другому уху с интервалом до нескольких *микросекунд* (то есть миллионных долей секунды). Это в 1000 раз быстрее, чем самая высокая частота разряда нейрона (см. гл. 7). Однако в контексте нашего изложения наиболее употребительными единицами измерения малых значений на шкале времени являются миллисекунды.
4. Для сравнения: если вы будете считать про себя от одного до десяти, это займет время порядка секунд или десятков секунд. Изучение этой главы потребует у вас один час или дольше — более 3000 с (сожалею, но это так!).
5. Вернемся к шкале времени. Если во время кинофильма фонограмма задержится на доли секунды по отношению к видеоряду, вы заметите расхождение между звуками и мимикой актеров. Асинхронность между звуком и изображением появляется при разрыве между ними примерно на 100 мс, т. е. на одну десятую секунды. Это еще одна причина, чтобы выделить десятую долю секунды как особый порядок размерности.
6. Кроме того, 100 мс — это практически самая быстрая реакция на явление, ожидаемое в скором времени, например запуск автомобиля при смене сигнала светофора (время простой реакции). Десятой доле секунды соответствует время одной альфа-или тета-волны в мозге. (Диапазон частот альфа-волн составляет 8–12 Гц, тета-волны — 5–7 Гц.) К такому же порядку размерностей относится период времени, необходимый для сознательного восприятия сенсорного стимула.

В мозге протекают параллельно процессы разных временных и пространственных размерностей, подобно элементам симфонии — нотам, фразам, целым фрагментам. Слушая песню, вы улавливаете в каждый момент лишь несколько нот, но в процессе их поступления складываются более крупные когнитивные структуры, так что вы воспринимаете мелодию. Во время показа фильма частота кадров должна составлять 24 изображения в секунду, т. е. примерно 40 мс на кинокадр — тогда движения будут слитными. При снижении частоты кадров ниже 24 Гц получаются прерывистые движения, как в ранних немых фильмах. Однако сюжет развивается в течение минут или часов. Разоблачение преступника в конце детективного фильма теряет смысл, если зритель не помнит начало преступления. Следовательно, для восприятия сюжета фильма необходима интеграция когнитивных процессов на протяжении многих минут, так что приходится каким-то образом сочетать разные шкалы времени. Каждый из этих процессов имеет свою структуру и диапазон размерностей времени. Мозг параллельно отслеживает процессы различной размерности.

Что касается более длительных периодов времени, то для овладения сложными навыками (например, лыжным спортом или игрой на гитаре) могут потребоваться годы. Дети обучаются говорить за несколько лет, а у взрослых структура базовых характеристик личности консервативна и поддерживается десятилетиями. Такая продолжительность зависит от событий, протекающих в мозге в течение периодов порядка 100 мс. Итак, что касается времени, мы имеем дело примерно с десятью порядками разнородностей, от одной тысячной доли секунды (т. е. одной миллисекунды) для разряда индивидуального нейрона до 100 000 с (дни) и десяти миллионов секунд (годы).

3.3. Умозаключения — выход за рамки эмпирических данных

Наука складывается как непрерывный ряд умозаключений, переход от эмпирических наблюдений к концепциям. Тысячи лет назад люди начали задумываться, что представляют собой небесные светила (солнце, луна, звезды); некоторые из них перемещались предсказуемо, другие — нет. Греки называли «странников» ночного неба *планетами*. Эти странствующие светила очаровывали и изумляли. Только в XVII в. люди стали понимать и предсказывать пути движения небесных светил. Решение загадки заключалось в осознании того, что планеты — это гигантские шарообразные объекты наподобие Земли, которые вращаются по орбите вокруг самого большого из них, Солнца. Споры и наблюдения продолжались сотни лет, прежде чем удалось прийти к такому выводу. Лишь исчисление бесконечно малых величин, разработанное Исааком Ньютоном, позволило свести споры к простому уравнению. А именно орбиты планет можно предсказывать исходя из того, что гравитационная сила притяжения пропорциональна массе планеты и ее ускорению. Обратим внимание: понятия «солнце», «планета», «сила», «гравитация» представляют собой **умозаключения**. Эти понятия далеко ушли от первых наблюдений за небесными светилами (рис. 1.4), однако именно с помощью таких концепций можно объяснить эмпирические факты.

Вся наука строится на тщательных наблюдениях и концептуальных умозаключениях. Схема объяснения, называемая «номологической сетью», отражает категориальные концепции и соотношения между ними. В итоге мы понимаем, в чем состоит природа явления. Кстати, научные выводы позволяют делать более точные прогнозы, а применение полученного знания иногда кардинально меняет жизнь. И все начинается с точных фактов и умозаключений, построенных на этой основе.

Эти базовые идеи имеют непосредственное отношение к когнитивной нейронауке. Когда мы говорим о когнитивных (познавательных) процессах — речи, обучении, зрении — мы тоже используем **концептуальные умозаключения**, которые должны быть прочно связаны с надежными наблюдениями. Например, объем минимальной кратковременной памяти («мгновенной», «непосредственной», «сенсорной») — информация, которую мы в состоянии сразу мысленно повторить) равна примерно семи плюс/минус два, как указал Джордж Миллер в знаменитой статье «Магическое число семь плюс/минус два» (1956). Очевидно, это число применимо ко многим элементам: цвету, количеству предметов, коротким словам, музыкальным нотам, единицам оценочных шкал и т. д. Согласно более

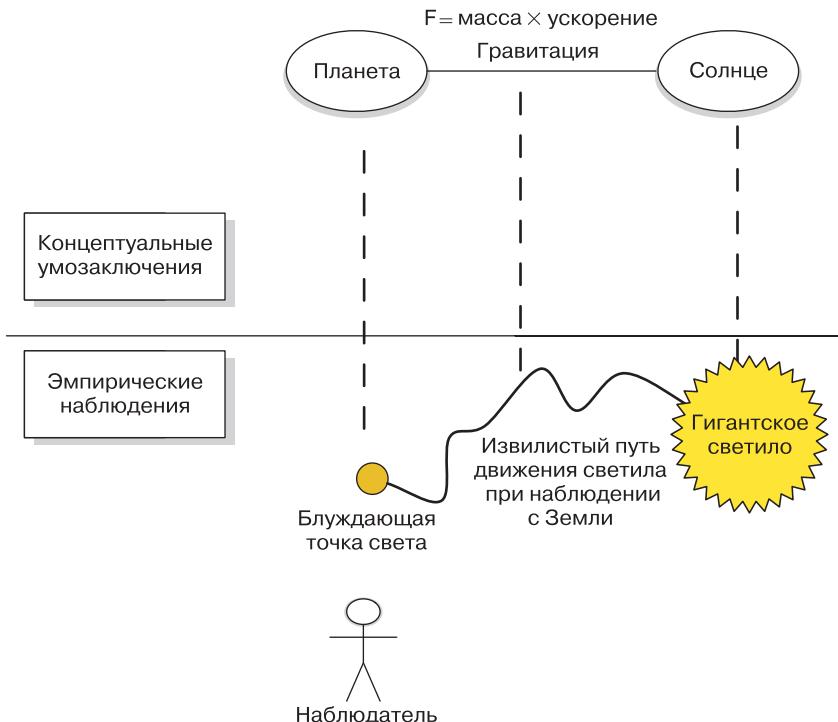


Рис. 1.4. Как строятся умозаключения о светилах в ночном небе? Для наблюдателя, находящегося на Земле, планеты выглядят как источники света, которые перемещаются в ночном небе. После многих лет тщательных астрономических наблюдений Исаак Ньютон и другие ученые пришли к достаточно простым объяснениям путей движения планет. Переход от эмпирических наблюдений к концептуальным умозаключениям – решающий этап построения научного знания

новым сведениям, действительный объем мгновенной памяти даже меньше семи, примерно четыре разных элемента (Cowan, 2001). Однако особенно важным является необычайное постоянство фактов. Попробуйте, например, перечислить десять различных продуктов из списка, составленного вами для посещения магазина; вы вспомните только примерно семь продуктов, а если одновременно вы еще заняты другими мыслями, назначенное вами число уменьшится до четырех. Это удивительно узкие границы, если учесть достаточно большие размеры мозга.

Существует лишь несколько основных условий для оценки объема оперативной памяти. Во-первых, каждый элемент информации должен быть предъявлен на очень короткий период (порядка нескольких секунд), иначе он перейдет в постоянную память. Во-вторых, элементы информации должны быть *непредсказуемыми* с позиций уже имеющегося знания. Если мы попросим человека запомнить упорядоченную последовательность чисел, например 0, 5, 10, 15, 20, 25..., ему будет достаточно запомнить правило формирования последовательности, и тогда покажется, что объем оперативной памяти безграничен. Такие понятия когнитивной науки, как «оперативная память», созданы в ходе

многолетних экспериментальных наблюдений, результаты которых были настолько убедительными, что их удалось обобщить в виде единой концепции (рис. 1.5).

Понятия, подобные концепции оперативной памяти, оказались полезными, однако вполне возможно, что в ближайшем будущем для тех же явлений будут найдены более подходящие объяснения. Все концептуальные умозаключения носят в известной степени предположительный характер. Представления Ньютона о силе тяжести господствовали в физике в течение трех веков, а затем Эйнштейн предложил иной взгляд на те же факты. Научные концепции — не метафизические догмы. Они могут быть пересмотрены в любой момент.

Когнитивная нейронаука тоже основывается на умозаключениях по результатам эмпирических наблюдений. При сканировании мозга получаются изображения, похожие на физические объекты, которые можно видеть и трогать, поэтому мы полагаем, что именно такова реальность. Однако это лишь заманчивое заблуждение. Результаты электроэнцефалографии (ЭЭГ) представляют собой умозрительную оценку активности мозга, так же как и данные функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ), позитронной эмиссионной томографии (ПЭТ) и других исследований современными высокотехническими методами (блок 1.1). Даже при регистрации активности индивидуальных нейронов мы получаем крошечный участок разряда единственной клетки из десятков

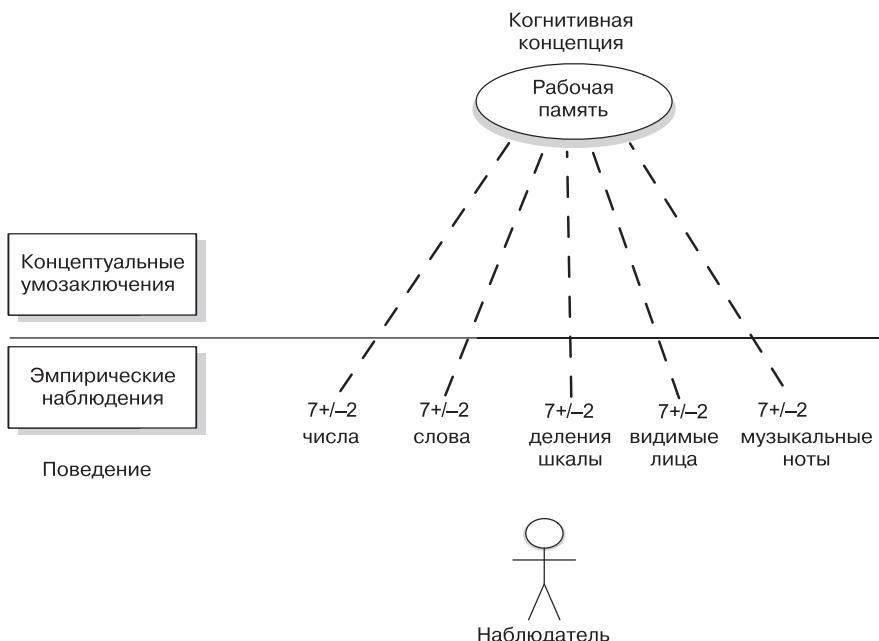


Рис. 1.5. Когнитивные концепции основаны на систематических наблюдениях за поведением. Например, концепция «рабочей памяти» не возникла в готовом виде. Такого рода идеи созревают в результате многолетних исследований, когда умозаключение может стать объяснением многих фактов. Концепция рабочей памяти была предложена в 1974 г. после двух десятилетий изучения кратковременной памяти. Сейчас это представление расширилось и охватывает зрительное, вербальное и другие виды восприятия

Блок 1.1. Прижизненные исследования мозга

Десять–двадцать лет назад сама мысль о возможности наблюдать работу живого мозга казалась невероятной. Для решения труднейшей задачи регистрации активности мозга были привлечены методы физики и молекулярной биологии. В идеале метод должен мониторировать десятки миллиардов нейронов, регистрируя активность каждой клетки тысячи раз в секунду. Кроме того, необходимо отслеживать непрерывное динамическое взаимодействие мелких и крупных групп нейронов, в котором участвуют триллионы межнейронных связей. По аналогии — идеальный спутник–шпион, который вращается по околосолнечной орбите, должен был бы видеть каждого человека и регистрировать динамику отношений между отдельными личностями и группами, от семей до целых наций.

Такого идеального метода нет. Наши знания о мозге — это своего рода коллаж из множества фрагментов головоломки, собранных в правдоподобную целостную картину. Однако обдумывание совершенного метода наблюдения помогает понять, к каким параметрам нам следует стремиться.

Технология визуализации мозга обеспечила прорыв в когнитивной нейронауке благодаря добавлению новых фактов к результатам, полученным ранее методами когнитивной психологии, психофизики, поведенческого обусловливания, фундаментальной нейробиологии. До появления этой технологии наши знания основывались на результатах экспериментов на животных и отрывочных клинических наблюдениях за людьми с поражениями мозга. Однако наблюдения за больными с травмой мозга не позволяют получить систематических данных; даже простое описание повреждений мозга обычно основано на посмертном патологоанатомическом исследовании. После травмы в мозге часто развиваются компенсаторные изменения, со временем клетки погибают и происходит адаптация, так что данные аутопсии не всегда отражают характер повреждения на момент установления диагноза. Результаты экспериментов на животных подразумевают гомологию — межвидовое сходство, признаваемое далеко не всеми учеными. Ни один живой организм, кроме человека, не обладает речью, а также другими особенностями. Таким образом, деятельность мозга очень трудно изучать.

Многие проблемы были разрешены, когда появилась возможность прижизненной регистрации активности мозга человека, вначале с помощью электроэнцефалографии (ЭЭГ), затем рентгенографии, позднее посредством компьютерной томографии («послойной» рентгенографической регистрации, от греческого слова «томос» — слой). В настоящее время мы располагаем более чем десятком методов, которые быстро совершенствуются, обеспечивая повышение точности и расширение области применения. Наиболее активно используются ЭЭГ, позитронная эмиссионная томография (ПЭТ), магнитно-резонансная томография (МРТ), функциональная МРТ (фМРТ) и магнитная энцефалография (МЭГ). Эти и другие новые методы исследования работающего мозга человека подробно описаны в гл. 4.

миллиардов других. Нейроны образуют десятки тысяч связей; есть сведения, что обработка информации может осуществляться уже на уровне входных клеточных отростков нейрона (дendритов) (Alle and Geiger, 2006). Таким образом, электрическая активность индивидуальных нейронов — это всего лишь очень маленький компонент сложнейшего динамического ансамбля перемещений молекул и электромагнитных потоков. Новые методы визуализации чрезвычайно полезны, но картина работы мозга, которая строится на их основе, тоже содержит умозаключения.

Однако нам все равно приходится прибегать к некоторым допущениям — таков процесс развития науки. Эти моменты важно учитывать и быть готовыми

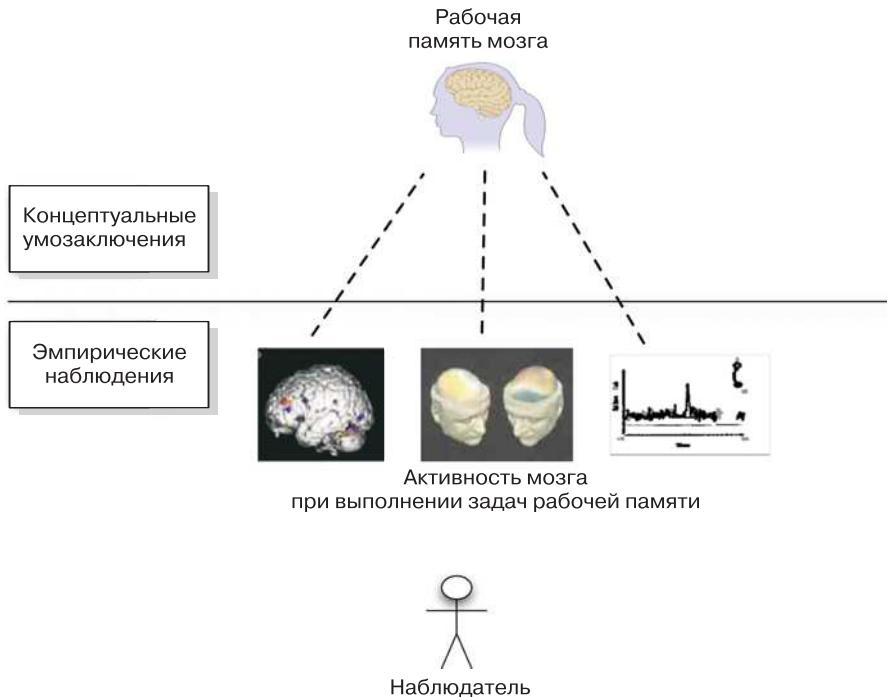


Рис. 1.6. Оценка рабочей памяти мозга происходит путем умозаключений. Рабочая память изучается путем наблюдений за поведенческими реакциями, регистрации фМРТ, ЭЭГ, активности индивидуальных нейронов. Каждый из этих методов имеет достоинства и недостатки, но ни один из них не считается «решающим». В принципе показатели рабочей памяти при регистрации активности мозга достаточно хорошо совпадают с результатами оценки поведения. Когнитивная нейронаука строится на комплексных данных, но мы должны быть готовы к различным толкованиям существующих теорий

к их трансформации по мере необходимости. В когнитивной нейронауке мы выводим умозаключения по результатам наблюдений за поведенческими реакциями и активностью мозга (рис. 1.6). Мы не можем непосредственно наблюдать «внимание» или «оперативную память». Поэтому так важно оценивать природу фактов, на которых строятся наши умозаключения.

3.4. Согласуемость данных

Когда мифический первый пещерный житель первым указал на звезду в ночном небе, ему вряд ли поверили его соплеменники. Какие такие огни в небе? Все знали, что небо — обитель богов. Подобный скептицизм в порядке вещей. Когда Галилей впервые с помощью примитивного телескопа увидел спутники Юпитера, некоторые критики отказались смотреть через телескоп, поскольку считали, что истинную природу вещей можно увидеть только невооруженным глазом. Скептицизм по-прежнему является нормой, поэтому для верификации наблюдений в науке используется *согласуемость данных*. Основополагающие гипотезы когнитивной нейронауки сейчас проверяются вновь и вновь путем

регистрации активности индивидуальных нейронов, экспериментов на животных, ЭЭГ, фМРТ, МЭГ, оценок поведения в виде вербальных сообщений и времени реакции. Никакое единичное исследование не может служить достаточным обоснованием гипотезы. Любое важное утверждение требует поддержки многими фактами.

Часть обсуждения всегда касается природы оцениваемого показателя. Такой вопрос возникает применительно к любому новому методу. Сейчас очень популярен метод фМРТ. Однако, как мы увидим далее, продолжается дискуссия о том, что именно оценивают эти методы. То же самое можно сказать и о поведенческой оценке оперативной памяти, о регистрации активности индивидуальных нейронов, ЭЭГ и т. д.

3.5. Главные ориентиры на изображениях мозга

Как соотносятся активность мозга и когнитивные процессы? Чтобы пояснить результаты исследований, о которых пойдет речь, будут приведены функциональные изображения мозга. Однако представления о деятельности мозга всегда основываются на знаниях анатомии, поэтому сначала рассмотрим топографию мозга. На рис. 1.7 (внизу) показано левое полушарие, вид сбоку. Вверху — правое полушарие на сагиттальном срезе мозга по средней линии.

На изображениях мозга следует различать главные ориентиры. К особенно важным среди них относятся крупные складки коры больших полушарий — поверхностной структуры мозга. Самая большая складка, расположенная по средней линии между правым и левым полушариями, называется продольной щелью (*fissura longitudinalis*). Следующая большая складка проходит по боковой части мозга под углом к средней линии и называется латеральной бороздой (*sulcus lateralis*). Она отделяет височную долю от остальной части коры мозга. Поскольку височная доля всегда «указывает» в направлении глаза, по ней легче всего определить, в какую сторону обращен мозг. Когда вы смотрите на изображение мозга, сразу ищите височную долю.

Еще один важный ориентир — мозолистое тело (*corpus callosum*), плотный пучок нервных волокон в виде моста, соединяющего правое и левое полушария. На рис. 1.7 (вверху) мозолистое тело выглядит как изогнутая структура, которая начинается под лобной корой, поворачивает кверху, потом к затылку и заканчивается непосредственно перед мозжечком. На срезе мозолистое тело имеет для невооруженного глаза белый цвет, поскольку состоит из миелинизованных аксонов, т. е. нервных волокон, покрытых белой липидной миelinовой оболочкой. Мозолистое тело (т. е. «плотное», «твердое») получило свое название благодаря тому впечатлению, которое возникло у первых анатомов, обозначивших основные структуры мозга. Это образование было открыто на достаточно раннем этапе, потому что его легко обнаружить, осторожно раздвинув два полушария. На рис. 1.9 показан классический рисунок великого художника эпохи Возрождения Тициана, иллюстратора первой подробной книги по анатомии, которую написал Андреас Везалий.

И наконец, последний ориентир — центральная борозда (*sulcus centralis*) между задней половиной мозга и лобной долей. Задняя область коры больших полушарий обеспечивает преимущественно сенсорные функции и содержит центры зрительной, пространственной, слуховой, соматической чувствитель-

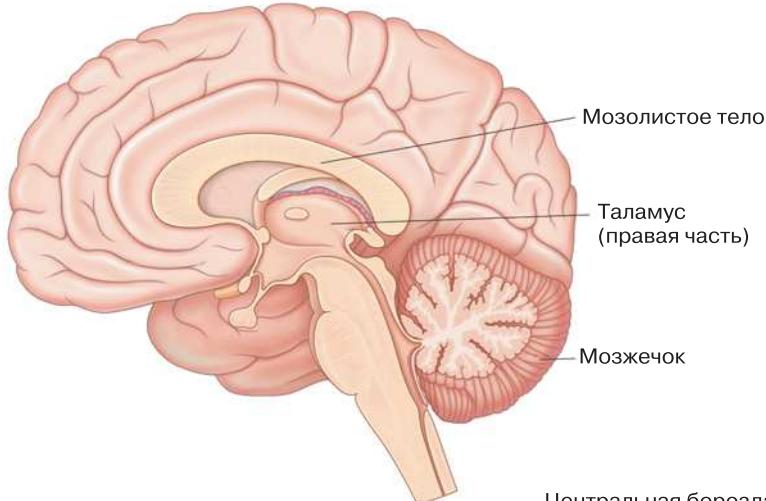
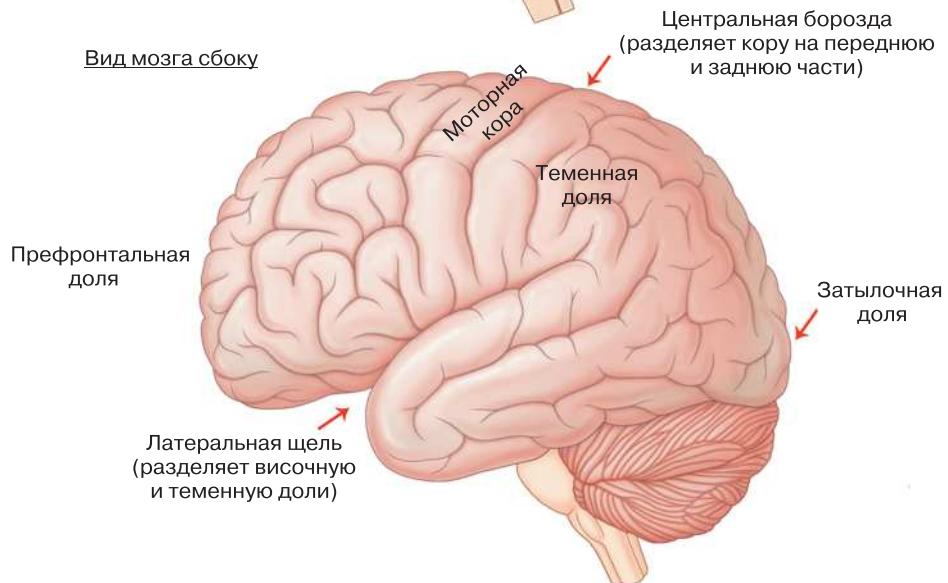
Вид мозга на мидсагиттальном срезеВид мозга сбоку

Рис. 1.7. Вид мозга сбоку и на сагиттальном срезе. Вверху: сагиттальный срез по средней линии мозга, правое полушарие. Внизу: вид сбоку, левое полушарие. Слева — передняя часть мозга, справа — задняя. Показаны префронтальная, височная, теменная, затылочная доли и мозжечок. (Источник: Drake et al., 2005.)

ности, тогда как в лобной коре находятся двигательные и когнитивные центры. Центральная борозда служит четкой границей между входными и выходными областями коры.

Чтобы сориентироваться, нужно найти на изображении мозга прежде всего эти три главные складки.

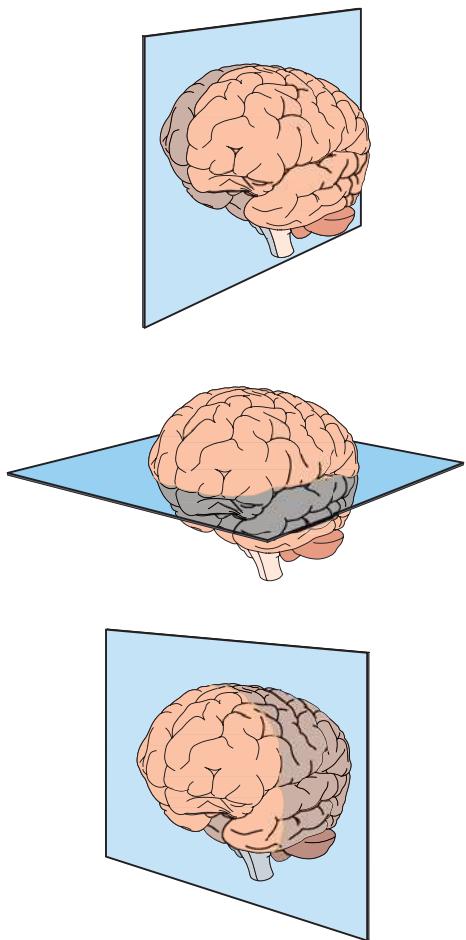


Рис. 1.8. Три основные плоскости срезов мозга. *Вверху*: сагиттальный срез мозга, т. е. срез по вертикальной плоскости от лобной доли кзади до конца мозга. Если такой срез проходит по средней линии мозга между двумя полушариями, он называется *срединным сагиттальным*. *Посередине*: горизонтальный срез мозга. *Внизу*: коронарный срез (его плоскость проходит через края воображаемой короны). (Синонимы этих терминов будут приведены в гл. 5.)

Вещество коры распространяется вглубь каждого полушария мозга. Поскольку сложный трехмерный объект трудно воспринимать, воспользуйтесь рис. 1.8, на котором показаны три плоскости срезов. Главные доли мозга и другие важные отделы необходимо знать точно так же, как вы помните названия континентов на географической карте. На протяжении всей книги мы будем рассказывать об исследованиях структур мозга, соотнося эти данные с представлениями о когнитивной деятельности человека. Знание топографии мозга поможет интерпретировать результаты нейровизуализации.

4.0. Немного истории и продолжающаяся дискуссия

Идея о том, что мозг — источник наших переживаний, возникла очень давно; Гиппократ высказывался об этом примерно 2500 лет назад. Однако тщательные исследования мозга и накопление фактов начались только в эпоху Возрождения. В 1543 г. Андреас Везалий, анатом из Антверпена, впервые опубликовал подробный атлас организма человека, включая сюда мозг. До этого времени церковь и государство считали преступлением производить посмертное вскрытие.

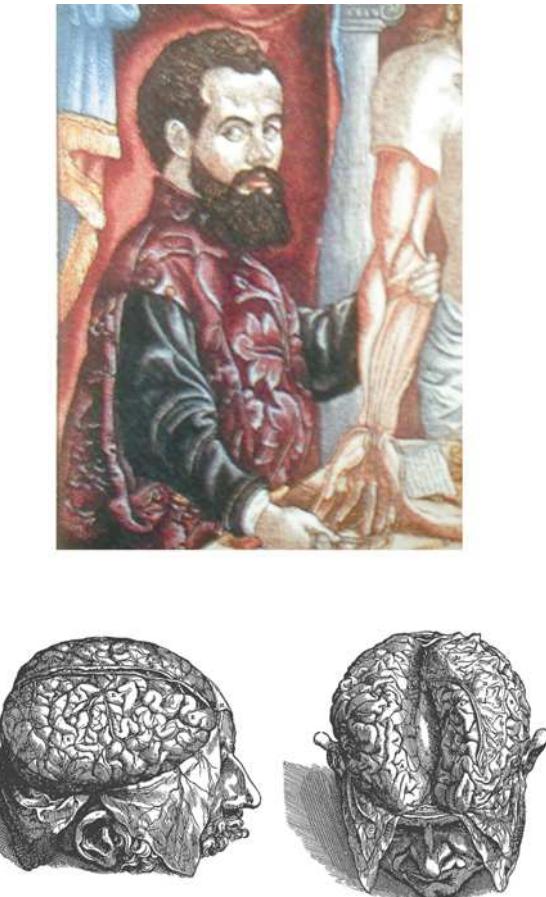


Рис. 1.9. Вверху: Андреас Везалий демонстрирует препарат руки (предплечье и кисть). Бельгийский врач Везалий (1514–1564) совершил переворот в традиционном преподавании анатомии, производя посмертные вскрытия человеческих тел. На рисунке он изображен показывающим препарат кисти и предплечья. Для него такая демонстрация была особенно важна в связи с представлением о роли божественной руки в мирских делах. Везалий опроверг основанный на библейском сказании об Адаме и Еве миф о том, что у женщины на одно ребро меньше, чем у мужчины. Вскрытия человеческих тел в то время не производились, и точные зарисовки были редкостью. В 1543 г. Везалий опубликовал свою книгу о новых данных по анатомии под названием «О строении человеческого тела». В том же году появилась книга Коперника «Обращение небесных тел», которая по-новому представила Солнечную систему. Труды обоих ученых получили широкую известность, горячо обсуждались и явились вехами в истории науки. Источник: Masquelet, 1986. Внизу: чернильные зарисовки открытой поверхности мозга; авторство приписывается Тициану. Эти иллюстрации в классической книге Везалия по анатомии объединяют искусство и науку. Обратим внимание, что на правом рисунке два полушария раздвинуты и между ними видно мозолистое тело — образование, которое соединяет два полушария и состоит примерно из 100 млн нервных волокон. Первые анатомы характеризовали эту структуру как плотную, или мозолистую, ткань — отсюда латинское название *corpus callosum* (мозолистое тело). (Источник: Squire et al., 2003.)

Спустя столетие знаменитая картина Рембрандта «Урок анатомии доктора Тульпа» показывает, с каким изумлением врачи рассматривают подробности строения человеческого тела (рис. 1.1). Примерно тогда же (1490–1510) Леонардо да Винчи сделал зарисовки черепа и тела человека. Людям эпохи Возрождения был свойствен интерес ко всем проявлениям человеческой природы; в общей атмосфере любознательности попытки понять устройство мозга становились более настойчивыми.

Современные исследования уходят своими корнями глубоко в историю. Наука о поведении возникла в XIX в. Однако начало подробного изучения мозга совпадает с истоками современной науки в эпоху Европейского Возрождения, с появлением трудов Галилея, Коперника, Ньютона и Декарта. В 1665 г. Ньютон проводит свои эксперименты с призмами, желая понять природу восприятия цвета. В 1600-е гг. Левенгук и другие ученые изобретают световой микроскоп, благодаря чему в XIX–XX в. Сантьяго Рамон-и-Кахал сделал свои открытия относительно свойств нервных клеток.

История науки показывает, что чем больше мы знаем, тем яснее нам видны закономерности полученных фактов. Такого рода обобщения будут представлены на протяжении всей книги.

Связь возникновения науки о мозге с эпохой Возрождения очевидна и в наше время. В основе терминов по анатомии мозга лежат понятия на латинском языке — международном языке науки. Мы до сих пор обозначаем доли (*lobes*) коры мозга (*cortex cerebri*) латинскими названиями: *lobus occipitalis*, *l. temporalis*, *l. parietalis*, *l. frontalis* (затылочная, височная, теменная, лобная доли соответственно). Поскольку ранние исследования проводились невооруженным глазом или с помощью простых увеличительных конструкций, большинство структур получали название исходя из первого зрительного впечатления. Отсюда возникли такие термины, как *thalamus* — «чертог», *amygdala* — «миндаль», *cortex* — «наружный слой» и т. д. В названиях практически всех структур мозга используются обыденные латинские слова. Мы будем упоминать происхождение каждого нового термина, поскольку это помогает усвоить понятия.

Мозг человека развивался, начиная с его зачатков у древних млекопитающих, на протяжении более чем 200 млн лет. Он устроен очень сложно, в том числе его части, которые видны невооруженным глазом. Многие поколения ученых внесли свой вклад в его изучение. Например, Рене Декарт (рис. 1.10), который теперь известен главным образом как математик и философ, вместе с тем был внимательным исследователем мозга. Одно из своих замечательных наблюдений он сделал, когда взял глаз быка, обнажил поверхность плотной белой оболочки (склеры), удалив ткань с внутренней стороны глазного яблока, и показал, что свет, проходящий через хрусталик глаза, проецируется на белую склеру, как на экран; приблизив глазное яблоко к освещенному объекту, можно было увидеть проекцию изображения. Многие люди удивлялись, что зрительный стимул проецировался на заднюю стенку глаза в перевернутом положении (верх и низ менялись местами). Декарт сумел доказать, что это объясняется оптическими свойствами хрусталика*.

* До сих пор многие люди не понимают, почему мы воспринимаем зрительные объекты не в перевернутом виде, т. е. не так, как изображение проецируется на сетчатку. Как бы вы ответили на этот вопрос?



Рис.1.10. Рене Декарт — философ, математик, исследователь мозга. Справа приведен сделанный Декартом рисунок оптической системы глаза. Поскольку Декарт был убежден, что душа (психика) уникальна, он отвергал идею о том, что носителем души могут быть парные структуры мозга. Однако почти все макроструктуры мозга являются парными: два полушария, два глаза и два уха, две половины подкорковых образований, два полушария мозжечка. Поэтому Декарт решил, что крошечная шишковидная железа (pineальная железа, или эпифиз), которая для невооруженного глаза выглядит как одна точка, должна быть связующим звеном между божественной душой и бренным земным телом. К несчастью для Декарта, после XVII в. микроскопические исследования показали, что шишковидная железа тоже характеризуется билатеральной симметрией, как и весь мозг. (Источник: Bennett, 1989.)

4.1. Психика и мозг

Декарт часто считается основателем современных философских взглядов на соотношение между психическим и телесным (соматическим). Главный вопрос кажется простым: каков мир по своей природе — психический или физический? Или, используя современные понятия, можно ли объяснить наш сознательный опыт деятельности нервных клеток? Может, и сами-то нервные клетки существуют лишь в воображении ученых? Мозг как базис сознания — таково сейчас главное направление когнитивной нейронауки (Edelman, 1989; Palmer, 1999; Koch, 1996; Tulving, 2002; Baars *et al.*, 2003a). В течение последних 15 лет опубликованы многочисленные статьи на эту тему. В июле 2005 г. журнал «Science» отметил проблему «биологические основы сознания» в числе приоритетов современной науки. Нобелевские лауреаты Френсис Крик, Джеральд Эдельман, Герберт Саймон посвятили этому вопросу годы своей жизни.

В своем повседневном опыте мы постоянно совершаем переходы между языком в терминах психики и в терминах мозга. Мы принимаем аспирин (*физическая сущность*), чтобы облегчить головную боль (*психическая сущность*). Мы идем к холодильнику (*физическая сущность*), потому что испытываем желание (*психическая сущность*) съесть мороженое. Как определить истинную последовательность событий — наше сознательное переживание «вызывает»

физические действия, или же наоборот? С точки зрения здравого смысла, это безразлично. Мы свободно переходим от понятий «психических сущностей» к понятиям «телесных сущностей», и наоборот. Однако дело осложняется, если мы попытаемся мыслить глубже. Мы хорошо представляем себе обычные явления, связанные с приемом аспирина и доставлением мороженого из холодильника. Мороженое тает на солнце, а аспирин растворяется в воде. Это происходит согласно законам физики и химии. Однако психические явления зависят от целей, эмоций и мыслей, подчиняющихся иным законам. Мороженое тает не потому, что оно хочет этого, тогда как человек ест мороженое, чтобы удовлетворить свое желание. В человеческом языке есть тысячи слов для обозначения желаний и переживаний, но эти слова неприменимы к физическим объектам.

Как мы увидим, накоплено много эмпирических данных по проблеме сознательной когнитивной деятельности. Признано, что некоторые области мозга, например вентральный зрительный путь, участвуют в сознательном восприятии зрительных образов, которые человек без труда может описать. Вместе с тем показано, что далеко не все области мозга обеспечивают сознательное восприятие, в результате которого человек способен пересказать события. Так, дорсальный зрительный путь задействован в зрительной координации движения руки к предмету, однако соответствующие области мозга не могут сформировать сознательное восприятие сами по себе, без участия других структур (Goodale *et al.*, 1991). Все больше ученых поддерживают мнение о том, что проблема соотношения между психикой и мозгом должна решаться опытным путем, в доступных для проверки экспериментах.

4.2. Биологическая природа когнитивной деятельности и эмоций

Биологические корни человеческих эмоций заложены в древних структурах мозга млекопитающих и регулируются более поздними слоями новой коры. Неудивительно, что история эволюции мозга человека, уходящая в глубь примерно двухсот миллионов лет к первым представителям млекопитающих, вызывает много важных вопросов. Процессы, составляющие основу материнской любви и привязанности потомков, протекают в древней структуре мозга млекопитающих, так называемом околоводопроводном сером веществе. Звуки, выражющие горе или призыв, по-видимому, связаны в ходе эволюции с возникновением речевой просодии (тональности и мелодики языка) и даже с музыкой. Таким образом, здесь обнаруживается биологическая природа во многих ее проявлениях.

Чарлз Дарвин (рис. 1.11) в большей мере, чем кто-либо другой, помог определить биологический контекст действий человека. Ему принадлежат многочисленные наблюдения относительно того, каким образом животные и люди выражают свои эмоции. В течение сотен лет люди не могли не замечать сходства таких проявлений, однако в Европе и других регионах считалось абсолютно недопустимым признавать это. Теперь убедительно доказано сходство эмоциональных центров мозга у человека и других млекопитающих (Panksepp, 2005). Во времена Дарвина такая идея была бы совершенно одиозной. Сейчас книга Дарвина «Выражение эмоций у человека и животных» считается классической (Ekman, 2003).

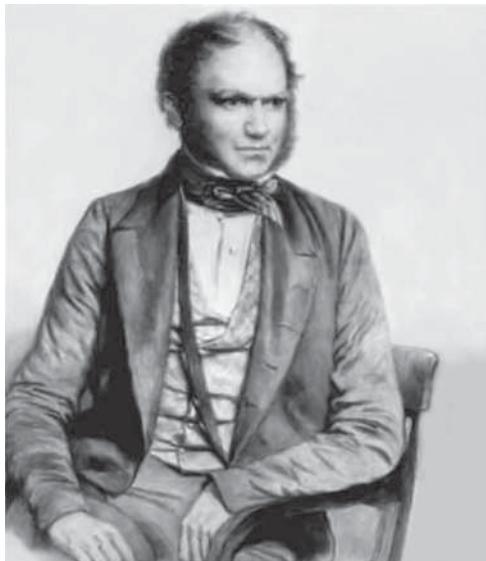


Рис. 1.11. Чарлз Дарвин внес вклад в биологическое обоснование психики. После Рене Декарта многие люди стали задумываться о мышлении и его связи с мозгом. В их числе был и Чарлз Дарвин, который написал книгу «Выражение эмоций у человека и животных». По мнению Дарвина, эмоции человека имеют биологическую природу; при этом он отнюдь не забывал о влиянии факторов культуры и о роли индивидуальных особенностей. На фотографии Дарвин показан в молодом возрасте, примерно в период его исторического путешествия через Тихий океан на корабле «Бигль». (Источник: Finkelstein, 2000.)

Дарвин никогда не собирался отрицать роль культуры и среды обитания. Человек — самый адаптирующийся вид из всех известных, наиболее способный к обучению путем культуральной передачи. Противоречие между «врожденным» и «приобретенным» перестало быть предметом споров. Большинство ученых рассматривает поведение человека как результат объединенного воздействия биологических, культуральных факторов и среды (см. гл. 15).

В XIX в. великим ученым в области физиологии сенсорных процессов и психологии был Герман Гельмгольц (рис. 1.12), труды которого о природе зрения и слуха не потеряли значения до сих пор. Особую известность получили опыты, в которых Гельмгольц продемонстрировал физический закон сохранения энергии при электрическом раздражении препарата задних конечностей лягушки. Представление о том, что электричество играет роль в активности нервной системы, привело в начале XX в. к открытию электрических потенциалов нерва и мозга. В наше время благодаря регистрации электромагнитной активности мозга возник целый ряд методов визуализации: регистрация ЭЭГ, вызванных потенциалов, активности индивидуальных нейронов, метод магнитной энцефалографии (МЭГ) и даже транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС) (гл. 4). Все методы визуализации мозга основаны на фундаментальных законах физики и химии.



Рис. 1.12. Герман Гельмгольц не был профессиональным ученым, но внес исторический вклад в науку. Он одним из первых предположил, что в зрительной системе формируются «бессознательные умозаключения», которые выходят далеко за рамки простого потока сигналов от глаз. Идея была встречена такими возражениями, что автору пришлось отказаться от нее, однако в современной науке она стала базовым понятием. (Источник: Bennett, 1999.)

В эпоху Гельмгольца было хорошо известно, что электрический стимул вызывает сокращение конечностей лягушки — такое же, как во время прыжка. Представление о том, что электричество пронизывает мозг и все тело, стало модным и выразилось в таких популярных идеях, как «животный магнетизм». Эксперимент Гельмгольца на препарате конечностей лягушки стал важнейшим шагом на пути к натуралистической концепции соотношения мозга и тела (рис. 1.13).

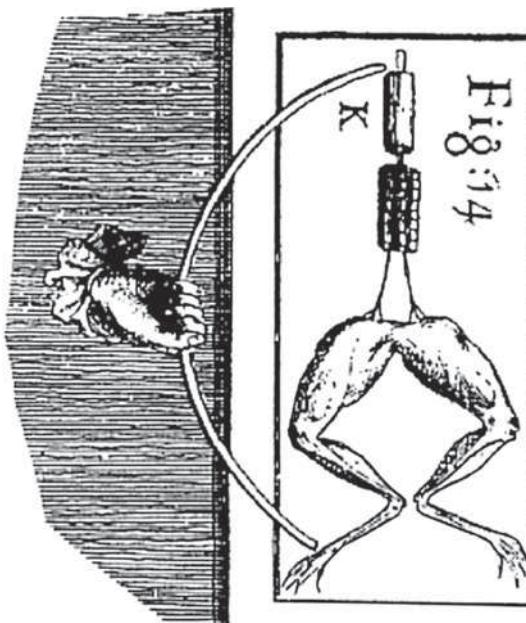


Рис. 1.13. Схема препарата, который был использован Гельмгольцем для оценки скорости распространения нервного импульса, вызывающего сокращение мышц конечности лягушки. (Источник: Bennett, 1999.)

4.3. Нейронная доктрина Рамон-и-Кахала: рабочая гипотеза науки о мозге

Сантьяго Рамон-и-Кахалу (рис. 1.14) принадлежит заслуга разработки *нейронной доктрины* — одной из основополагающих теорий науки о мозге, согласно которой «нервная система состоит из многочисленных нервных элементов (нейронов), анатомически и генетически независимых друг от друга». Важно отметить, что идея о клеточном строении организма относится только к 1839 г., когда с помощью светового микроскопа и методов окрашивания тканей были впервые в истории человечества выявлены живые клетки.

Возникло предположение, что из клеток состоят все ткани организма, *кроме* нервной ткани. Такое исключение было обусловлено тем, что нейроны имеют множество отростков, их аксоны и дендриты густо переплетаются, образуя тесные контакты с другими нервными клетками; при этом не удавалось различить, соприкасаются они друг с другом или нет. Так появились разногласия относительно устройства нервной системы — либо это скопление миллиардов клеток, либо одна огромная непрерывная сеть.

Работая в Мадриде, Сантьяго Рамон-и-Кахал выделил с помощью метода окрашивания по Гольджи небольшую группу нейронов на срезе ткани таким образом, что можно было рассмотреть форму клеток (рис. 1.15). Кроме того, Кахал показал, что у аксонов свободные, неприкрепленные окончания и, следовательно, нейроны являются самостоятельными клетками.

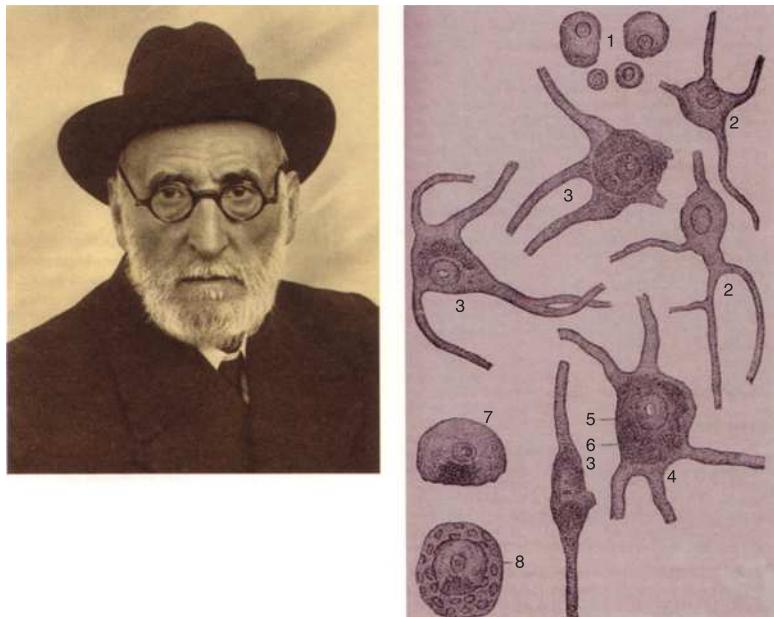


Рис. 1.14. Слева: Сантьяго Рамон-и-Кахал, основоположник науки о мозге, которого, вероятно, можно считать самым выдающимся среди первых нейробиологов. Применив метод окрашивания по Гольджи, Кахал получил с помощью светового микроскопа базовые сведения по микроанатомии нервных клеток. Справа: зарисовки нейронов, сделанные Кахалом с помощью микроскопа. Современные исследования микроструктуры нейронов являются развитием представлений Кахала. (Источник: DeFelipe, 2002.)

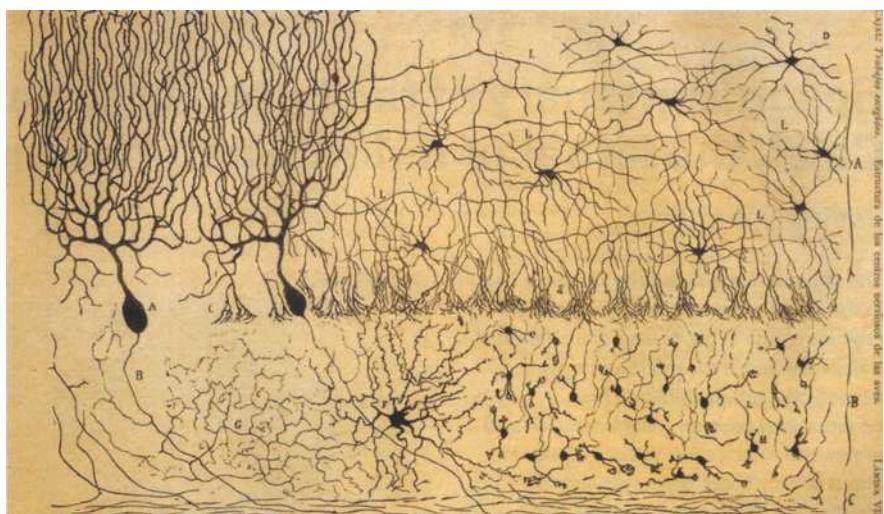


Рис. 1.15. Первый рисунок Рамон-и-Кахала, показывающий микроскопическую картину среза мозжечка курицы. Кахал применил метод окрашивания по Гольджи, что позволило отличить нервные клетки от окружающей их ткани. (Источник: DeFelipe, 2002.)

Нервный импульс — электрохимический «спайк», который распространяется по нервному волокну по направлению к его терминалам, был впервые зарегистрирован в гигантском аксоне кальмара. Поскольку нервные клетки выявлены у всех животных, а их базовые свойства оказались сходными у многих организмов, аксон кальмара стал важным стандартным объектом для изучения других классов нейронов. Это открытие было сделано в 1939 г., через сто лет после провозглашения клеточной доктрины. Спустя десять лет было обнаружено, что ионы натрия и калия (Na^+ и K^+) создают быстрые входящие и выходящие потоки через мембрану аксонов, обеспечивая распространение спайка. В 1952 г. Ходжкин и Хаксли разработали модель потенциала действия, которая признана до сих пор (рис. 1.16). Примерно в тот же период благодаря электронному микроскопу с разрешением до нескольких сотен микронов удалось выделить еще более мелкие образования — синапсы.

Однако завершение истории об открытии Кахала несет в себе долю иронии. Великий спор о том, разделены ли нейроны, продолжается поныне. Казалось бы, Кахал окончательно закрыл этот вопрос, обнаружив свободные окончания аксонов. Тем не менее, согласно более поздним данным, многие пункты передачи сигналов между нервными клетками представляют собой не химические

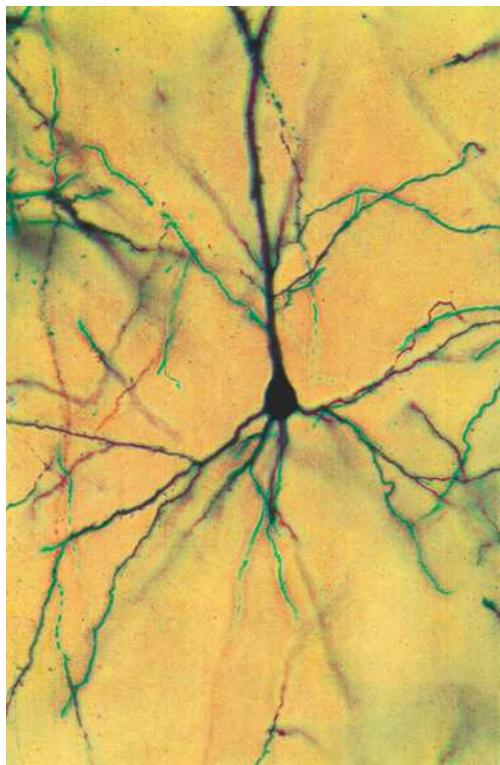


Рис. 1.16. Современное изображение клетки, впервые зарисованной Кахалом. Микрорентгенограмма нейрона после химического окрашивания среза ткани. (Источник: Standring, 2005.)

синапсы, а непрерывные электрические соединения — так называемые щелевые контакты. Есть нейроны, которые прилегают друг к другу без классической синаптической щели. Таким образом, некоторые нейроны действительно образуют непрерывную структуру, хотя нет сомнений в существовании триллионов химических синапсов. Подобно многим другим научным спорам, дискуссия продолжается на более детальном уровне.

4.4. Пьер-Поль Брок: локализация центра речи

В развитие науки о соотношении психики и мозга вносят свой вклад медицинские наблюдения. Французский врач Пьер-Поль Брок (рис. 1.17) обнаружил в левом полушарии область, связанную с высшей психической функцией — речью. Поэтому «речевая» зона левого полушария получила название в честь Брука.

По поводу локализации в мозге специфических функциональных центров высказывались противоречивые мнения. Брука первым неоспоримо доказал в 1861 г., что в мозге имеются специализированные области. Открытие было сделано в результате наблюдений за больным эпилепсией, который полностью лишился речи, кроме единственного слова «*tan*». Когда пациент умер, Брука получил возможность провести патолого-анатомическое исследование и увидел «повреждение в задней области третьей лобной извилины левого полушария». Препарат мозга этого пациента был сохранен, и в нем можно видеть поврежденный участок лобной части левого полушария (рис. 1.18). Брука сделал вывод, что эта часть лобной доли необходима для продукции речи. Спустя шесть месяцев Брука встретился с аналогичным клиническим случаем, и снова было выявлено повреждение того же участка левой лобной доли. Несмотря на возражения, что в этих случаях были затронуты и другие области мозга и что



Рис. 1.17. Пьер-Поль Брок ввел определение экспрессивной афазии. Он первым описал клинический случай, который доказывал специфическую локализацию в коре больших полушарий конкретной специфической функции. (Источник: Aminoff and Daroff, 2003.)

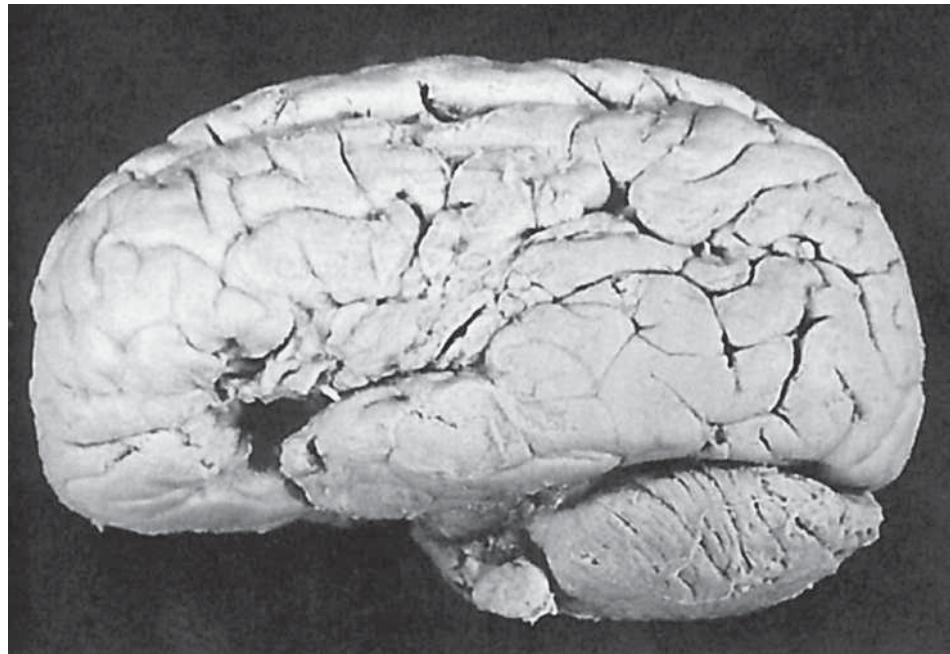


Рис. 1.18. Препаратор мозга одного из первых пациентов Брука. В лобной доле левого полушария видно большое отверстие в «области Брука». (Источник: Ramachandran, 2002.)

у некоторых больных с аналогичными расстройствами отсутствовали повреждения лобных долей коры мозга, открытие Брука получило признание благодаря последующим убедительным фактам. Теперь центр Брука в левом полушарии широко признается в качестве критически необходимого участка речевой зоны (Aminoff and Daroff, 2003).

Многое из того, что мы знаем сейчас о мозге человека, стало впервые известно в результате тщательного изучения определенных патологических состояний. Такого рода исследования продолжаются. Важное наблюдение, касающееся механизмов речи, принадлежит Карлу Вернике (рис. 1.19). В монографии, опубликованной в 1874 г., он представил модель речи на основе своих неврологических наблюдений; эта концепция поныне остается ключевой в когнитивной нейронауке. В настоящее время зона Вернике в левой верхней части височной доли рассматривается как область, ответственная за восприятие речи. До сих пор больные, у которых нарушено понимание речи вследствие поражения этой области, получают диагноз «афазия Вернике». Вместе с тем по мере развития методов визуализации мозга оказалось, что организация соответствующих областей мозга является более сложной и динамичной, чем считалось раньше.

В современной публикации (Dronkers and Ogar, 2003) приведен образец речи больного с рецептивной афазией при поражении зоны Вернике. Больной говорит гораздо более связно, чем в описанном Брука в 1861 г. классическом случае, когда пациент произносил только один слог. Однако у больного нарушена способность продуцировать и воспринимать осмысленную речь. В настоящее

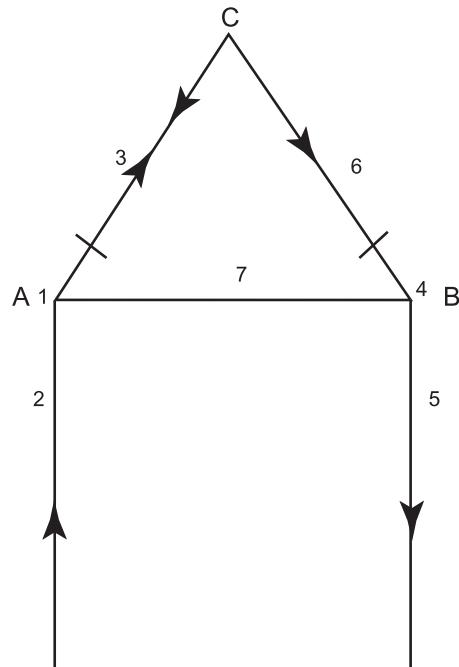


Рис. 1.19. Немецкий врач Карл Вернике через несколько лет после работ Броха по экспрессии речи (процессам лингвистического выхода) обнаружил отдел мозга, участвующий в восприятии и понимании речи (процессах лингвистического входа). Вернике исследовал ряд пациентов с афазией (термин «афазия» означает «нет речи») и пришел к выводу, что в зависимости от локализации повреждения коры мозга возникают различные расстройства речи. Он отделил семантические формы афазии от рецептивных и продуктивных форм. Справа: модель «домика» — схема процесса формирования речи в мозге согласно представлениям в XIX в. А — область слухового восприятия речи, В — двигательная область продукции речи, С — распределенные представительства речи в мозге. (Источник: Wernicke and Koehler, 2003.)

время стандартно применяется визуализационное определение пораженного участка, так что диагноз уже не зависит только от неврологических заключений и данных аутопсии.

В XIX в. было хорошо известно, что основную массу коры больших полушарий составляет белое вещество — миллиарды аксонов, отростков серых клеточных тел, находящихся в поверхностном слое коры. Аксоны покрыты защитной и поддерживающей миелиновой оболочкой белого цвета, богатой молекулами липидов. Поэтому невооруженный глаз видит белую массу. Белое вещество состоит преимущественно из крупных пучков нервных волокон, соединяющих области мозга друг с другом наподобие гигантской дорожной системы. В результате тонкой анатомической препаратовки были прослежены нервные пучки между центрами Брока и Вернике левого полушария. Они называются аркуатными (дугобразными) пучками. (Еще один пример термина латинского происхождения.)

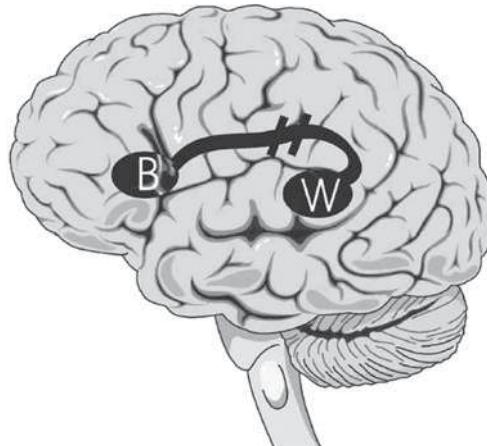


Рис. 1.20. Проводниковая афазия. В результате аккуратной анатомической препаровки был обнаружен пучок нервных волокон, соединяющий в левом полушарии центр Брока (В) и центр Вернике (W). Это позволило Вернике предположить (1874 г.) существование еще не известного расстройства речи — дисконнекционной афазии. По мнению Вернике, при повреждении этого пучка нарушается передача информации от рецептивной (воспринимающей) зоны к продуктивной (моторной) зоне. Прогноз Вернике подтвердился, и такая форма расстройства получила название проводниковой афазии. (Источник: Dronkers and Ogar, 2003.)

Исходя из этих данных, Вернике в 1874 г. высказался о вероятном существовании еще одного расстройства речи — коннекционной афазии (нарушения связи). Он рассуждал следующим образом: если повреждена связь между центрами Брока и Вернике, у больного должна страдать способность к повторению услышанной речи, поскольку нарушается передача информации от рецептивной области (центра Вернике) к экспрессивной области (центру Брока). Прогноз подтвердился (см. рис. 1.20). Считается, что существует ряд подобных синдромов дисконнекции, симптомы которых различны в зависимости от вовлечения конкретных групп нейронов коры. Предполагаются и другие формы афазии.

Заметим, что эти речевые зоны обычно находятся в левом полушарии (рис. 1.21). Согласно современным сведениям, правая половина мозга участвует в понимании языка, но не в вокализации, т. е. не в речевом выходе. Считается, что правое полушарие восприимчиво к эмоциональному содержанию речи — юмору, иронии. Доминантность левого полушария по отношению к речи характерна примерно для 90% населения, тогда как примерно у 10% нормальных людей доминантно правое полушарие.

Уильям Джеймс (рис. 1.22) известен сейчас прежде всего как психолог и философ, однако он обучался также медицине и рисованию. Вначале Джеймс преподавал в Гарвардском университете анатомию мозга, и опубликованные им в 1890 г. описания хорошо согласуются с современными представлениями. Обратим внимание на его зарисовки зон Брока и Вернике, основанные на клинических наблюдениях при афазии (рис. 1.23).

Книга Джеймса «Принципы психологии» часто упоминается как лучшее в XIX в. англоязычное обобщение в области психологии и науке о мозге. Наря-

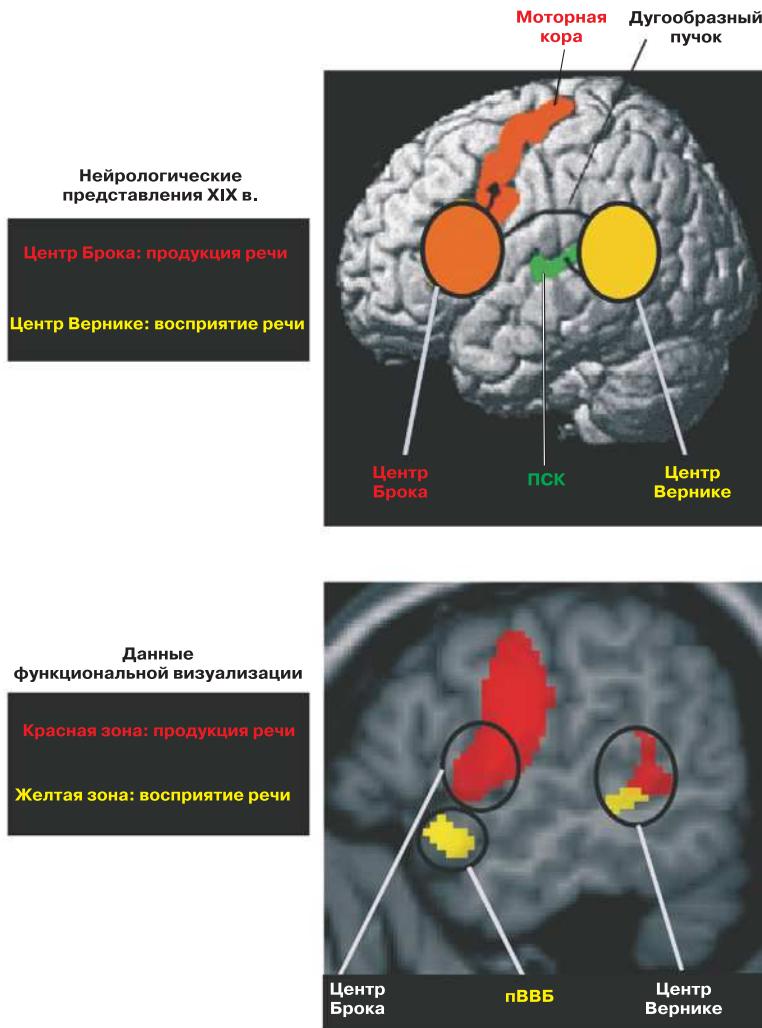


Рис. 1.21. Речевые центры левого полушария, исследование с помощью фМРТ (функциональной магнитно-резонансной томографии). Красные зоны участвуют в продукции речи, желтые — в восприятии и понимании речи. Классические зоны Брука и Вернике обведены кружками. Отметим близкое сходство между современными представлениями о локализации центров речи и объяснениями, существовавшими в XIX в. (ПСК — первичная слуховая кора, область коры мозга, где начинается вторичная обработка сигналов в процессе формирования речи; пВВБ — передняя верхняя височная борозда, передняя часть верхней складки височной доли). (Источник: Frackowiak, 2004.)

ду со многими другими фактами Джеймс обсуждает результаты исследований доктора Моссо, обнаружившего усиление кровотока в активной области мозга (рис. 1.24). Это открытие стало прообразом современных методов визуализации мозга, которые основаны на регистрации гемодинамики (кровотока), — таких как ПЭТ и МРТ (рис. 1.25).

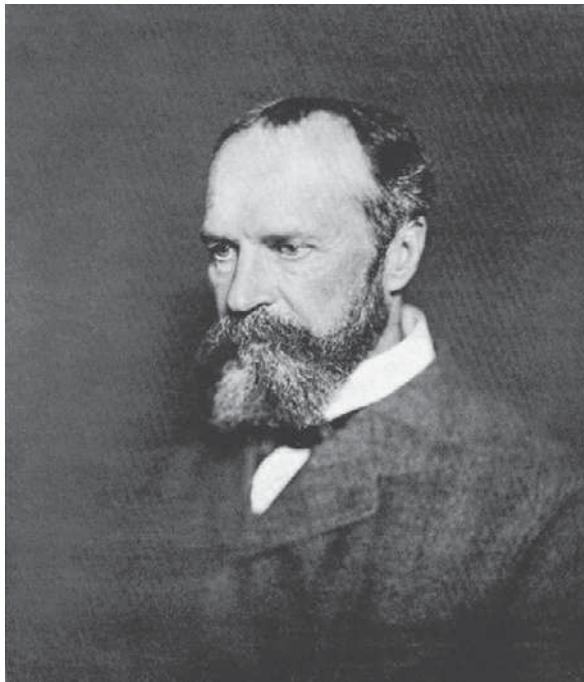


Рис. 1.22. Уильям Джеймс преподавал анатомию в Гарвардском университете. Теперь он известен прежде всего как психолог и философ, однако имел также медицинское и художественное образование. Опубликованное им в 1890 г. описание мозга хорошо согласуется с современными представлениями. Фотография любезно предоставлена Национальной медицинской библиотекой США

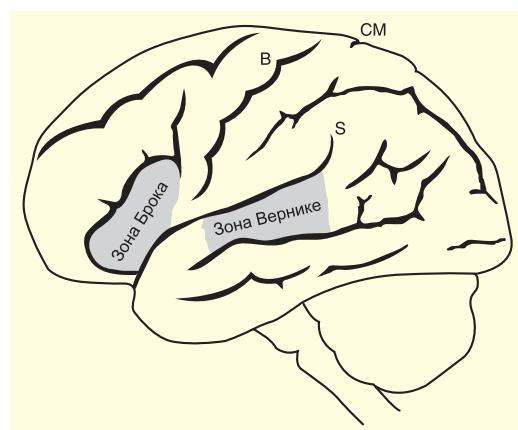


Рис.1.23. У. Джеймс обозначил зоны Брока и Вернике, основываясь на медицинских данных, которые были получены при исследовании больных с поражениями мозга. (Источник: James, 1890.)

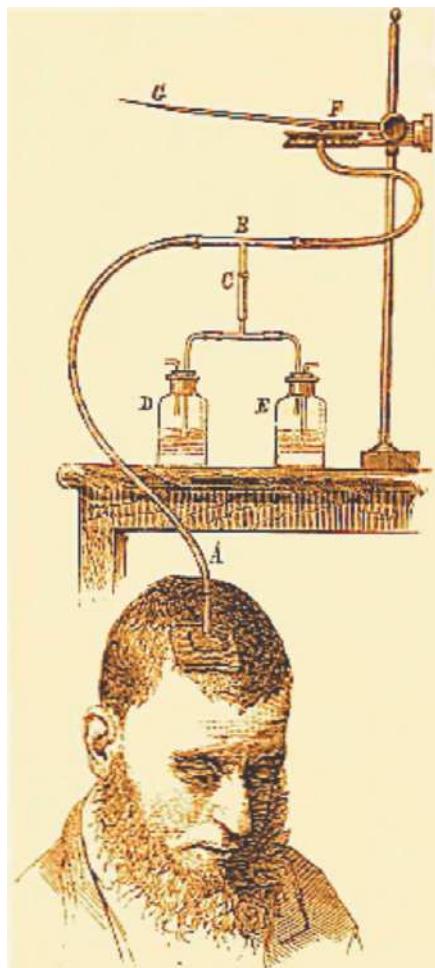


Рис. 1.24. У. Джеймс (1890) описал результаты исследований доктора Моссо, который открыл способ измерить давление крови в мозге человека во время умственной работы. Исследование Моссо явилось прообразом технологии регистрации мозгового кровотока в наше время, например фМРТ. (Источник: James, 1890.)



Рис. 1.25. Регистрация изменений регионального мозгового кровотока с помощью фМРТ. Метод основан на том, что в тех областях мозга, где усиливается кровоток, возрастает потребление кислорода и глюкозы. Исследование можно рассматривать как современную версию опыта доктора Моссо в XIX в. (Источник: Thomas Ramsøy.)

[В опытах Моско] «испытуемый лежал на горизонтальном стенде, находившемся в неустойчивом равновесии, так что передний или задний конец опускался при увеличении веса соответственно головы или ног испытуемого. Когда испытуемый испытывал эмоциональное или интеллектуальное напряжение, головной конец стендса опускался, потому что в организме происходило перераспределение крови» (Уильям Джеймс, Принципы психологии (1890)).

Итак, в XIX в. было доказано, что определенные области мозга отвечают за функцию речи. При этом ученые интересовались не только классическими психологическими проявлениями, но и их зависимостью от мозга.

4.5. Осознаваемые и неосознаваемые психические явления

В XIX в. врачи полагали, что сознательная деятельность человека зависит от коры больших полушарий — наружного слоя мозга. Джеймс писал:

«Однако можно ли считать, что осознаваемые процессы, которые зависят от активности коры мозга, — единственная форма сознания у человека? Или низшие центры мозга тоже участвуют в сознательной деятельности? ...единственный орган, обеспечивающий сознание у человека, — это кора мозга».

Результаты, полученные с помощью современных методов нейровизуализации, подтверждают, скорее, точку зрения Джеймса, хотя некоторые ученые высказываются и в пользу участия подкорковых структур (см. гл. 2 и 8). Вопрос о роли сознания в восприятии и в когнитивной (познавательной) деятельности вновь оказался в центре исследований, как мы увидим далее.

Проблема сознания глубоко интересовала ученых XIX в. Рамон-и-Кахал выдвинул идею о «нейронах с психической функцией» в коре мозга, обеспечивающих сознательные состояния. Возникновение психофизики в начале XIX в. было в существенной мере связано со стремлением разрешить загадку соотношения между психическими и телесными функциями. Основоположник психофизики Густав Фехнер объявил, что решение найдено: он вывел математическую зависимость интенсивности субъективного ощущения от силы физического стимула. В конце XIX в. Уильям Джеймс написал: «Психология — это наука об умственной жизни»; при этом он имел в виду сознательные умственные действия (James, 1980/1983). Джеймс не был одинок в своем мнении.

Но примерно в то же время появились возражения. Такие ученые, как Гельмгольц, Лёб и Павлов, придерживались более физиалистской точки зрения. После 1900 г. получили известность опыты И. П. Павлова с выработкой классического условного рефлекса у собак. После этого многие психологи пришли к убеждению, что все формы поведения можно объяснить через элементарные поведенческие акты на основе рефлексов (рис. 1.26). В США Джон Уотсон решительно провозгласил радикальный бихевиоризм, заявив, что всякое упоминание о сознании неправомерно, поскольку наблюдать в явном виде мы можем только реальное поведение и мозг как физическое образование. Знаменитый лозунг Уотсона таков: «Сознание — это не более чем воплощение теологии» и, следовательно, не является научным понятием. В XX в. ученые длительное время обходили вопрос о сознании человека. Некоторые считали, что он слиш-



Рис. 1.26. И. П. Павлов вместе с сотрудниками оперирует под наркозом собаку; отдел физиологии Института экспериментальной медицины в Санкт-Петербурге, 1902 г. (Источник: Tansey, 2006.)

ком отягощен философскими аспектами, трудно поддается экспериментальной проверке или имеет слишком субъективный характер, чтобы подойти к нему с научных позиций.

Для таких рассуждений есть практические причины. Во многих случаях бывает трудно судить о состоянии другого человека, поэтому сложно воспроизводить эксперименты в соответствии с научными требованиями к обоснованности фактов.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Биологическая теория сознания

Все мы постоянно испытываем осознаваемые психические явления — внутреннюю речь, мысли и ощущения, осознание своего «Я». Осознание себя и окружающего мира формируется в течение первых нескольких лет жизни. Это нечто такое, в чем мы сходимы с миллионами других людей, но в то же время — глубоко личное; никто другой не видит, не чувствует, не понимает в точности так же, как мы. Осознанность присуща человеку как биологическому виду, но вместе с тем — это частное свойство каждого. Известно, однако, что некоторые отделы мозга, например мозжечок, не дают начало сознательным переживаниям. В чем же заключается разница между отделами мозга, обеспечивающими сознательную деятельность, и теми, которые не участвуют в ней? (см. гл. 8).

Нейробиологические основы сознания составляют центральный раздел нейропсихологии. Один из лидеров этого направления — Джеральд Эдельман, лауреат Нобелевской премии, директор Института нейронаук и руководитель кафедры нейробиологии научно-исследовательского института Скрипписа Университета Ла Джолла (штат Калифорния). Интересуется классической музыкой и театром. Джеральд



Рис. 1.27. Джеральд М. Эдельман, директор Института нейронаук в Сан-Диего, Калифорния, США

Эдельман выдвинул биологическую теорию нейродарванизма, центральное место в которой принадлежит представлению об осознаваемых процессах, развитие которых продолжается в течение жизни (см. гл. 8).

Нейродарванизм — фундаментальная теория, согласно которой развитие и динамическая деятельность мозга имеют *селекционистскую* природу, в отличие от *инструкционизма* цифровых компьютеров, выполняющих символные, т. е. заданные в явном виде, инструкции (рис. 1.28).

Селекционистские системы характеризуются четырьмя особенностями.

1. Наличие спектра *разнообразных* элементов (например, особей биологического вида, антител иммунной системы, нейронов мозга).
2. Эти элементы могут *репродуцироваться* или *амплифицироваться* (*повышать силу*).
3. Среди разнообразных элементов происходит *отбор*, благодаря которому в ходе эволюции часть потомства остается, а часть исчезает. В иммунной системе селекция антител определяется успешностью их взаимодействия с антигенами. Что касается мозга, то он обладает двумя селекционными репертуарами. Первичный репертуар (набор нейронов) образуется в процессе *нейрогенеза* на ранних этапах развития. Вторичный репертуар (набор нейронных сетей) создается в результате избирательного отсеивания функционально неэффективных *синаптических связей* при формировании зрелого мозга. Вторичный репертуар нейронных связей продолжает действовать в течение всей нашей жизни, обеспечивая адаптацию и развитие.
4. Система является *избыточной* (по Эдельману — «вырожденной»). Это означает, что одну и ту же функцию могут осуществлять различные наборы ее элементов (Edelman, Gally, 2001). Избыточность проявляется на всех уровнях живого. В нашем организме два легких, две половины мозга, множество проводящих путей на каждом уровне организации. Благодаря избыточности компенсируются последствия травмы или болезни, поскольку начинают использоваться альтернативные проводящие пути и органы. Таким образом, организмы могут выживать в периоды кризисов.

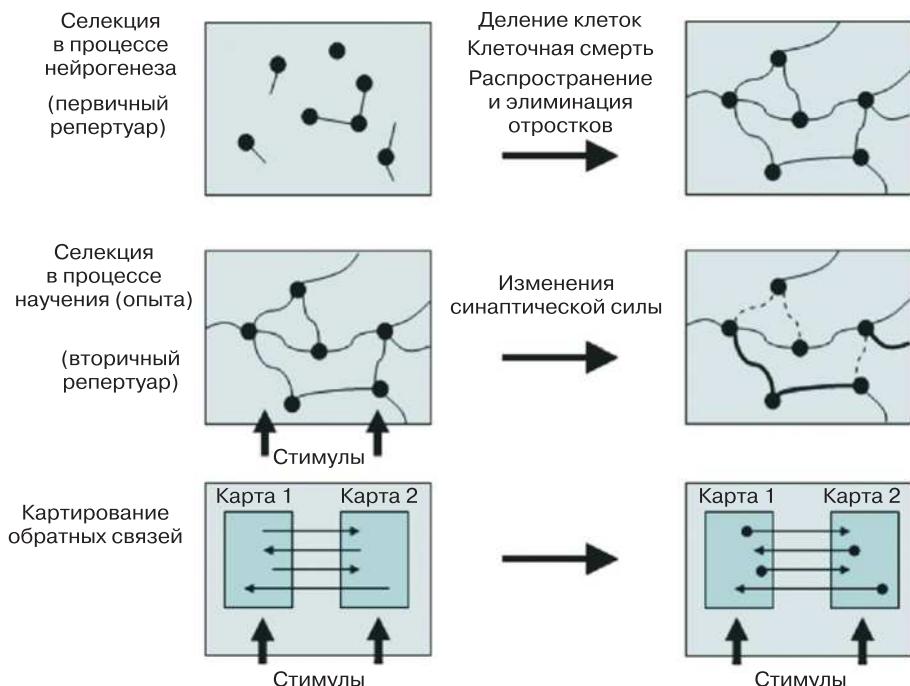


Рис. 1.28. Три основных положения теории нейродарвинизма. Селекция на ранних стадиях онтогенеза обеспечивает формирование разнообразных наборов нейронных сетей в ходе деления клеток, клеточной смерти и распространения отростков (дendритов и аксонов), которые достигают нейронов-мишеней и образуют с ними синаптические соединения. На следующем этапе селекция в процессе опыта (обучения при взаимодействии со средой) приводит к изменениям синаптической силы, в результате которых одни проводящие пути получают преимущество перед другими. Рекуррентные нейронные сети обеспечивают координацию нейронной активности разных отделов мозга. (Черными точками обозначены усилившиеся синапсы.) (Источник: Squire, 2004.)

Сознательный опыт

По Эдельману, сознательный опыт — это результат обратных связей между нейронами таламокортикальной системы, которую можно назвать центральной частью мозга млекопитающих. *Повторный вход* (reentry) поддерживает постоянную активность между парами нейронных ансамблей, что приводит к модификации связей между ними, а также к отбору самих ансамблей. Это в высокой степени адаптивный процесс, его можно сравнить с социальными сетями в Интернете, которые расширяются и развиваются в зависимости от контактов между пользователями. С точки зрения этой аналогии, можно сказать, что таламокортикальные нейроны взаимодействуют в составе большого «динамического центра». Динамический центр как единое образование может чрезвычайно быстро изменяться, адаптируясь к новым условиям, извлекая сохраняемую в памяти информацию, выполняя целевые установки. Первичное сознание относится к миру восприятия и памяти; более высокие уровни сознания распространяются за рамки первичного сознания, в их сферу входят речь, абстрактные понятия, мышление.

Содержательное наполнение сознания (его контент) многоаспектно — это сенсорное восприятие, зрительные образы, эмоциональные состояния, внутренняя речь, абстрактные концепции, идеи, связанные с действием, и многое другое. Такой широкий диапазон содержимого сознания возможен благодаря вовлечению множества областей мозга. Как известно, в осознаваемых процессах восприятия участвует сенсорная кора; однако есть данные о том, что при некоторых сенсорных явлениях (примером могут служить процессы в мозге человека при виде чашки кофе) вовлекаются и другие области, в частности лобная и теменная кора. Целостное представление о сознании должно также учитывать взаимодействие между областями мозга, которое происходит во время сознательного извлечения информации из памяти, сознательного управления движениями и так далее. Эдельман с сотрудниками полагают, что динамический центр осуществляет контроль очень широкого спектра функций мозга. В этот общий контур включены функциональные биологические модели таламокортикальной системы, гиппокампа и других областей мозга. Некоторые из них воспроизведены в реальных условиях, чтобы выяснить, имитируют ли они процессы научения у млекопитающих.

Согласно предположению Эдельмана и Тонони (2000; Edelman, Tononi, 1998), содержательное наполнение любого осознаваемого процесса не является простым следствием активности соответствующей области коры. Ощущение красного цвета зависит не только от активации зрительной коры, хотя эта активация необходима. Такое ощущение определяется состоянием всего динамического центра. На формальном языке каждый сознательный процесс можно представить в виде одиночной точки в N -мерном пространстве, где N — число нейронных групп, составляющих часть динамического центра в каждый момент времени. Таким образом, восприятие красного цвета связано с высокой степенью пространственной дискриминации — не только с распознаванием определенного цвета, а с выбором в пределах гораздо более обширного спектра возможных состояний динамического центра.

В соответствии с расширенной теорией нейродарвинизма разнообразие контентов сознания обусловлено способами воздействия различных нейронных групп на N -мерное пространство. Несмотря на удивительную гистологическую однородность значительной части коры мозга млекопитающих, разные области коры получают различные входы*. Например, зрительный вход имеет совершенно иные статистические характеристики, чем проприоцептивный вход. Следовательно, группы нейронов, чувствительных к цвету, могут организовать пространство иначе, чем проприоцептивные нейроны. Итак, каждая сенсорная модальность влияет на состояние динамического центра только свойственным ей образом, и это объясняет, почему содержание осознаваемого явления, в котором доминирует зрительное восприятие, будет иным, чем при доминировании звука, осязания или вкуса.

Литература

1. Edelman G.M. (1993). Neural darwinism: Selection and reentrant signaling in higher brain function. *Neuron*, 10(2), 115–125.
2. Tononi G. & Edelman G.M. (1998). Consciousness and complexity. *Science*, 282 (5395), 1846–1851.
3. Krichmar J.L. & Edelman G.M. (2005). Brain-based devices for the study of nervous systems and the development of intelligent machines. *Artif. Life*, 11(1–2), 63–77.
4. Seth A.K., Izhikevich E., Reeke G.N. & Edelman G.M. (2006). Theories and measures of consciousness: An extended framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(28), 1079–1084.

* Это не совсем так. Например, в новой коре поля, отвечающие за двигательную функцию (4, 6, 10, 8 и др.), лишены IV слоя, т. н. гранулярная кора. Кора гиппокампа формируется как трехслойная кора. См. атласы по цитоархитектонике. — Прим. перев.

5. Edelman G.M. & Tononi G. (2001). *A Universe of Consciousness: How Matter Becomes Imagination*. Basic Books. New York.
6. Edelman G.M. (2007). *Second Nature: Brain Science and Human Knowledge*. Yale University Press, New Haven.
7. Edelman G.M. (2005). *Wider than the Sky: The Phenomenal Gift of Consciousness*. Yale University Press, New Haven.
8. Seth A.K. & Baars B.J. (2005). Neural darwinism and consciousness. *Consciousness and Cognition*, 14(2005), 140–168.

5.0. Наука возвращается к представлениям о сознании

В 1970-е гг. многие психологи разочаровались в бихевиоризме и стали искать иной путь. Когнитивные психологи не только проводили оценки поведения, но и стремились к умозаключениям. Мы рассмотрим в этой главе примечательный пример, касающийся концепции оперативной памяти. Есть много и других примеров. Когнитивные психологи вновь обратились к зрительным образам, разным формам памяти, неосознаваемой (неявной, имплицитной) когнитивной деятельности и другим понятиям. Однако эти концепции всегда проверяются путем исследования поведенческих реакций в строго контролируемых лабораторных условиях. Теории оперативной памяти, образов и т. д. выводятся из результатов наблюдений за поведением. Это теоретические заключения наподобие представлений об электроне в физике. Никто никогда не видел электрон, но соответствующая теория позволяет объяснить множество эмпирических наблюдений (Baars, 1986).

«Возможно, важнейший сдвиг в когнитивной психологии и вообще в когнитивной науке за последние 20 лет заключается в том, что понятие сознания приобрело статус признанной, изучаемой научной проблемы. В течение значительного периода в XX в. эта тема была погружена в дебри философических рассуждений о соотношении между психическим и телесным, зажата эмпирикой интроспекционизма. Затем постепенно выяснилось, что эти ограничения в действительности не являются кардинальным препятствием, которого вначале опасались. Кроме того, были известны феномены слепого зрения и имплицитной (процедурной) памяти, когда восприятие и вспоминание осуществляются иначе, чем при сознательных действиях того, кто ощущает или вспоминает; необходимость объяснить эти явления настоятельно побуждала вернуться к эмпирическому подходу в психологии сознательного восприятия.» (Baddeley, личное сообщение)

В последние годы предубежденность к исследованиям сознания стала ослабевать. Многие когнитивные психологи заняты изучением как эксплицитных (осознаваемых) процессов, так и имплицитных (неосознаваемых). Как мы увидим, накопилось большое количество данных в пользу того, что наше восприятие окружающего мира происходит отчасти неосознаваемо, но конечный результат процесса восприятия осознаваем. Многие аспекты памяти имеют неосознаваемый характер, хотя в эпизодической памяти регистрируются осознаваемые события прошлого. Методы функциональной визуализации позволяют сравнивать процессы в мозге во время сознательной и бессознательной когнитивной деятельности. Сейчас каждый год публикуется примерно 5000 статей, в которых фигурирует понятие сознания или его синонимы — «осведомленность» (awareness); «эксплицитный познавательный процесс», или «сознатель-

ный когнитивный процесс» (*explicit cognition*); «эпизодическое вспоминание» (*episodic recall*); «фокусное внимание» (*focal attention*). Терминология отрабатывается экспериментально путем оценки «точного сообщения». Мы просим человека описать восприятие или припомнить какого-нибудь события, а затем стараемся оценить точность сообщения. В этом смысле оценка синонимов для обозначения осознаваемых явлений является единообразной и должна обеспечить одинаковый смысл терминов. Мы остановимся на термине «осознаваемые» процессы, а также будем пользоваться языком специалистов (Baars *et al.*, 2003).

В XIX в. такие ученые, как Зигмунд Фрейд и Уильям Джеймс, проявили глубокий интерес к соотношениям между психическими функциями и работой мозга (блок 1.2). Фрейд начал свою карьеру в медицине как невролог, ему даже принадлежит одна из первых моделей нервной сети. В начале своей деятельности он нашел новый химический краситель — хлорид золота, позволяющий выявлять под микроскопом определенные нейроны. Впервые краситель подобного назначения открыл Камилло Гольджи в 1873 г. Это принципиально улучшило возможности выявления нервных клеток с помощью светового микроскопа (см. <http://nobelprize.org/medicine/articles/golgi/>).

Блок 1.2. Современная дискуссия о соотношении между психикой и мозгом

Философы продолжают спор о том, можно ли объяснить процессы сознания с позиций науки о мозге. Многие считают, что этот вопрос сейчас опять приобрел научную значимость. К видным философам, которые вновь обращаются к натуралистическому взгляду на проблему психика–мозг, принадлежит Патрисия Чёрчланд. По ее словам, «нейробиологические данные имеют прямое отношение к давним, традиционным аспектам философии, таким как природа сознания, самость («Я»), свобода воли, знание, этика и научение».



Рис. 1.29. Патрисия Чёрчланд принадлежит к числу видных философов, вернувшихся к натуралистическому подходу в проблеме соотношения психики и мозга. (Источник: Patricia Churchland, UCSD.)

Психологи изучают сенсорные процессы с начала 1800-х гг. Мы воспринимаем мир через посредство своих ощущений: мы чувствуем, что система психика–мозг каким-то сложным образом участвует во взаимодействии между физическим миром и нашим мозгом. Мы стремимся улучшить свои способности к восприятию с помощью очков или слуховых аппаратов, разрабатываемых специалистами. Мы совершенствуем аппаратуру (например, автомобильные аудиосистемы), которая обеспечивает нам сенсорные входы. Однако степень соответствия между нашим зрительным или слуховым восприятием окружающего мира и его реальными физическими свойствами до сих пор не вполне выяснена. Разум и мозг, несомненно, имеют представление о том, как выглядят и какие звуки издают объекты, среди которых мы находимся, но механизм перехода от физического к психическому остается загадкой.

Вероятно, понятия «психика» и «мозг» относятся к различным источникам информации. Если мы смотрим на мир с помощью нашего мозга (как мы всегда делаем), перед нами предстает совсем иная картина, чем изображения мозга, которые мы получаем, например, при томографическом сканировании.

Когда компьютер показывает нам объем своей памяти, мы не думаем, что он раскрывает перед нами некую новую реальность. Аналогичным образом, это не происходит, когда люди говорят нам о своем сенсорном опыте. Вместе с тем они сообщают нам нечто важное. Обсуждение проблемы психика–мозг продолжается на страницах философских журналов, однако до сих пор ученым приходится оперировать эмпирическими понятиями. Сейчас расширяется наше знание по обоим направлениям — психологическому и нейробиологическому; при тщательном исследовании начинает вырисовываться перспектива их сближения.

5.1. Современные методы исследования осознаваемых и неосознаваемых процессов в мозге

Психологи и нейробиологи разработали обширный набор методов исследования осознаваемых и неосознаваемых процессов в мозге. В табл. 1.3 перечислены аспекты психической деятельности, изучаемые современными методами. Разумеется, каждый метод имеет свои возможности. Некоторые из них помогают оценить эпизодическую память, другие показывают, что, когда человек протягивает руку к увиденному им предмету, это происходит в существенной мере неосознанно. Остается много нерешенных вопросов: считать ли «осознаваемый» (или «сознательный») когнитивный процесс оптимальным термином, должно ли избирательное внимание предшествовать сознательному опыту. Все эти споры являются здравыми и нормальными. Важнейшее преимущество состоит в том, что теперь мы располагаем целым арсеналом надежных методов изучения осознаваемых и неосознаваемых процессов в мозге (рис. 1.30). Мы можем отличить характеристики активности мозга при восприятии реальных событий и во время образов событий, а также от реакций при бессознательном восприятии стимулов (см. табл. 1.3).

С научной точки зрения, очень важно учитывать, что сознательная когнитивная деятельность имеет много общего с оперативной памятью или вниманием. Такое умозаключение следует из результатов наблюдений за поведением (Mandler, 2003) и, как правило, согласуется с нашим личным опытом. Например, вы сможете сказать, каким шрифтом было напечатано только что прочитанное вами слово или даже что вы ели сегодня на завтрак. Как мы увидим в последующих главах, эта проблема фигурирует в ряде направлений когнитивной нейронауки, таких как память, зрительное восприятие, последствия поражений мозга.

Таблица 1.3

Активно исследуемые осознаваемые и неосознаваемые явления в мозге

Осознаваемое	Неосознаваемое
1. Эксплицитные когнитивные явления	Имплицитные когнитивные явления
2. Кратковременная память	Долговременная память
3. Новые, информативные, значимые события	Повседневные, прогнозируемые, незначимые события
4. Информация от центра внимания	Информация на периферии внимания
5. Фокальный контент	Периферический контент (т. е. ранее знакомый)
6. Декларативная (эксплицитная) память (факты и т. д.)	Процедурная (имплицитная) память (навыки и т. д.)
7. Надпороговые стимулы	Подпороговые стимулы
8. Управляемые задачи	Спонтанные/автоматические задачи
9. Вспоминание	Узнавание
10. Доступные воспоминания	Недоступные воспоминания
11. Стратегическое управление	Автоматическое управление
12. Последовательности грамматик	Имплицитные грамматики
13. Интактное состояние ретикулярной формации и билатеральных интрапарционарных ядер таламуса	Нарушенное состояние ретикулярной формации или билатеральных интрапарционарных ядер таламуса
14. Повторяемые элементы оперативной памяти	Неповторяемые элементы
15. Бодрствование и сновидения (активное состояние коры мозга)	Глубокий сон, кома, синдром седации (медленные волны)
16. Эксплицитные умозаключения	Автоматические умозаключения
17. Эпизодическая (автобиографическая) память	Семантическая память (концептуальное знание)
18. Автоматическая память	Ноэтическая память
19. Интенциональное научение	Случайное научение
20. Нормальное зрение	«Слепое» зрение (кортикальная слепота)

5.2. Историческое развитие не остановилось

Практически все вопросы, которые обсуждались на протяжении истории развития науки, актуальны до сих пор, причем нередко выступают под новым углом зрения (см. табл. 1.4 и блок 1.3). Расширяется практическое приложение когнитивной нейронауки. В современной неврологии активно применяются методы визуализации мозга и оценки когнитивной деятельности для диагностики скрытых форм нарушений, которые не обнаруживаются при сканировании. С помощью новых методов удалось идентифицировать такие дефекты, как эмоциональная слепота или неспособность пациента использовать определенные существительные или глаголы. Эти трудно определяемые признаки могут указывать на серьезные патологические изменения мозга, которые иначе не выявляются.

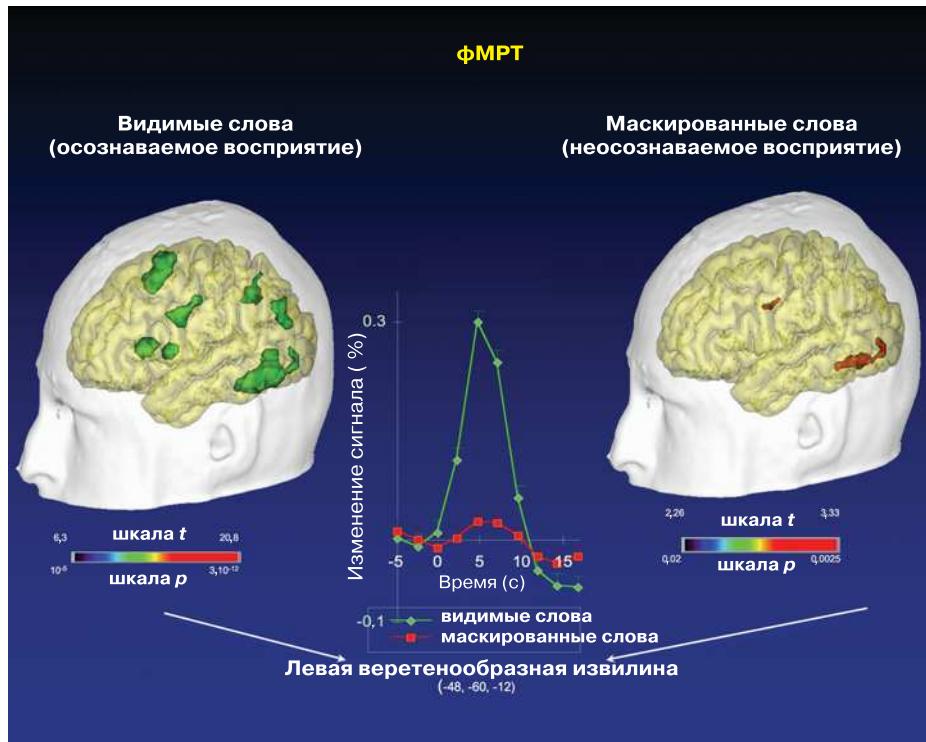


Рис. 1.30. Осознаваемое и неосознаваемое зрительное восприятие. В одном и том же эксперименте проводилось сопоставление осознаваемых и неосознаваемых явлений. Метод обратного зрительного маскирования позволяет сравнивать фМРТ-активность у испытуемого при осознаваемом и неосознаваемом зрительном восприятии слов. Рисунок (Dehaene *et al.*, 2001) показывает, что неосознаваемое восприятие слова сопровождается местной активностью в зрительной области коры; при осознаваемом восприятии того же слова область фМРТ-активности расширяется на теменную и лобную доли. В обеих экспериментальных ситуациях к сетчатке поступает одинаковый зрительный стимул, следовательно, различия должны зависеть от более высоких уровней мозга. Результаты были воспроизведены и другими авторами. Эти данные убедили многих ученых в том, что правильно разработанная структура эксперимента позволяет исследовать осознаваемые когнитивные процессы. (Источник: Baars *et al.*, 2003.)

Таблица 1.4

Проблемы, по которым продолжается дискуссия

Локализованные и распределенные функции в мозге

Нейронная доктрина

Сознание

Неосознаваемые умозаключения при зрительном восприятии

Пределы мощности мозга

Кратковременная и долговременная формы памяти: насколько они разделены?

Биологические основы эмоций

Соотношение врожденного и приобретенного, роль наследственности и внешней среды

Блок 1.3. Адаптивная или символная система?

Еще одно направление продолжающейся дискуссии посвящено тому, какой системой является мозг — адаптивной или символной. Суть спора в том, как соотнести когнитивные процессы с картой мозга. Предпосылки вкратце таковы.

Читая это предложение, вы осуществляете *символьную интерпретацию* последовательности черных знаков на окрашенном фоне. Лингвисты и психологи рассуждают о языке в понятиях символов: фонемы, буквы, морфемы, слова, фразы, предложения. Эти символные единицы комбинируются исходя из норм грамматики и правил применения. Человек, владеющий разговорным английским языком, понимает около 100 000 слов, некоторые из них более чем в одном значении; это приблизительно соответствует объему хорошего словаря. Что касается более высокого уровня, то мы мыслим предложениями, в которых заложены абстрактные концепции и утверждения; из них строятся структуры еще более высокого порядка — объяснения, беседы, рассказы. Даже экспрессивные аспекты языка (эмоциональные интонации фраз, вербальное утверждение негодования или любви) можно передать с помощью символов: в языке много слов, обозначающих эмоций. Итак, мы искусно пользуемся символами. Они необходимы в любом явлении культуры — в науке, литературе, музыке, изобразительном искусстве. Даже компьютерные программы представляют собой символные системы. Символы окружают нас, поэтому естественно размышлять о мозге как о процессоре, оперирующем символами.

Однако биологический мозг содержит только нейроны, которые связаны друг с другом разнообразными способами. Как мы должны представлять себе взаимосвязь психики и мозга — в виде устройства для обработки символов или как сложнейшую сеть нейронов? Для каждого из этих подходов есть аргументы за и против. Оперируя символами, удобно рассуждать о понятиях смысла и цели. Символьные блок-схемы (см. гл. 2) помогают ответить на вопросы, которые нельзя проверить в лаборатории. Однако искусственные нейронные сети позволяют моделировать простые задачи по обучению лучше, чем это удается с помощью символьных систем (см. гл. 2). Таким образом, мы имеем набор средств, сочетающих символы и нейроны, — блок-схемы, искусственные нейросети, семантические сети, схемы с ветвящейся структурой, модели. При внимательном рассмотрении мы обнаруживаем, что даже в нейросетях присутствуют узлы и связи с символическими именами.

Вокруг этих вопросов постоянно идут споры. Когнитивная нейронаука бурно развивается, новые факты и теории часто заставляют нас усомниться в справедливости прежних представлений. Это увлекательная, захватывающая область, и мы надеемся, что в последующих главах вы узнаете о новых удивительных открытиях, связанных с психикой и мозгом человека.

6.0. Заключение

В этой главе мы затронули ряд вопросов, которые пытается решать когнитивная нейронаука. Над некоторыми из них люди задумывались издавна (например, связь психического и телесного), тогда как другие возникли в результате современных экспериментов. В центре внимания в нашей книге находится проблема научного подхода к соотношению психики и мозга. Появление методов визуализации мозга побудило заново обратиться к многим вопросам (блок 1.4).

Когнитивная нейронаука сочетает психологию, нейронауку и биологию. Исторические корни этой дисциплины уходят в глубь веков к ранним документам, отражающим восточные и западные традиции. Современные исследования

Блок 1.4 Как изучать этот курс

Мы настоятельно рекомендуем вам при изучении карт мозга делать зарисовки и раскрашивать области мозга. Как известно, обучение требует активного участия. Это очень важно для данного курса. Необходимо внимательно читать текст, размышлять о прочитанном, задавать вопросы и обдумывать ответы. Помогают совместные занятия. Поскольку картина поверхности мозга очень сложна, особенно полезно делать зарисовки. Материал для графических упражнений есть в конце большинства глав.

Традиционный метод обучения включает препаровку мозга овцы и лягушки. Это эффективно, потому что студент имеет дело с реальным мозгом. Постарайтесь пойти к изучению текста и графического материала книги так, как будто перед вами находится настоящий мозг, только без повреждения живого организма. На наших рисунках показаны разные анатомические уровни и иллюстрируются наиболее важные эксперименты.

Мозг — это емкое трехмерное образование, которое в результате миллионов лет эволюции сконцентрировалось до малых размеров. Он получает данные о самом себе и внешней среде подобно тому, как мы узнаем устройство города, совершая прогулки и поездки, запоминая основные ориентиры, посещая дальние переулки и отдельные дома. Эта книга послужит для вас путеводителем, сообщая об ориентирах и о жизни обитателей.

Главные пункты, существенные для обучения, сопровождаются иллюстрациями, схемами или экспериментальными данными. В последующих главах вы найдете описания клинических случаев поражения мозга, а также получите сведения о границах возможностей нормального мозга.

Наконец, следует разобраться в терминологии. Изучение анатомии мозга началось четыре столетия назад, когда международным языком науки был латинский. До сих пор названия многих структур мозга основаны на латинских и греческих словах. Например, в этой главе представлены виды коры больших полушарий сбоку («*lateral*»), по средней линии среза («*medial*»), снизу («*inferior*») и сверху («*superior*»). Эти четыре английских слова происходят от латинских «*lateralis, medialis, inferior, superior*» — боковой (латеральный), срединный (медиальный), нижний, верхний. Англичанам повезло в том отношении, что значительная часть словарного состава их языка основана на латыни, так что нетрудно находить ассоциации со знакомыми словами.

Вы легче выучите новые слова, если будете не просто повторять их, но и продумывать смысл. Тыльную часть мозга принято называть *дорсальной*, поскольку по-латыни «*dorsum*» — спина. Посмотрите на собаку или кошку — тыльная часть их головы является продолжением спины. Как мы уже отмечали выше, боковая сторона называется латеральной; следовательно, структуры, находящиеся на тыльной стороне и в то же время сбоку, обозначаются как *дорсолатеральные*. Мы будем объяснять составные термины по мере их упоминания.

При изучении анатомии студенты часто используют техники запоминания. Может быть, вы попробуете их и выберете самую подходящую для себя. Студенты-медики обычно зарисовывают изображения мозга, раскрашивая отдельные части рисунка. В принципе помогают любые активные ассоциации — подбирать рифмы для слов, создавать зрительные образы, находить аналогии. Может быть, вы вообразите мозг в виде автомобиля, ассоциируя определенные структуры с колесами или капотом. Пусть вас не смущает, если ассоциации окажутся нелепыми, лишь бы у вас возникла четкая мысленная связь между тем, что вам нужно запомнить, и тем, что вам уже известно. Так же как нет неподобающих вопросов, не бывает и глупых методик. Все дело в том, помогает вам это или нет.

Наконец, необходимый компонент обучения — это *самопроверка*, как при игре на музыкальном инструменте. Иначе мы склонны переоценивать себя. Имейте в виду, что способность узнавать слово еще не означает, что вы сможете *вспомнить* его, когда это понадобится. Если вам предстоит проверка знания терминов, нужно потренироваться, вспоминая их.

Полезно поискать в сети Интернет данные когнитивных экспериментов и визуализации мозга. Национальная медицинская библиотека США (NLM) размещает в открытом доступе базу данных, которая содержит рефераты десятки миллионов публикаций. *PubMed* даст ответы на любые вопросы научного и клинического характера. Существуют прекрасные сайты по анатомии мозга, а также много сайтов, демонстрирующих фундаментальные когнитивные и перцептивные явления.

посвящены темам, которые были недоступны всего лишь несколько лет назад. Для студентов открываются новые профессиональные направления. Возникают практические приложения в сферах образования, медицины, психотерапии. Самые сложные задачи не решены, но чувствуется волнующая атмосфера ожидания. Сведения о новых открытиях поступают быстрее, чем когда-либо прежде.

В этой главе мы хотели дать общее представление о комплексном изучении психических явлений и мозга. Сейчас уже есть результаты визуализационных исследований мозга в связи со зрением и слухом, обучением и памятью, осознаваемыми и неосознаваемыми процессами, зрительными образами, внутренней речью. Наука получила поистине исключительные возможности. В большинстве визуализационных исследований мозга используются стандартные когнитивные задачи, что способствует интеграции поведенческих и нейрологических данных. Практический выход для сведений о деятельности мозга в нормальных и в патологических условиях чрезвычайно велик.

Когнитивная наука стремится осмыслить поток новых фактов. В этой главе даны общие исходные сведения. Наша цель — показать, что объединение представлений о психических и нейрологических процессах часто приводит к неожиданным и ценным результатам.

7.0. Задания и упражнения к главе 1

7.1. Контрольные задания

1. Назовите три явления в мозге, для которых характерны малые пространственные размерности.
2. Назовите три явления в мозге, для которых характерны малые временные размерности.
3. Какие представления о природе психики преобладали в XIX в.? В начале XX в.?
4. Каковы главные различия между бихевиоризмом и когнитивной психологией?
5. Какое влияние оказали на развитие психологии такие физиологи, как И. П. Павлов?
6. Расскажите о возможностях взаимодействия между психологией и наукой о мозге.

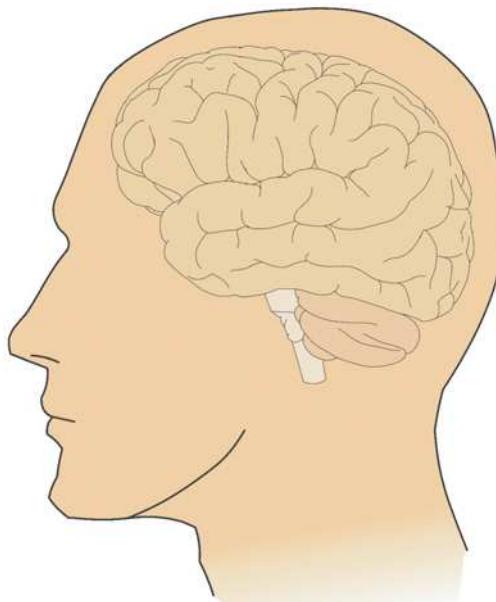
7. В чем трудности научного исследования поражений мозга?
8. Каково соотношение между подходом с позиций «психического» и «соматического»? Что представляет собой философский натурализм?
9. В своей повседневной жизни отдаете ли вы себе отчет в том, что пользуетесь внутренней речью? А зрительными образами? Если да, то в каких случаях? Если нет, то в каких ситуациях подобные явления все же могли бы произойти? (Учтите существенные индивидуальные различия зрительного воображения; спонтанные зрительные образы возникают не у каждого человека.)

7.2. Графические упражнения

Мы настоятельно рекомендуем использовать зарисовки и раскрашивание как методику, помогающую запоминать местоположение мозговых структур.

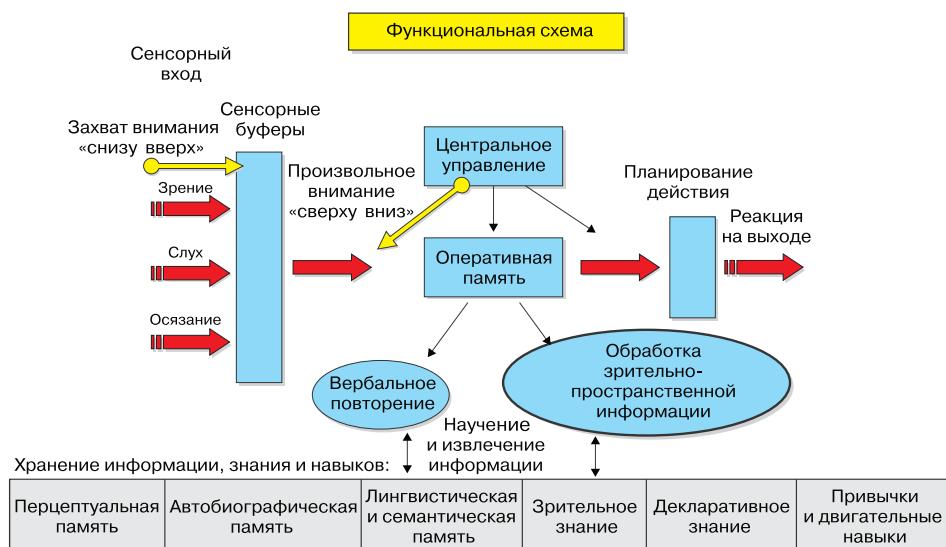
Представленная здесь схема поможет вам, когда вы будете рисовать и раскрашивать области мозга, перечисленные далее. Многие считают полезным закрашивать одну и ту же область постоянным цветом, это способствует образованию ассоциаций между определенной структурой и цветом. Страйтесь включать все виды памяти.

1. Основные доли мозга (внешний вид справа и слева).
2. Названия основных долей.
3. Где расположена зона Брока? Зона Вернике? Их главные функции?
4. Какая анатомическая структура соединяет эти две зоны?
5. Нарисуйте схему мозга, вид слева, обозначьте основные доли.
6. Какие области ассоциируются со зрением? С речью? С управлением?



По-видимому, наш мозг должен сначала независимо сформировать образы признаков, прежде чем мы сможем найти их в реальных объектах... Знание не может возникнуть на основе одного лишь опыта, оно создается только в процессе сопоставления результата интеллектуальной деятельности с наблюдаемыми фактами.

Альберт Эйнштейн (1949)



Функциональная схема, используемая на протяжении всей книги, сочетает две классические модели когнитивного (познавательного) процесса (Baddeley, Hitch, 1974; Atkinson, Shiffrin, 1968). Две желтые стрелки символизируют произвольное внимание (реализуемое по принципу «сверху вниз») и спонтанное внимание («снизу вверх»). В нижней части рисунка представлены долговременная память, знания, навыки. Центральное место на схеме принадлежит рабочей памяти согласно модели Баддели. В гл. 8 добавится понятие «сознательная когнитивная деятельность» для обозначения явлений, которые происходят в мозге, например при осознаваемом восприятии текста на лежащей перед вами странице (Baddeley, 2002). Хотя схема имеет самый общий характер, ее достоинство в простоте и широком подходе. Она дает первоначальное представление о функциях психики и мозга.

Глава 2

Концептуальная структура когнитивной нейронауки

Содержание

1.0. Введение	69
2.0. Классическое понятие оперативной памяти	71
2.1. «Внутренние чувства»	72
2.2. Выходные функции	74
2.3. Один краткий миг...	74
2.4. Случай Клайва Уэйнинга с позиций функциональной схемы	78
2.5. Роль мгновенной памяти	79
3.0. Ограничность функциональных способностей	81
3.1. Границы выполнения двойных задач	81
3.2. Некоторые функциональные способности мозга имеют широкие границы	84
3.3. Почему функциональные способности могут быть столь ограниченными?	85
3.4. Оценка оперативной памяти	86
4.0. Внутренние и внешние чувства	89
4.1. Глаз, ухо и голос психики	90
4.2. Психические образы формируются в зрительных областях коры мозга	92
4.3. Идентична ли внутренняя речь внешней речи?	92
4.4. Только ли один вид оперативной памяти?	93
5.0. Центральное управление	93
5.1. Исполнительная реакция и автоматизм	96
5.2. Управляемое и спонтанное внимание	98
6.0. Действие	100
7.0. Консолидация кратковременных событий в долговременную память	104
7.1. Оперативная память — результат активации постоянной памяти?	106
8.0. Заключение	107
9.0. Задания и упражнения к главе 2	108
9.1. Контрольные задания	108
9.2. Графические упражнения	109

1.0. Введение

В этой главе рассматривается концептуальная схема, которая существенно облегчит структурирование когнитивной нейронауки. Хотя согласие достигнуто не по всем вопросам, схема позволяет объединить значительную часть нейробиологических и психологических данных. С учетом сложности когнитивной нейронауки схема будет полезна в процессе усвоения материала.

На схеме (с. 68), а также на рис. 2.1 показана ассоциация некоторых областей коры больших полушарий с определенными функциями. Как мы увидим далее, каждый компонент нашей схемы (с. 68) основывается на комплексных данных — психологических и нейробиологических. Однако мы не настаиваем на том, что приведенная схема является единственным вариантом толкования фактов. По тем пунктам, где существуют разногласия, мы приведем доводы за и против.

В этой главе мы коснемся всех аспектов функциональной схемы. Более подробное обсуждение каждого ее компонента вы найдете в последующих главах.

На левой части схемы (с. 68) обозначены сенсорные системы. Каждая из них начинается миллионами периферических рецепторных клеток (например, нейроны сетчатки в глубине глаза). Все сенсорные пути заканчиваются в задней половине коры больших полушарий (рис. 2.1). Считается, что информация,

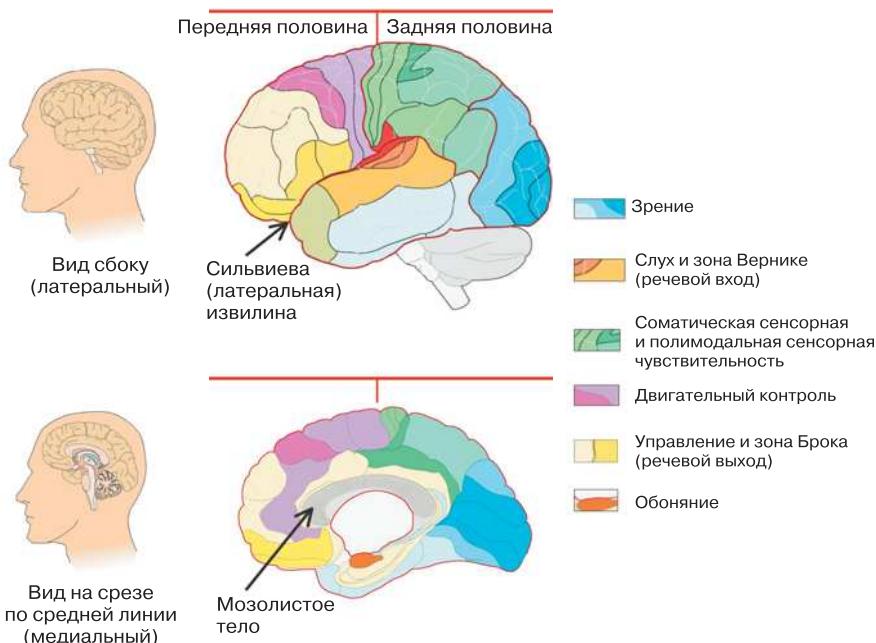


Рис. 2.1. Основные функции коры больших полушарий человека. В верхней части рисунка представлен вид коры снаружи сбоку (латеральный), внизу — на сагиттальном срезе по средней линии. Запомните основные функциональные зоны (они окрашены на рисунке в различные цвета), чтобы легче понимать последующий текст книги. Вверху и внизу справа показаны сенсорные области коры: задняя кора, включая затылочную (зрительные зоны) и часть верхней височной коры (слуховые зоны). Представительства соматической чувствительности находятся непосредственно позади центральной борозды (светло-зеленый цвет). Слева от центральной борозды расположены двигательные отделы (розовый цвет), а перед моторной корой — предфронтальная кора, выполняющая функции управления. Таким образом, кору мозга удобно подразделить (по крайней мере, в первом приближении) на заднюю половину, где содержатся входные области, и переднюю половину с выходными областями. (На этом рисунке не показаны подкорковые области, а также проводящие пути между областями входа и областями выхода.) (См. гл. 5.) (Источник: рисунок Shawn Fu.)

соответствующая каждой из классических сенсорных модальностей, способна в течение короткого времени сохраняться — так называемый *сенсорный буфер*. (В русскоязычной литературе термин «буфер» иногда заменяют на «регистр» — *Прим. ред. перев.*) Изучение зрения и слуха продолжается более чем два столетия, так что об этих органах чувств известно многое. Достаточно хорошо исследованы и такие виды соматической чувствительности, как осязание, боль и проприоцепция. Однако хотя обоняние и тактильная чувствительность — эволюционно наиболее древние сенсорные модальности, сведения о них менее подробны. До сих пор обнаруживаются прежде неизвестные формы чувствительности, в частности связанные с циркадными ритмами, с пищеварением, даже с половой и репродуктивной функциями.

Восприятие сенсорных стимулов может усиливаться при *избирательном внимании* (см. схему на с. 68, две желтые стрелки). Как показывает схема, включение внимания может произойти по принципу «снизу вверх» («bottom-up»), когда сенсорный сигнал поступает на вход внезапно — при вспышке света, неожиданном звуке или невольном взгляде на чье-то лицо. Мы можем также переключать внимание произвольно, по принципу «сверху вниз» («top-down»), например, если вам предложат посмотреть или послушать что-то интересное. Хотя продолжается дискуссия относительно участия конкретных областей мозга в избирательном внимании, появились сведения, что области коры, обеспечивающие зрительное внимание, в существенной мере перекрываются с зонами, которые управляют движениями глаз (см. гл. 8).

На упомянутой схеме не обозначены осознаваемые действия, однако, как мы увидим в гл. 8, между избирательным вниманием и сознательным восприятием существует тесная связь.

2.0. Классическое понятие оперативной памяти

В средней части схемы (с. 68) показаны классические компоненты оперативной (рабочей) памяти (Baddeley, Hitch, 1974; Baddeley, 2002), которые подробно изучаются в течение трех последних десятилетий.

В высших отделах мозга находится *центральное управление* оперативной памятью — предмет текущих исследований. Вначале центральное управление рассматривалось применительно к задаче обучения. Однако по мере углубления сведений о лобных долях коры выяснилось, что их управляющее влияние распространяется на все аспекты произвольной деятельности (например, данные Luria, 1976; Goldberg, 2001; см. гл. 8 и 11). В описаниях функций этих центров коры нередко фигурирует метафора «генеральный директор». Обратимся к примеру.

В чем состоит роль управляющего крупной компании, который контролирует всю ее деятельность? Он определяет цели и планы, организует работу компании, направленную на достижение этих целей, устанавливает сроки начала и завершения конкретных действий, время перехода к другим действиям или прекращения всякой деятельности.

Руководитель ориентирован на *будущее* и на *достижение цели*; чтобы добиться результата, он должен обладать *гибкостью* и *адаптивностью*. Именно эти характеристики личности зависят от префронтальной области коры больших полушарий человека (Mateer *et al.*, 2005; курсив автора книги).

Префронтальная зона соответствует передним участкам лобных (фронтальных) долей коры и находится перед моторными зонами (которые на рис. 2.1 обозначены ярко-красным цветом). На рис. 2.1 префронтальные области окрашены в бежевый и желтый цвета (вверху — вид полушария мозга снаружи сбоку, внизу — вид изнутри). Обратим внимание, что центр Брука (впервые обнаруженный в XIX в.) морфологически входит в состав префронтальной коры. Некоторые управляющие функции принадлежат также моторным зонам в боковой части каждого полушария (розовый цвет на рис. 2.1), хотя их роль сужена по сравнению с той, которая свойственна классической префронтальной зоне. Обозначенные границы нельзя считать абсолютными, но они удобны в качестве первого приближения. В дальнейшем тексте (см. гл. 12) управляющая роль коры мозга будет рассмотрена подробнее.

Под центральным управляющим блоком на схеме (с. 68) расположен элемент *оперативного хранения* информации. Считается, что функцию оперативной памяти обеспечивают медиальная височная область и префронтальная кора мозга. Оперативное хранение информации динамично, поскольку в нем участвуют активные популяции нейронов — так называемые *клеточные ансамбли*, при консолидации активности которых формируется долговременная память. Вследствие динамичности хранения информации оперативная память более уязвима, чем постоянная.

2.1. «Внутренние чувства»

Ниже блока оперативного хранения информации на схеме находятся блоки двух видов «внутренних чувств» — *верbalного повторения* и *обработки зрительно-пространственной информации*. Они постоянно взаимодействуют с блоками длительного хранения информации (показаны серым цветом внизу). Сейчас считается, что термин вербальное повторение — это синоним понятия внутренняя речь. А именно в период бодрствования человек почти все время разговаривает сам с собой (Luria, 1976). Внутренняя речь нужна не просто для повторения и запоминания информации, мы таким образом постоянно обсуждаем наши «текущие заботы». При этом функция голосового тракта заторможена и внутренняя речь не озвучивается (Singer, 1993). Поскольку в этот процесс вовлечены богатые языковые возможности человека, внутренняя речь непосредственно связана с *лингвистическим* и с *семантическим* компонентами длительного хранения информации (блоки в нижней части схемы).

Основные особенности вербального повторения легко продемонстрировать на задачах мгновенной памяти, например когда человек хочет запомнить номер телефона или список предстоящих покупок. Как можно ожидать из материала гл. 1, внутренняя речь происходит с участием центров Брука и Вернике (см. рис. 2.1, желтые и оранжевые области). Однако области, которые связаны с речью, выходят далеко за пределы традиционных зон Брука и Вернике. Как мы увидим далее, в обеспечение семантики при формулировании абстрактных концепций вовлекаются также височные и лобные доли.

Система обработки зрительно-пространственной информации имеет отношение к нашей способности временно сохранять зрительные и пространственные образы, например место парковки автомобиля или путь от дома до бакалейного магазина. Зрительные образы нетрудно продемонстрировать, если, скажем, попросить человека, чтобы он представил себе входную дверь в его дом, а потом спросить его,

с какой стороны расположена дверная ручка. Даже человек, не наделенный ярким воображением, обычно «видит» ручку на правой или левой стороне своей воображаемой входной двери. Косслин и другие выявили много нейробиологических и поведенческих черт сходства между зрительными образами и зрительным восприятием (например, Kozhevnikov *et al.*, 2005). По мнению этих авторов, зрительные образы в принципе зависят от совокупности центров зрительного восприятия (синие области на рис. 2.1).

Вместе с тем в формирование зрительно-пространственной картины также вовлекается более абстрактная и *перекрестно-модальная* (связанная с различными видами чувствительности) информация. Мы можем с закрытыми глазами на ощущать идентифицировать предмет, даже если мы никогда раньше не прикасались к нему. Очевидно, между центрами зрительного и тактильного восприятия существует перекрестная передача информации. Такой перекрестный поток информации ассоциируется с теменной корой (на рис. 2.1 показана зеленым цветом), которая выполняет функцию «куда направить», в отличие от функции «что направить», осуществляющей зрительными центрами нижнего уровня. Слуховая чувствительность тоже имеет пространственный компонент: мы достаточно точно можем с закрытыми глазами определить, откуда поступают звуки, особенно если в них есть быстрые высокие составляющие (например, чириканье воробья). Итак, каждая сенсорная система начинается с домен-специфического восприятия зрительных, слуховых, тактильных стимулов, но вскоре входит в состав общего полимодального пространства — среды, окружающей наш организм.

В обработке зрительно-пространственной информации и вербальном повторении участвуют умственные способности, благодаря которым мы запоминаем новые слова, новые лица, пространственные характеристики (например, на каком перекрестке следует повернуть направо) и т. д. Эти повседневно реализуемые способности возникли на основе эволюции языка и восприятия пространства. Вероятно, «внутренние чувства» участвуют также в обонянии и вкусе, соматической чувствительности, боли и удовольствии и т. д. Показано, например, что при ожидании боли активируются те же области мозга, которые активны при реальных болевых ощущениях. Однако наиболее подробно изучены вербальная и зрительно-пространственная «внутренняя чувствительность». На них мы и сосредоточимся.

В нижней части схемы (с. 68) представлены блоки долговременной памяти. Здесь хранятся автобиографические эпизоды, разнообразные знания, привычки. Такая информация после ее перехода в долговременную память становится бессознательной. Однако она постоянно взаимодействует с текущей деятельностью.

Все части системы работают в сотрудничестве с другими, но иногда могут и конкурировать между собой. Например, между зрительными и слуховыми стимулами возникает конкуренция, если они не интегрируются в единое переживание. Хороший пример — нарушение синхронности между зрительным изображением и звуком при показе кинофильма. Если несовпадение между зрительным и звуковым треками превышает одну десятую долю секунды, восприятие каждого из них нарушается. При синхронизации треков они объединяются на уровне восприятия (McGurk and MacDonald, 1976). Мы относим речь к тому персонажу, артикуляция которого соответствует издаваемым звукам.

2.2. Выходные функции

На правой стороне схемы (с. 68) представлены компоненты выхода: *центральное управление, планирование действия и двигательный выход*. Наиболее выразительный пример — произвольные двигательные функции, особенно управление скелетными мышцами, т. е. мышцами туловища, головы, лица. Мы не можем произвольно контролировать сокращения гладких мышц пищеварительного тракта, кровеносных сосудов или желез, выделяющих жизненно важные гормоны. Давно известно, что система регуляции этих физиологических функций не зависит от произвольного контроля, поэтому она называется *автономной (или вегетативной) нервной системой*. Автономная нервная система анатомически отделена от системы произвольного контроля движений, центры управления которой находятся в лобных долях коры мозга.

Человек произвольно контролирует и некоторые психические функции. Примеры — верbalное повторение и мысленное переворачивание зрительных образов. Если вы представите себе кухонный стул, вы можете в своем воображении перевернуть его сиденьем вниз. Во время таких воображаемых действий активируются моторная, пространственная (теменная) и зрительная области коры мозга. Поскольку эти задачи осуществляются произвольно, управление принадлежит, по-видимому, префронтальным областям.

Далее мы увидим, как можно использовать функциональную схему при рассмотрении трагического случая поражения мозга, когда человек лишился способности переводить мгновенную информацию в долговременную память.

2.3. Один краткий миг...

Это случилось в Великобритании в 1985 г. Молодой перспективный музыкант Клайв Уэлинг вдруг забыл, как зовут его жену. В тот же день он не смог вспомнить имена своих двух детей (рис. 2.2). Незадолго до этого состоялось официальное бракосочетание Клайва и Деборы, однако он не помнил и этого. Его состояние, которое было перманентным, возникло неожиданно после сильнейшей головной боли и высокой температуры, продолжавшихся два дня. За это время вирусная инфекция нарушила области мозга, необходимые для формирования памяти. Уэлинг был поражен хронической амнезией с полной потерей *эпизодической памяти* (о событиях прошлого) и частичной утратой *семантической памяти* (способности понимать смысл некоторых понятий) (Wilson *et al.*, 1995). Что особенно важно — он перестал усваивать новую информацию. Его жизнь, как позднее выразилась Дебора, внезапно сузилась до «одного краткого мига», без прошлого и будущего.

Клайв Уэлинг стал на 20 лет объектом сообщений, исследований, документальных телевизионных передач. Этот случай особенно драматичен, если учесть, что Уэлинг не изменился как личность. Он полностью осознает окружающее, читает и пишет, поддерживает беседы на сиюминутные темы. Он даже дирижирует своим небольшим хором при исполнении тех классических произведений, которые знает с прежних времен. Это человек с сильными переживаниями, может быть, даже более эмоциональный, чем прежде, особенно в проявлении чувств к своей жене Деборе.

Клайв Уэлинг существует вечно настоящем времени. В течение первых восьми лет он каждый день в больничной палате заполнял дневник, пытаясь

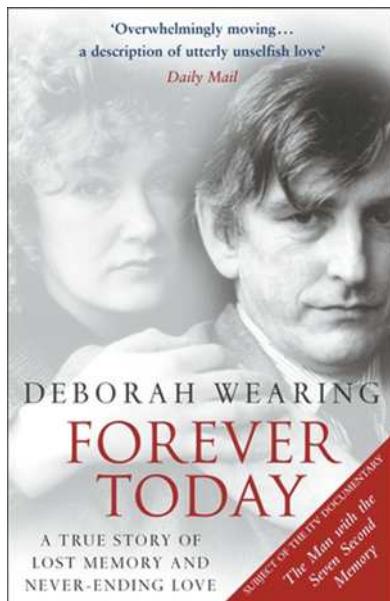


Рис. 2.2. Клайв Уэлинг (и его жена Дебора), портрет на обложке книги Деборы Уэлинг. После двустороннего поражения гиппокампа (а также частичного поражения лобных долей) Клайв Уэлинг сохранил способность играть на фортепиано и дирижировать исполнением музыкальных произведений, которые он знал до своего заболевания. При этом он не мог запоминать новые эпизодические (сознаваемые) события. Сохранение осознаваемой информации продолжалось у него в течение 10–20 с, следовательно, мгновенная память, по-видимому, не была нарушена. Однако катастрофически пострадало эпизодическое научение, т. е. переход осознаваемой информации в долговременную эпизодическую память. (Источник: Wearing, 2005.)

вернуть то, что он называет своим сознанием. Через каждые несколько минут он отмечал время суток, восклицая: «Вот теперь я, наконец, пришел в сознание!» Вскоре он зачеркивал предыдущую запись, полагая, что на самом деле не находился в сознании, поскольку не может вспомнить тот момент. Все это повторялось тысячи раз, с заполнением множества дневников. Когда его навещали жена или друзья, он обращался к ним так, как если бы никогда не видел их раньше: эти люди были знакомы ему, но он не мог назвать их. Если они выходили из комнаты на несколько минут, Уэлинг уже не помнил, что недавно они были здесь. Даже теперь, встречаясь с Деборой, он считает, что давно не видел ее (синдром известен как синдром Корсакова. — Прим. ред. перев.). Историю Клайва и Деборы Уэлинг можно прочитать в книге, которую написала сама Дебора (Wearing, 2005).

О Клайве Уэлинге в личностном отношении известно больше, чем о других людях с аналогичным поражением мозга. Что касается научных исследований, то наиболее подробно они были проведены в случае пациента, известного под инициалами ХМ (Scoville and Milner, 1957). В 1950-е гг. было мало лекарственных средств от эпилептических припадков. При тяжелой неконтролируемой эпилепсии применялось в качестве крайней меры хирургическое удаление части височной доли. У пациента ХМ были удалены с обеих сторон гиппокамп и часть окружающей его ткани медиальной височной доли (рис. 2.3). Подробное наблюдение в течение нескольких десятилетий показало, что ХМ не запоминал новые автобиографические эпизоды, т. е. потерял память об осознаваемых событиях. Вместе с тем ХМ сохранил процедурную память — способность приобретать новые сенсомоторные навыки. Так же как Клайв Уэлинг, ХМ не утратил возможность понимать, что говорят и что происходит вокруг него. Следовательно, у него не было серьезного повреждения *семантической памяти* — способности понимать смысл явлений.

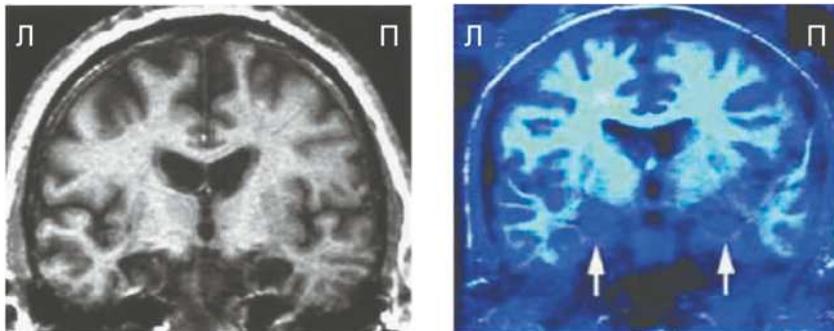


Рис. 2.3. Повреждение гиппокампа у пациента ХМ (результаты томографического исследования). Слева: коронарный срез мозга ХМ, от одного уха до другого. Справа: срез нормального мозга для сравнения; две стрелки указывают местоположение гиппокампа в одном и в другом полушарии. Гиппокамп трудно визуализировать на поперечных срезах, так как он образует загиб и скрыт внутри височной доли (см. рис. 2.4). В мозге ХМ на месте удаленных гиппокампов образовались полости с жидкостью; на томограммах они выглядят как темные участки. (Источник: Hodges and Graham, 2001.)

Представление о кардинальных различиях между автобиографической (эпизодической), процедурной и семантической памятью возникло в результате многолетних исследований, в которых участвовали пациенты с поражениями мозга и здоровые люди, а также проводились эксперименты с повреждениями мозга у животных. Наряду с этими видами памяти наш мозг обладает обширной *перцептуальной памятью*, т. е. человеку свойственны длительные изменения способности воспринимать окружающий мир. Например, новые возможности перцептуальной памяти могут быть задействованы, когда человек обучается различать музыкальные инструменты во время прослушивания новой песни. По мере того как ребенок растет, он начинает воспринимать звуки речи, постоянные зрительные объекты, различать лица и голоса — все это происходит благодаря перманентной перцептуальной памяти. У Клайва Уэринга не пострадала развитая у него до болезни способность воспринимать музыку и

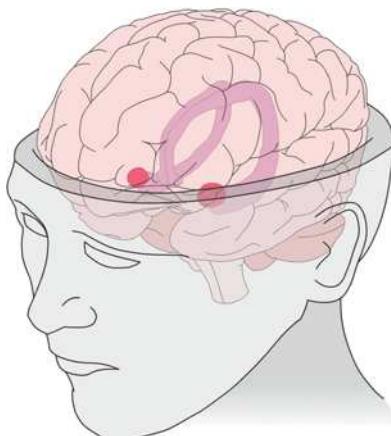


Рис. 2.4. «Виртуальное изображение» гиппокампа правой и левой височных долей при «взгляде насквозь» через кору мозга. Красным цветом обозначены миндалины; они играют принципиально важную роль в эмоциях. Соседние области медиальной височной доли необходимы для обеспечения памяти (см. рис. 2.5)

получать от нее удовольствие. (Опытные музыканты, у которых натренирована перцептуальная память по отношению к музыке, воспринимают больше аспектов музыкального произведения, чем новички.)

Существуют и другие долговременные способности. Люди обладают обширными знаниями о своем родном языке, культуре и окружающем их мире. Образованный носитель английского языка понимает примерно 100 000 слов, каждое из которых связано с сетью ассоциированных знаний. Мы обладаем навыками грамотного письма, изложения своих мыслей, межличностного общения. По большей части это знание является бессознательным в любой конкретный момент времени (Bargh *et al.*, 2006). По имеющимся сведениям, у Клайва Уэринга лингвистическое и семантическое знания не изменились, даже при таком серьезном поражении мозга.

Человек обитает в богатом визуальном мире, о котором нам известно многое. Так, мы знаем, что яйцо может упасть со стола и разбиться, но немыслимо, чтобы стол падал с яйца. Нелепость второго высказывания соответствует нашему бессознательному знанию о зрительно воспринимаемом мире. У нас нет причин для вывода о нарушении зрительного мира Клайва Уэринга и пациента ХМ.

Наконец, существует *декларативное знание*, т. е. способность человека вспоминать факты и мнения. Сюда относится то, что мы выучили в школьные годы и «заявляем» как неоспоримое утверждение: «Китай — большая страна», «Кит — морское млекопитающее» и т. д. Такое ранее приобретенное декларативное знание тоже не страдает при повреждении гиппокампа. Судя по всему, у пациентов, подобных ХМ и Клайву Уэрингу, сохраняются *предсуществующие* знания и память. И тем не менее, как пишет Дебора Уэлинг, жизнь ее мужа была разбита. Величайшим лишением стала утрата способности сохранять в памяти повседневную информацию и извлекать ее.

Несмотря на продолжающуюся дискуссию относительно функции самого гиппокампа, нет сомнений относительно важной роли гиппокампальной формации, расположенной в медиальной височной доле (рис. 2.4 и 2.5). Теперь «медиальная височная доля» и «гиппокампальная формация» считаются единой структурой. Отметим, что каждый из двух гиппокампов (в правой и левой височных долях) представляет собой сложное образование в виде двойной петли; два гиппокампа соединены поперек средней линии мозга.

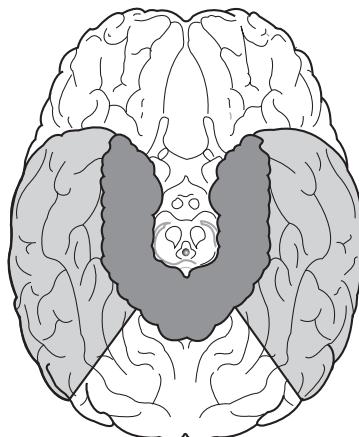


Рис. 2.5. Вид мозга снизу; показано, какие участки были хирургически удалены у пациента ХМ. Сейчас считается, что для минимального срока сохранения информации необходим не только гиппокамп, но, по-видимому, вся область медиальной височной доли (на рисунке окрашена). Термин «медиальная» относится к средней линии мозга, идущей спереди назад

Медиальную височную долю удобнее различить, если смотреть на основание мозга снизу — это еще один вариант изображения мозга, где нужно уметь ориентироваться. Мозг — высокоорганизованный орган, эволюционное развитие которого продолжалось сотни миллионов лет, причем он представляет собой очень компактное образование. Учитывая это, важно научиться распознавать такую структуру, как гиппокамп, при взгляде с двух-трех позиций (рис. 2.5).

Подобно пациенту с расстройством речи, исследованному Броком в 1860-е гг., пациент ХМ является собой один из классических случаев в истории науки; ему посвящено более сотни научных публикаций. Случай ХМ и других пациентов чрезвычайно интересны в научном плане, тогда как ситуация Клайва Уэлинга дает богатый материал в личностном контексте. Дебора Уэлинг провела многолетнюю работу, благодаря которой о последствиях поражения гиппокампа узнал широкий круг людей (Wearing, 2005). Обстоятельства личной трагедии таких пациентов дают нам принципиально важные сведения о психике и мозге.

Каждый из двух гиппокампов (по одному в правом и в левом полушариях) представляет собой вытянутую петлю в глубине височной доли. Гиппокамп и соседние структуры медиальной височной доли не видны при взгляде на мозг снаружи, но они совершенно необходимы для запоминания информации, ее обработки и извлечения из памяти.

2.4. Случай Клайва Уэлинга с позиций функциональной схемы

Пациент ХМ и Клайв Уэлинг лишились способности переносить в память сиюминутно поступающую информацию. На структурной схеме (рис. 2.6) представлена гипотеза, объясняющая такого рода поражение. Прежде всего рассмотрим, какие функции *остались интактными* после поражения гиппокампа в обоих полушариях. У Клайва Уэлинга не пострадали сенсорные функции, в том числе восприятие музыки; сохранилось сознательное восприятие и центральное управление, а также двигательное управление (хотя возникли некоторые нарушения двигательной сферы, по-видимому, не связанные с поражением гиппокампа); не были затронуты некоторые виды долговременной памяти, за исключением полной потери способности запоминать и извлекать из памяти сведения о событиях собственной жизни; даже присутствует мгновенная память в течение примерно 10 с. Уэлинг прекрасно говорит и понимает речь. В большинстве тестов на уровень интеллекта он получает достаточно высокие баллы, кроме тестов, касающихся запоминания и извлечения автобиографической информации.

Клайв Уэлинг тяжело переживает свое состояние, т. е. он понимает, что произошло нечто очень серьезное. Для него также характерна высокая эмоциональность в отношениях с другими людьми. Именно то обстоятельство, что Клайв Уэлинг остался нормальной личностью, делает его ситуацию незаурядной и вместе с тем бесконечно трагической.

Итак, главные дефекты Клайва Уэлинга не относятся к большинству блоков функциональной схемы (рис. на с. 68). По-видимому, в его случае произошел разрыв прежде всего между переходом информации из мгновенной памяти в долговременную и обратно, т. е. между кодированием информации об осознаваемых событиях и ее извлечением (рис. 2.6).

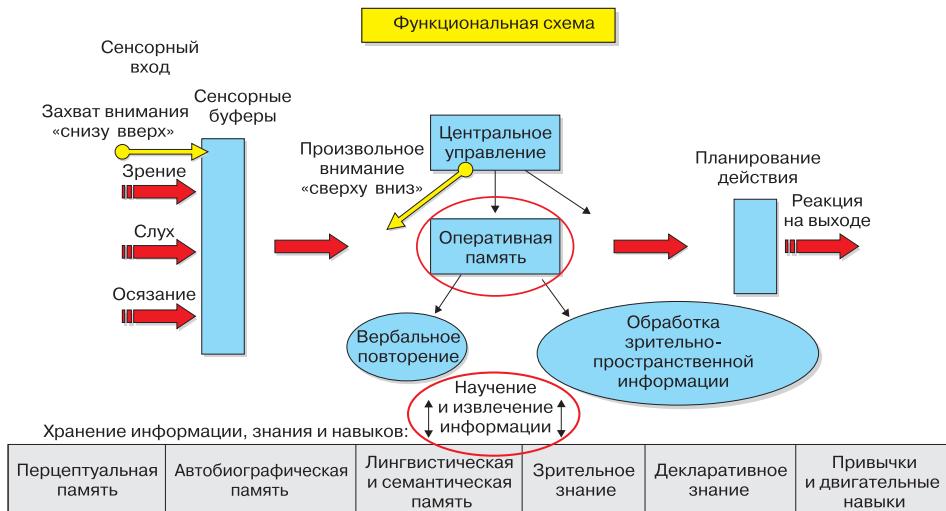


Рис. 2.6. Функциональная схема применительно к ситуации поражения медиальной височной доли. Отметим, что в классических случаях поражения медиальной височной доли большинство когнитивных функций сохраняется. Однако пациенты теряют способность преобразовывать для длительного хранения (запоминать) информацию о сознательном опыте и впоследствии извлекать ее (вспоминать).

2.5. Роль мгновенной памяти

Мгновенная память необходима даже при выполнении самых простых действий. Если вы не запомнили начало этого предложения, вы не сможете понять его конец. Чтобы прочитать предложение, нужно несколько секунд, следовательно, вы должны сохранить информацию в течение этого времени. Аналогичным образом, если информация, полученная при фиксации взора на одной точке, не сохранится в вашем мозге в течение всего периода сканирования остальной части зрительного поля, вы не сможете объединить отдельные элементы картины перед вашими глазами (рис. 2.7). Наконец, если вам нужно поесть, но вы не можете удержать в уме эту задачу в течение времени, достаточного для необходимых действий, вы можете остаться голодным. Исследования, проведенные в течение последних 50 лет, показывают, что мгновенная память участвует во всех сенсорных, двигательных и когнитивных функциях*.

Мы многое узнали из описаний случаев Клайва Уэринга и пациента ХМ. Изучение гиппокампальной формации остается актуальным направлением. Поскольку медиальная височная доля относится к филогенетически древнему обонятельному отделу мозга, составляющему значительную часть мозга первых рептилий и млекопитающих, она выполняет целый ряд разнообразных функций. Кроме того, в медиальной височной доле происходит конвергенция разных сенсорных модальностей.

Как мы увидим, долговременная память может локализоваться во многих отделах мозга. Возможно, это вся кора и даже подкорковые структуры — базаль-

* Есть данные также о существовании *промежуточной памяти*, продолжительность которой составляет несколько часов или дней, но не дольше: человек помнит, где он оставил свой велосипед, какие продукты предстоит купить на обед, как ориентироваться в новой среде, с кем и как он недавно общался (Delaney *et al.*, 2004).

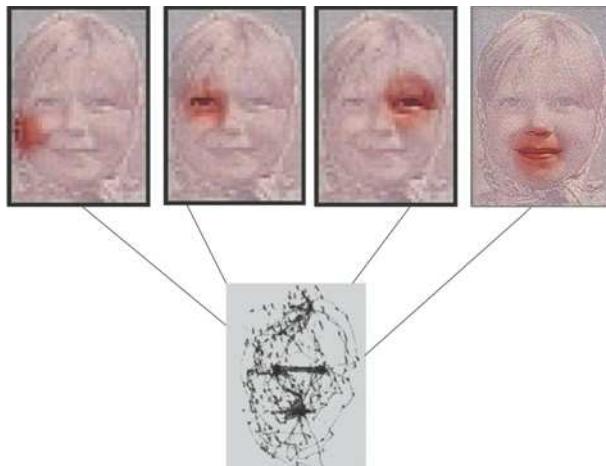


Рис. 2.7. Мгновенная память необходима, чтобы локальные изображения, фиксируемые в области центральной ямки глазного дна, интегрировались в единый осознаваемый образ. Мгновенная память участвует во всех когнитивных функциях. Глаз непрерывно совершает быстрые скачкообразные движения от одной точки к другой (саккады), останавливаясь лишь в течение долей секунды на особенно важных участках поля зрения. В каждой точке наиболее чувствительный участок сетчатки (центральная ямка) фиксирует маленький фрагмент информации, как это показывает классическая иллюстрация Ярбуса (Yarbus, 1967; модификацию выполнил Марк Дубин; воспроизведено с его согласия). Нижний рисунок отражает саккадические движения глаз и точки фиксации взора при рассматривании портрета девочки. Считается, что мозг запоминает каждый «снимок», сделанный центральной ямкой, планирует следующий быстрый скачок взора и объединяет все мелкие «снимки» в общую связную картину. Таким образом, для интеграции множества фрагментарных данных в единий сознательный образ требуется буфер мгновенной зрительной памяти. (Источник: M. Dubin, с разрешения.)

ные ганглии и мозжечок (см. далее). Однако почти все участки, которые показаны на рис. 2.1, являются эволюционно более новыми, это так называемая новая кора, *неокортекс* (противопоставляемая древней коре мозга рептилий и низших млекопитающих). В ходе филогенеза млекопитающих новая кора существенно увеличилась в размерах, особенно за последние три миллиона лет, в течение которых происходила эволюция приматов и человекообразных обезьян. Область гиппокампа называется «древней корой» — *пaleокортексом*. В то время как в неокортексе четко различаются шесть клеточных слоев, палеокортекс подразделяется только на четыре или пять слоев. У человека и других млекопитающих гиппокампальная формация постоянно сотрудничает с неокортексом, осуществляя по мере потребности кодирование, сохранение и извлечение информации.

Роль гиппокампальной формации может служить примером непрерывного взаимодействия функциональных способностей мозга, имеющих узкие или широкие границы. «Узкие функциональные способности» характерны для сознательных когнитивных процессов, избирательного внимания, кратковременной памяти и произвольного управления, а «широкие функциональные способности» — для долговременной памяти, часто практикуемых навыков, словарного запаса нашего языка. Далее эта тема обсуждается более подробно.

3.0. Ограниченнostь функциональных способностей

Несмотря на то что мозг человека содержит десятки миллиардов нервных клеток, его функциональные способности в некоторых отношениях существенно ограничены. Емкость кратковременной памяти (то, что мы способны мысленно повторить) равна примерно «семи элементам плюс-минус два» (этот знаменитый вывод сделал Джордж Миллер в 1956 г.). Такое число применимо к самым разнообразным элементам — цвету, количеству, коротким словам, музыкальным нотам, оценочным баллам и т. д. Однако есть несколько условий. Во-первых, сознательное восприятие каждого элемента должно происходить однократно; если это совершается много раз, информация переходит в долговременную память. Во-вторых, характеристики элемента *не должны прогнозироваться* исходя из уже имеющегося знания. Если мы предложим человеку запомнить принцип, например, формирования последовательности чисел 1, 5, 10, 15, 20, 25... (и т. д.), он сможет удержать в кратковременной памяти гораздо больший объем информации, так как ему достаточно помнить только правило. Если у нас нет возможности мысленно повторять элементы в кратковременной памяти, ее емкость падает с примерно семи элементов до менее четырех (Cowan, 2001).

Еще одна ограниченная функциональная способность — избирательное внимание. Первые исследования были проведены группой Дональда Бродбента с помощью метода дихотического слухового входа (рис. 2.8). В этом эксперименте испытуемый получал через наушники одновременно два канала речевой информации, которая различалась для одного и другого уха. Когда испытуемого просили «игнорировать» один из каналов и повторять поступающий текст без остановок, он слышал только другой канал. То же самое происходит, если, например, слушать новости сразу по двум радиоприемникам. При этом человек воспринимает текст только по одному каналу, хотя может улавливать звуки и по другому каналу.

Если учитывать размеры мозга, такие функциональные границы кажутся слишком узкими. Они удивительно малы, например, по сравнению с возможностями цифрового компьютера. Однако подобные ограниченные диапазоны свойственны не только кратковременной памяти или избирательному вниманию. В табл. 2.1 перечислены и другие функциональные явления с узкими границами возможностей.

3.1. Границы выполнения двойных задач

Современные персональные технические устройства в принципе позволяют человеку в одно и то же время обучаться, слушать любимую музыку и говорить по сотовому телефону. К сожалению, при попытках выполнять одновременно несколько дел эффективность снижается тем быстрее, чем больше число задач. Как правило, мы не способны параллельно осуществлять даже две сознательные задачи, например активно беседовать и управлять транспортным средством при интенсивном уличном движении. Если нет необходимости серьезно вникать в тему разговора, человек может в это же время вести автомобиль. Однако чем глубже наше сознание вовлечено в каждую из этих задач, тем значительнее конкуренция между их выполнением. Поэтому метод двойных задач нередко используется, чтобы оценить, в какой мере наши ограниченные способности

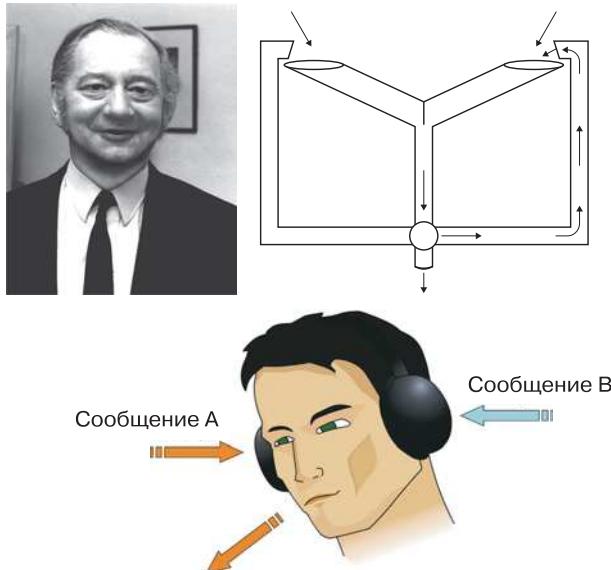


Рис. 2.8. Дональд Бродбент, исследователь избирательного внимания. Интерес к избирательному вниманию возобновился в 1950-е гг., когда Д. А. Бродбент начал свои впечатляющие эксперименты. Вверху: предложенный Бродбентом образ «воронки» демонстрирует функциональное ограничение емкости, подчеркивая тот удивительный факт, что наш относительно большой по объему мозг имеет узкие пределы избирательного внимания, сознательного восприятия и произвольного контроля. Предложенная Бродбентом задача избирательного слухового восприятия, когда одно и другое ухо одновременно получают разное сообщение, является классическим методом двойной задачи для исследования функций с ограниченными емкостями. (Источник: фотоснимок предоставлен Д. А. Бродбентом с разрешением для публикации.)

задействованы в выполнении задачи. При повышении уровня когнитивных запросов в связи с одной из задач происходит соответствующее снижение эффективности выполнения второй задачи. Таким образом, метод двойных задач очень важен в когнитивных исследованиях.

Как мы справляемся с проблемой ограниченности своих функциональных способностей? Есть по крайней мере два пути. Первый — *образование блоков информации*, сжатие большого количества информации в единый организованный элемент. Такими блоками являются многие слова. Представьте себе, к какому объему информации открывают доступ такие слова, как «мать», «школа», «любовь» и т. д. Существует много способов сжатия информации в блок. Будем надеяться, что при изучении материала этой главы вы сконцентрируете его по главным пунктам. Это хорошая стратегия, поскольку вы можете обобщить тысячи слов в виде нескольких десятков фраз.

Второй способ преодолеть ограниченность наших функциональных способностей — это практика, тренировка. Как известно, человек выполняет привычные задачи гораздо лучше, чем новые. Мозг решает новые проблемы довольно медленно; он делает много ошибок, выполняет поэтапно действия, которые можно было бы сделать в один прием. При выработке навыка выполнение задачи выходит за пределы области сознательного (Raaijmakers and Shiffrin, 1992;

Chein and Schneider, 2005). Например, человек с достаточным опытом видеоигр может одновременно разговаривать, тогда как новичку необходимо сосредоточиться на игре. Практический опыт позволяет снизить функциональные затраты на выполнение задачи.

Однако существуют и функциональные способности с широкими границами. Таковы некоторые когнитивные возможности (табл. 2.2).

Таблица 2.1
Функциональные способности с узкими границами

-
1. Ограниченнность восприятия при двойном входе. Согласно результатам исследований, проводившихся примерно в течение 50 лет, человек не способен сознательно воспринимать два разных одновременных потока информации.
 - а) Избирательное слуховое восприятие: одновременное поступление двух потоков слуховой информации.
 - б) Слепота вследствие дефицита внимания: подача на экран сразу двух конкурирующих изображений.
 - в) Бинокулярная конкуренция и ее варианты: разный зрительный вход для одного и другого глаза.
 2. Ограниченнность кратковременной памяти, в том числе способности удерживать вспоминаемую информацию.
 3. Неоднозначные стимулы и понятия, например кубик Неккера, слова с двояким толкованием и другие ситуации, когда вход можно интерпретировать по-разному.
 4. Конкуренция между разными признаками одного объекта, например цветовой тест Струпа (см. гл. 3).
 5. Поиск сочетанных признаков: например, нужно найти в сложной экспозиции объекты, одновременно обладающие заданными цветом и формой.
 6. Конкуренция между трудновыполнимыми задачами. Чем труднее две задачи для испытуемого, тем в большей степени выполнение каждой из них мешает выполнению другой. Максимальное число трудных задач, которые человек может выполнить в течение одного дня, является ограниченным (Muraven and Baumeister, 2000).
 7. Конкуренция между реакциями, т. е. между двумя разными планами осуществления реакции или реальными действиями (Pashler, 1989).
 8. Ограниченнность временной интеграции.
 - а) Пробел внимания: при просмотре быстро сменяющихся букв возможен «слепой» период в течение 200–500 мс после буквы-мишени.
 - б) Слепота в отношении смены изображения: если две визуальные картины разделены краткой вспышкой белого света, их смена может быть незаметной. В результате ограничивается восприятие последовательных событий.
 9. Ограниченнность поиска в долговременной памяти, например при подборе нужного слова.
 10. Концептуальная несовместимость и функциональная фиксированность. Человек затрудняется или не может понять «очевидную» проблему с непривычной для него точки зрения.
 11. Домен-специфические ограничения. Специфические модальности входа и выхода могут быть ограничены определенным участком тела. Примеры: (а) объекты воспринимаются как очень мелкие при высокой остроте зрения (если изображение фокусируется на область центральной ямки); (б) трудно действовать сразу двумя руками — допустим, похлопывать себя по голове и потирать область живота.

Таблица 2.2

Функциональные способности с широкими границами

1. Различные виды долговременной памяти.
 - а) Емкость эпизодической и автобиографической памяти составляет 10^9 бит (Landauer, 1986). Человек может вспоминать события, происходившие 50 и более лет назад: сцены из старых фильмов, случаи из детства, лица одноклассников и т. д.
 - б) Большая емкость семантической памяти на факты и понятия.
 - в) Значительная емкость процедурной памяти (на часто практикуемые навыки).
2. Словарный запас языка: образованный носитель английского языка распознает примерно 10^5 слов, с каждым из которых связана сложная сеть понятий, звуков, письменных обозначений.
3. Высокая сложность организации сенсорных и двигательных процессов.
4. Колossalное число нервных клеток, нервных связей и функциональных сетей мозга.

3.2. Некоторые функциональные способности мозга имеют широкие границы

На клеточном уровне кора мозга представляет собой грандиозную структуру — согласно недавним подсчетам, она содержит от 10 до 100 млрд нейронов. Снаружи мозг выглядит как сложное складчатое образование с множеством выступов и углублений, занимающее верхнюю половину полости черепа. Если бы удалось аккуратно развернуть обширную мантию, которую представляет собой кора мозга, получился бы покров площадью около трех квадратных футов (1 м^2), состоящий из шести слоев. В каждом слое находится бесчисленное множество нейронов с ветвящимися отростками; нейроны окружены вспомогательными клетками. Этот слоистый покров мозга подразделяется на миллионы вертикальных колонок. Таким образом, мы имеем дело с колossalной шестислойной трехмерной системой. Каждый слой коры мозга выполняет специализированную функцию — осуществляет вход, выход или внутренние коммуникации в пределах коры (см. гл. 3 и 5).

Нейроны коры соединены *аксонами* — нервыми волокнами, окруженными белой *миelinовой оболочкой*. На вертикальном срезе через кору мы видим в основном белое вещество, что позволяет судить об огромном количестве соединительных нервных волокон. Для невооруженного глаза кора представляется собой сферу, покрытую снаружи тонким слоем серого вещества — телами нервных клеток. Белое вещество образовано бесчисленными аксонами, которые идут от серых клеточных тел на большие расстояния и могут оканчиваться в коре противоположного полушария. Два полушария соединены, наподобие моста, массивным пучком волокон — мозолистым телом. По современным сведениям, оно состоит примерно из 200 млн волокон. Каждое из них передает электрохимические сигналы с частотой примерно 10 в 1 с, так что получается поток информации порядка 2 млрд сообщений в 1 с.

Большое число аксонов также входит в состав пучков, которые образуют в подкорковых структурах петлю и *возвращаются* в то же полушарие, откуда они вышли. Итак, между двумя полушариями и в пределах каждого из них идет огромный поток сообщений.

Горизонтальные волокна слоя I, верхнего из шести упомянутых слоев, густо переплетаются, наподобие войлока, накрывающего остальные слои коры. В то время как большинство дистантных коммуникаций коры осуществляется посредством длинных вертикальных выходных аксонов, волокна верхнего слоя образуют многочисленные горизонтальные связи; высказывается мнение, что для этого слоя характерно интенсивное распространение электрической активности.

Нейроны коры мозга связаны не только друг с другом. От них направляются длинные пучки волокон также к нервным центрам, расположенным под корой наподобие яиц в птичьем гнезде. Сюда относится *таламус* — важнейший транспортный узел, стратегический пункт управления, где происходит переключение почти всех сенсорных сигналов, идущих в кору. Массивные пучки волокон проецируются от коры к базальным ганглиям и мозжечку — структурам, которые необходимы для нормальных двигательных функций.

Когда человек утром просыпается, мозг переходит в состояние бодрствования. В его отделах возрастает скорость передачи сигналов и расширяются области активации, т. е. сигналы генерируются и устремляются к местам назначений. Когда наше внимание привлечено чем-то новым или неожиданным, в мозге спустя десятые доли секунды возникает волна электрического возбуждения. Это так называемый «вызванный потенциал, связанный с событием» (см. гл. 4 и Приложение Б).

Есть достаточно данных в пользу высокой степени функциональной специализации анатомических областей мозга (например, Luria, 1976; Geschwind, 1979a). Многие ученые представляют организацию коры мозга в виде совокупности дискретных функциональных единиц — «узловых модулей» (Mountcastle, 1978; Edelman and Mountcastle, 1978). Розин (Rozin, 1976) рассматривал эволюцию интеллекта как развитие способности реализовать эти специализированные функции в конкретных жизненных ситуациях. Например, новорожденный не умеет читать. Чтобы научиться этому, нужны годы, хотя у младенца спонтанно вырабатывается способность понимать речь других людей и говорить. Вместе с тем мы удивительно легко осваиваем замену слухового восприятия языка на зрительное, а также передачу языка не фонетически, а письменно. Это согласуется с результатами обучения языку жестов и чтению по азбуке Брайля. По-видимому, способность читать зависит от биологической преадаптации (имеются в виду «врожденные грамматики» Н. Хомского. — Прим. ред. перев.).

По мнению Розина и других авторов, функциональные способности мозга возникают в качестве специализированных приспособительных изменений. В то же время предполагается, что в течение жизни человека специализированные функции адаптируются к новым задачам.

3.3. Почему функциональные способности могут быть столь ограниченными?

Хорошо бы было выполнять сразу несколько дел. Почему же мозг с его десятками миллиардов нервных клеток так ограничен в некоторых своих функциях? Это нельзя объяснить только за счет *исполнительных органов*: один рот, чтобы говорить, две руки, чтобы держать предметы. Ограничения проявляются уже на уровне системы *ввода*, восприятия, так что проблема не в количестве устройств на выходе. Ограниченностю демонстрируется на примере неоднозначно толку-

емых изображений (кубик Неккера): в конкретный момент человек способен воспринять объект только в одной интерпретации.

Итак, ограничения обусловлены не тем, что эффекторная система может одновременно осуществлять только одну функцию. И проблема не в том, что мозг не обладает достаточными резервами для хранения и обработки информации — соответствующие возможности нервной системы таковы, что мы просто не в состоянии их описать. Некоторые ученые полагают, что ограниченность функциональных способностей заложена в том механизме, посредством которого сознание интегрирует деятельность многочисленных компонентов мозга в единое целое (Baars, 1988, 2002b; Edelman, 1989; Llinas and Pare, 1991). Функции с узкими границами непосредственно ассоциируются с сознательными действиями, тогда как функции с широкими границами обычно осуществляются на уровне бессознательного (см. табл. 2.1 и 2.2). Однако до сих пор не выяснено, почему происходит именно так.

3.4. Оценка оперативной памяти

На схеме с. 68 отражен блок классической оперативной памяти (Baddeley and Hitch, 1974; Burgess and Hitch, 1999; Baddeley, 2000). Концепция оперативной памяти возникла в когнитивной психологии несколько десятилетий назад, когда ученые начали понимать, как важна кратковременная память. Эта концепция способствует развитию представлений о когнитивной деятельности мозга. Этой тематике посвящено более десятка тысяч публикаций. Концепция оперативной памяти помогает раскрывать природу других явлений, таких как мысленные образы, язык, внутренняя речь, управляющие программы. Об оперативной памяти накопилось много психологических данных, а в течение последних десяти лет быстро расширяются сведения, составляющие ее нейробиологическую основу. Таким образом, изучение оперативной памяти открывает путь к тому, чтобы приблизиться к осмыслению сложнейших соотношений между психикой и мозгом.

По словам Cowan *et al.* (2005), «оперативная память — это комплекс психических процессов, посредством которых ограниченный объем информации удерживается в состоянии временной доступности для обслуживания когнитивной деятельности». Такое широкое определение оправданно. Оно отвечает представлению о сохранении в памяти временного доступа к ранее воспринятым данным нашего разнообразного опыта. Смысл понятия оперативной памяти существенно расширился с тех пор, как была предложена несколько иная формулировка (Atkinson, Shiffrin, 1968; Baddeley and Hitch, 1974). Однако общий смысл понятия оперативной памяти остается.

Заметим, что приведенное определение применимо к ситуациям не только верbalного повторения или зрительно-пространственного восприятия, но также, например, мысленного воспроизведения песенного мотива. Если мы передаем мелодию правильно и это подтверждается эмпирически, можем считать, что в оперативную память добавлен компонент «внутренней музыки». В мозге опытных музыкантов существует, очевидно, много приемов обработки нот и мелодий. Мысленно воспроизводить свои действия могут спортсмены, и это способствует улучшению их реальных результатов. Сейчас рассматриваются различные типы оперативной памяти — для движений глаз, эмоций и, может быть, даже для снов и фантазий. В самом общем смысле можно сказать, что

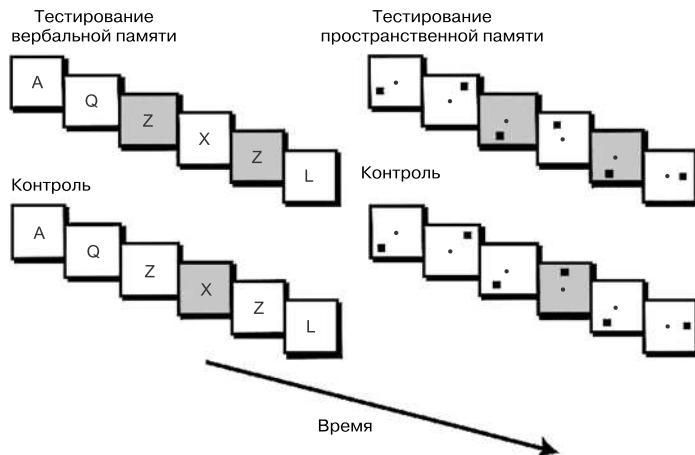


Рис. 2.9. Один из способов оценки оперативной зрительной памяти. Испытуемому последовательно предъявляют на нескольких сотен миллисекунд слайды с определенными фигурами. Спустя несколько секунд любой из этих слайдов может быть показан снова и испытуемый должен вспомнить или узнать исходную фигуру

оперативная память относится к разнообразным сенсорным модальностям. В пользу более широкого толкования базовых идей получено много нейробиологических и поведенческих данных.

Считается, что при избирательном внимании сенсорная информация поступает в оперативную память. Согласно приведенному выше определению (Cowan *et al.*, 2005), данные о запахе или вкусе «становятся временно доступными для когнитивной обработки». Если вы задержались на этом определении примерно в течение десяти секунд, оно находится в оперативной памяти. Нетрудно заметить, что вас отвлекают раздражители, в том числе ваши собственные мысли и ощущения, например прочтывание вот этой фразы. Таким образом, ваша способность думать на любую тему имеет ограничения. Поэтому можно говорить о «мыслительной оперативной памяти» («концептуальной оперативной памяти»), а также о зрительной или вербальной оперативной памяти.

В науке очень важны количественные оценки. Оперативная память измеряется с помощью разнообразных методов. На рис. 2.9 показано, как можно оценить зрительную оперативную память путем последовательного предъявления на доли секунды слайдов с определенными фигурами. Спустя несколько секунд любой из этих слайдов будет показан снова и экспериментатор попросит испытуемого вспомнить исходную фигуру или узнать ее. Показателем оперативной памяти служит правильность вспоминания или узнавания, а также скорость ответа (*время реакции*).

Такие несложные, но эффективные методики существуют в разных вариантах. Широко применяется методика *отсроченного сопоставления с образцом* (delayed match to sample, DMTS), когда испытуемый должен вспомнить, если предъявляемая ему фигура совпала с недавно показанным образцом. Методику можно использовать в экспериментах не только с взрослыми людьми, но также с младенцами или с животными.

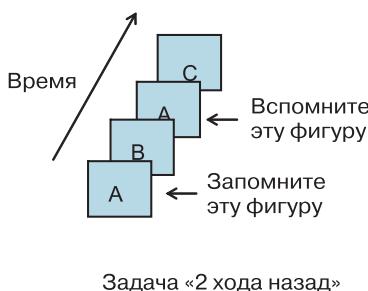
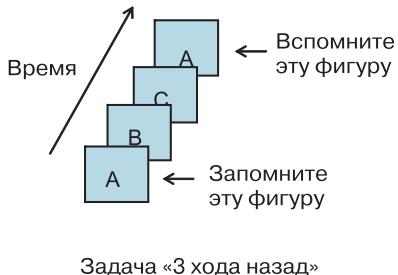


Рис. 2.10. Задачи « n ходов назад» для тестирования оперативной памяти. Испытуемый должен вспомнить фигуру, которая была показана после первого, второго или третьего слайда. Эта задача требует сосредоточенного внимания. С помощью фМРТ было обнаружено повышение активности в коре мозга по мере увеличения числа обратных ходов (см. рис. 2.11).

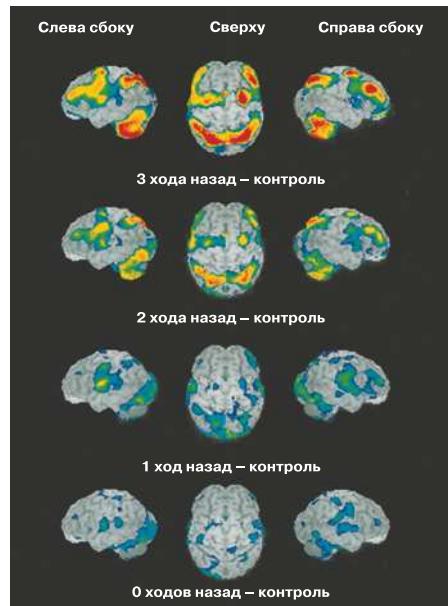


Рис. 2.11. Усиление активности мозга по мере возрастания нагрузки на оперативную память. На томограммах при выполнении задачи « n ходов назад» прослеживается значительное расширение вовлеченной области коры мозга по мере увеличения n от 0 до 3. В ситуации «0 ходов назад» испытуемый должен был просто назвать фигуру на показанном ему слайде. На томограммах более яркий цвет соответствует повышению уровня активности. (Источник: Smith and Jonides, 1997.)

Как оценить состояние мозга во время процесса оперативной памяти? На рис. 2.10 проиллюстрирована задача « n ходов назад» — одна из часто применяемых методик оценки оперативной памяти. Задача позволяет варьировать умственную нагрузку, и эти изменения отражаются на состоянии мозга. Задача требует усилий, хотя ее идея проста. В каждой серии стимулов испытуемый должен запомнить фигуру на последнем слайде — это очень легко. Однако после этого экспериментатор просит его вспомнить слово на *втором слайде с конца*, затем на третьем и т. д. Для этого испытуемому придется мысленно повторить n последних стимулов и выделить фигуру « n ходов назад» среди других стимулов, которые должны храниться в его оперативной памяти.

Задача становится все труднее, когда значение « n » увеличивается вместо одного до трех или четырех. При этом с помощью фМРТ (см. гл. 4) регистрируется содержание кислорода в крови сосудов основания мозга. На рис. 2.11 мы видим, что по мере усложнения задачи область активации мозга заметно расширяется. В основании височной доли содержатся нейроны, специализи-

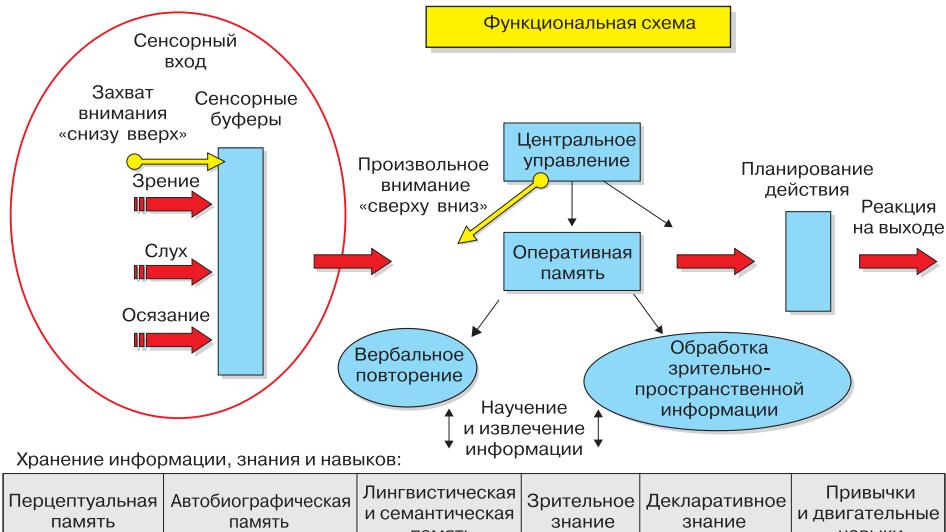


Рис. 2.12. Функциональная схема; обратим внимание на сенсорные системы. Входные сигналы поступают от рецепторов, преобразующих физическую энергию стимула в разряды нервных импульсов. Для областей сенсорной коры, обеспечивающих зрение и соматическую чувствительность, существуют карты проекций от участков тела, которые получают соответствующие стимулы

рующиеся на восприятии зрительных объектов. Кроме того, эта область соседствует с медиальной височной долей, где находится гиппокамп. При высоком уровне сложности предлагаемой когнитивной задачи (этот уровень может быть сопоставим с таковым при одновременном жонглировании дюжины мячей) активность повышается также в префронтальных областях мозга.

4.0. Внутренние и внешние чувства

Получены убедительные сведения, что **эндогенные** (генерируемые внутри мозга) процессы являются в определенной мере имитацией «внешних чувств» (рис. 2.12). При этом следует напомнить, что затылочная половина коры больших полушарий участвует главным образом в сенсорных функциях (рис. 2.13). Хотя наши глаза, уши, нос и рот расположены на передней части головы (обращены в ту сторону, куда мы двигаемся), все сенсорные пути оканчиваются в задней части коры мозга, где обеспечивается высший уровень анализа сенсорных стимулов.

Каждый сенсорный путь имеет в коре свою собственную *первичную проекционную область*. Области первичных проекций в коре обозначаются по следующей системе: V1 (первичная зрительная проекция), A1 (первичная слуховая проекция), S1 (первичная соматосенсорная кора — карта тела). V1 — это точная карта входа сигналов от сетчатки. Проекции V2, V3 и т. д. на более высоких уровнях зрительной коры обеспечивают все более и более обобщенные зрительные образы (см. гл. 6). При поступлении в теменную кору зрительные сигналы интегрируются со слуховыми и тактильными сигналами, сигналами положения тела в пространстве, с двигательным управлением.

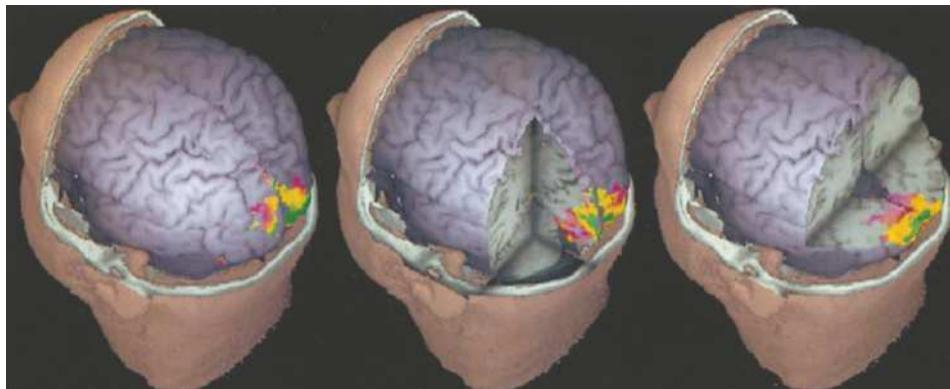


Рис. 2.13. Активация затылочной коры мозга во время зрительной стимуляции. Сканирование позволяет картировать затылочную кору относительно участков сетчатки, на которые попадает свет. (Источник: Singh *et al.*, 2000.)

4.1. Глаз, ухо и голос психики

Аристотель в IV в. до н. э. предположил, что мысленные зрительные образы — это «смутные копии» зрительных ощущений, т. е. результат неясного внутреннего восприятия. В течение нескольких последних десятилетий накапливаются свидетельства в поддержку этого мнения. В начале XX в. американский психолог Перки (C.W. Perky, 1910) показал, что люди не всегда могут отличить нечеткие зрительные изображения от собственных мысленных образов.

Психологи разработали ряд методик тестирования зрительных образов. Степhen Косслин (Stephen Kosslyn) показал, что такая фигура речи, как «внутренний глаз», на удивление точно соответствует реальности. Поле зрения человека имеет определенные размеры и форму, которые легко продемонстрировать. Выберите объект в комнате, где вы сейчас находитесь, и фиксируйте на нем взгляд обоих глаз, не поворачивая головы; руки держите по обе стороны от головы на расстоянии от нее. Постепенно смещайте ваши руки с периферии в поле зрения до того момента, пока вы не увидите их; окажется, что горизонтальные пределы активного зрительного поля соответствуют примерно 120° зрительной дуги. Проделайте то же самое в вертикальном направлении. Вы увидите, что здесь диапазон зрительного поля окажется меньше половины горизонтального. *Оперативное* поле зрения имеет вид плоского овала, высота которого соответствует углу зрения примерно 45° , а ширина 120° .

Теперь закройте один глаз, а взгляд другого глаза фиксируйте на «точечной» мишени, например на одной букве в этой фразе. Поле зрения окажется значительно меньше, всего несколько градусов зрительной дуги, поскольку сейчас это фoveальное зрение. *Фovea* (fovea), или *центральная ямка глаза*, — маленькое углубление в центре сетчатки, которое имеет наибольшую значительную плотность зрительных рецепторов и обеспечивает высокое зрительное разрешение. Через эту «замочную скважину» мы смотрим на окружающий мир, когда нужно получить особенно четкое изображение. Поле фoveального зрения соответствует примерно четырем градусам зрительной дуги.

Поле зрения своего «внутреннего глаза» вы можете измерить аналогично тому, как вы оценивали свое реальное поле зрения; разумеется, вы будете делать это только в своем воображении. Закрыв глаза, представьте себе, что сдвигаете руки по обе стороны от своего «внутреннего глаза»; запишите горизонтальный размер поля зрения. Затем повторите то же самое по вертикали. Обычно ширина поля зрения составляет менее 120° горизонтальной дуги, а высота примерно 45° . В подобных экспериментах обнаружено примечательное совпадение между физически определяемым полем зрения и его психическим аналогом. В последние годы начаты исследования с целью объяснить это. Как показали Стефан Косслин, Марта Фара и другие авторы, мысленные зрительные образы сопровождаются активацией участков зрительной коры. «Формирование зрительных образов и восприятие внешних зрительных сигналов обеспечиваются в принципе одними и теми же нервыми механизмами».

Вместе с тем существуют различные способы видения мира и множество форм пространственных образов. В зависимости от условий эксперимента различается характер (паттерн) активности в зрительной коре. Создавая условия максимального сходства изображений при восприятии внешних зрительных сигналов и при формировании зрительных образов, Гэнис с соавторами (Ganis *et al.*, 2004) наблюдали в той и другой ситуациях практически идентичную активность мозга. Рис. 2.14 показывает, что при вычитании (последовательно этап за этапом) одного паттерна активности из другого паттерна между ними практически не остается различий — поразительный результат.

Косслин (1994) отмечает, что мысленный образ «нельзя рассматривать как единый процесс, он складывается из множества специализированных способностей». Например, получившая известность задача мысленного поворачивания предмета (Shephard, Cooper, 1982) требует, видимо, участия зрительных, пространственных, двигательных, *а также* управляющих областей (рис. 2.15). Учитывая точное совпадение карт области V1 и сетчатки, Косслин писал: «Возможно, она (область V1) активируется только при таких задачах, когда формирование образов требует высокой степени разрешения.»



Рис. 2.14. Во время восприятия зрительного образа могут активироваться участки зрительной коры. На томограммах, полученных Ganis *et al.* (2004), области мозга, активируемые при зрительном восприятии и при зрительном образе, практически идентичны; это выявлено путем вычитания одной томограммы из другой (см. томограмму вторую справа). Как показывает томограмма крайняя справа, виртуальные срезы проходят через затылочную и теменную области. Три первые слева томограммы соответствуют коронарным срезам; внизу виден мозжечок. (Источник: Ganis *et al.*, 2004.)

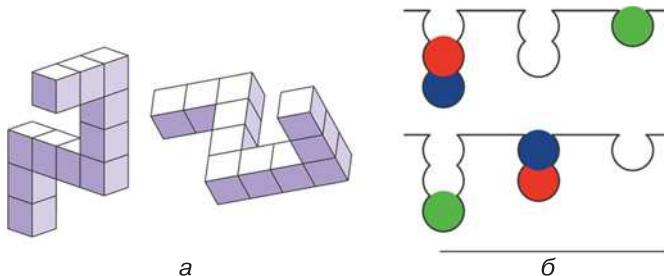


Рис. 2.15. Задачи на зрительные образы. (а) Классическая задача с мысленным поворотом фигуры, по Shephard and Cooper (1982). Испытуемого спрашивают, одинаковы две фигуры или различны. Чтобы ответить на этот вопрос, испытуемый мысленно поворачивает одну из фигур. (б) Классическая задача построения «башни» путем мысленного перекатывания разноцветных шаров из одного гнезда в другое. Каким образом можно превратить верхнюю фигуру в нижнюю? Испытуемый снова должен использовать зрительный образ, однако задача отличается от мысленного поворота. (Источник: Heslow, 2002.)

4.2. Психические образы формируются в зрительных областях коры мозга

Вспомните ситуацию, когда вы первый раз увидели эту книгу. Какие зрительные образы возникли в вашем мозге? Можете ли вы представить себе, где и как была расположена книга? Лежала на горизонтальной поверхности или стояла на полке? Видно ли было название на ее обложке? Живость спонтанных мысленных образов не одинакова у разных людей, но большинство из них способны представить себе сказанное выше. В каком участке мозга все это происходит? На рис. 2.14 мы видим, что в восприятии внешних зрительных стимулов и в формировании мысленных образов участвуют практически одни и те же области мозга.

Обратим внимание, что в упомянутых примерах совпадают результаты психологических и нейробиологических исследований. Восприятие внешних зрительных стимулов осуществляется в затылочных, височных и теменных областях коры мозга — там же, где формируются (при строгом соблюдении условий эксперимента) зрительные образы, т. е. «внутреннее зрение».

4.3. Идентична ли внутренняя речь внешней речи?

Большинство людей часто разговаривают сами с собой, и многие охотно пересказывают свои мысленные монологи. По просьбе ученых люди записывали свою внутреннюю речь, как только она возникала; в результате был собран очень полезный материал. Если мы отнесем внутреннюю речь к категории *внутренних чувств*, то обнаружим сходство между внутренней и внешней артикуляцией слов.

Специалист по психологии речи Гэри Делл показал, что при мысленном произнесении скороговорок человек страдает таким же косноязычием, как и при их озвучивании (Dell and Sullivan, 2004). Попробуйте, например, повторить про себя какую-нибудь скороговорку как можно быстрее. Вы заметили дефекты мысленной речи? Но ведь вам не приходится двигать своим «мысленным языком»! Мысленные образы могут служить очень эффективной тренировкой.

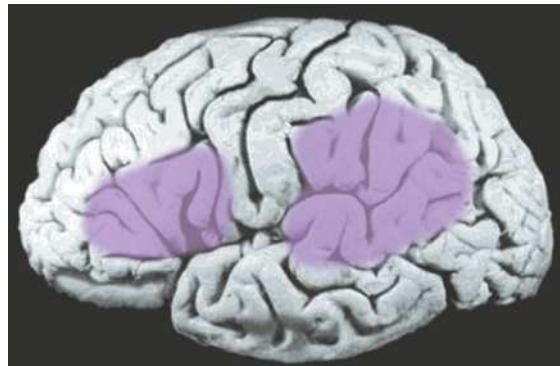


Рис. 2.16. Локализация областей Брока и Вернике. Несмотря на то что в XIX в. врачи не имели сложных технических средств регистрации активности мозга, их выводы совпадают с результатами современных исследований методами визуализации

Это нетрудно объяснить, если признать, что во время воображаемых и физических действий работают одни и те же участки мозга.

Вспомним, что мы узнали в гл. 1 о зонах Брока и Вернике (см. также рис. 2.16). Теперь понятно, какие области мозга должны активироваться при внутренней речи.

Мысленное повторение чисел тоже можно считать своего рода речью. Ученые давно высказывают мнение о том, что мы молча разговариваем сами с собой, и эта гипотеза имеет косвенные подтверждения. Теперь она получила поддержку при функциональной визуализации мозга (рис. 2.17).

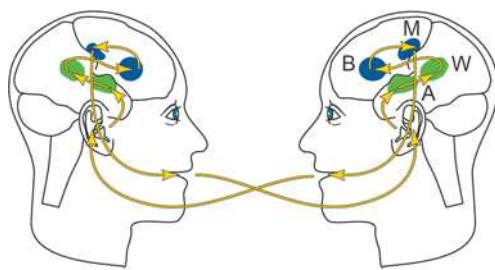
В последующих главах мы увидим, что дело обстоит несколько сложнее, потому что есть много способов говорить и слушать, смотреть и воображать. Тем не менее принципиальная ситуация такова: «внешним чувствам» соответствуют «внутренние чувства» (например, формирование зрительных образов и внутренняя речь — см. рис. 2.18).

4.4. Только ли один вид оперативной памяти?

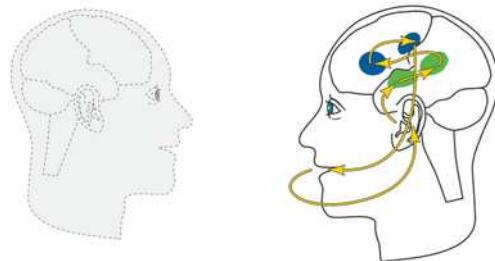
Мы использовали один термин «оперативная память», что подразумевает единое явление. Однако по этому поводу продолжается горячая дискуссия. Как мы увидим, получены данные не только о «домен-специфической» памяти, но и о «неспецифической» кратковременной памяти (см. гл. 8). Некоторые исследователи выделяют оперативную память для понятий, информации о пространстве, смысловых характеристик информации (семантическую память), а также зрительную память и речевую. Современные данные свидетельствуют о правомерности объединения гипотез домен-специфической и неспецифической оперативной памяти.

5.0. Центральное управление

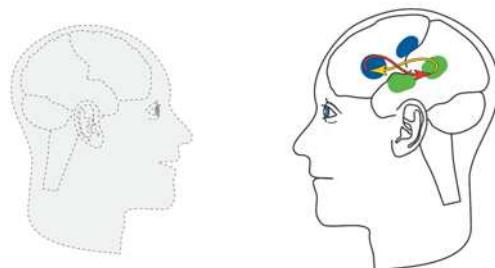
Как упоминалось выше, префронтальные области коры выполняют в мозге важную управляющую функцию. Эти структуры необходимы для произвольного контроля. Кроме того, они участвуют в эмоциях и сдерживают непроизвольные импульсивные реакции (рис. 2.19).



а



б



в

Рис. 2.17. Внутреннюю речь можно считать нормальной речью (*а*), но при торможении фонации. В отсутствие фонации (*б, в*) активируются классические речевые зоны левого полушария. В — центр Брока; W — центр Вернике; М — двигательная кора. (Источник: Heslow, 2002.)

Вот что пишет невролог Оливер Сакс (цит. по: Goldberg, 2001b):

«Лобные доли коры — самое позднее приобретение в эволюции нервной системы. Такого высокого уровня развития они достигают только у человека (и в меньшей мере у высших обезьян). Для них не свойственны простые, легко идентифицируемые функции более примитивных областей коры мозга — сенсорных и двигательных. ... Однако их роль чрезвычайно важна. Они необходимы для высокоорганизованного целенаправленного поведения — определения цели, составления стратегической программы, планирования этапов достижения цели, обеспечения средств реализации плана, мониторинга достижимых результатов и оценки их соответствия намерениям. ... Без развития в человеческом мозге лобных долей (и речевых областей) никогда бы не возникла цивилизация.

Получила известность история железнодорожного мастера Финеаса Гейджа. В 1848 г. во время взрывных работ в его лобные доли вонзился 60-сантиметровый железный болт. Гейдж сохранил интеллект и способность ходить, говорить, видеть. Однако он серьезно изменился в других отношениях — стал беспечным, расточительным, импульсивным, несдержаным в выражениях, не задумывался о будущем, не строил никаких планов. Для тех, кто знал его раньше, это был «другой Гейдж». Он лишился себя, главной части своей личности, причем не осознавал этой потери (так же как и другие пациенты с серьезными повреждениями лобных долей).

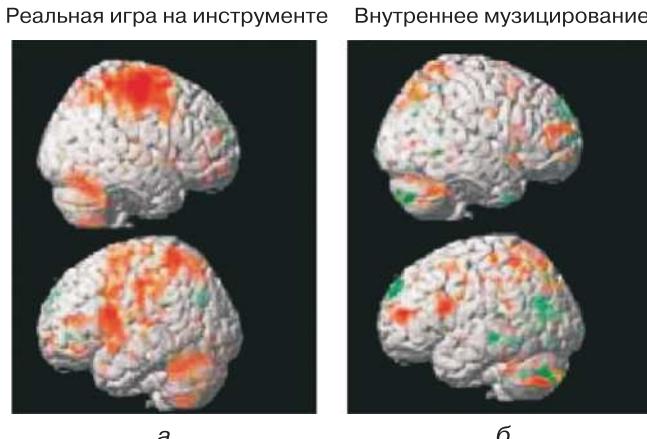


Рис. 2.18. Мысленное музикаризование? «Внутренние чувства» не ограничиваются вербальными и зрительно-пространственными образами. Мы можем ощущать себя «мысленным музыкантом» или «мысленным спортсменом». Результаты томографии мозга показывают, что, когда музыкант-любитель реально играет на инструменте, у него происходит более значительная активация двигательной и соматосенсорной коры, чем при «внутреннем музикаризации». Однако в обеих ситуациях задействованы одни и те же области мозга. (*Источник:* Lotze *et al.*, 2000.)

Тестирование поражения лобных долей обычно проводится с помощью метода Струпа. Принцип теста заключается в том, что для испытуемого создается конфликт между смыслом слова и цветом обозначающих его букв. Например, слово «синий» может быть напечатано зелеными буквами. При этом испытуемый должен быстро назвать только цвет (рис. 2.20). Грамотный человек

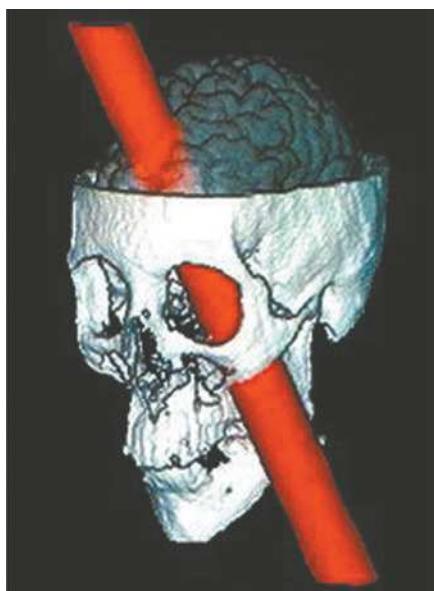


Рис. 2.19. Компьютерная реконструкция повреждения мозга у Финеаса Гейджа, выполненная на основании посмертной маски этого пациента (Damasio *et al.*, 1994). В то время, когда Гейдж получил травму (1848 г.), большинство людей в подобных ситуациях умирали вследствие нарушения деятельности мозга и кровопотери либо в результате инфекции. Гейдж выжил, и у него восстановилось большинство функций, но он потерял способность к целенаправленной деятельности и перестал контролировать свои импульсивные реакции. Эти изменения были настолько выражены, что указывают на изменения личности. Аналогичные явления наблюдались и в других случаях повреждения лобных долей (см. гл. 12). (*Источник:* Caplan and Gould; *цит. по:* Squire *et al.*, 2003.)

BLUE	GREEN	YELLOW
PINK	RED	ORANGE
GREY	BLACK	PURPLE
TAN	WHITE	BROWN

Рис. 2.20. Словесно-цветовой тест Струпа применяется для оценки функций центрального управления. Попробуйте называть цвет напечатанных слов в верхней половине рисунка; наверняка это окажется трудным. В нижней половине рисунка, где слова нечитаемы (буквы перевернуты), вы будете называть цвет легче, быстрее и правильнее. (*Источник:* Miller and Wallis; *цит. по:* Squire *et al.*, 2003.)

НАТ	МНІТЕ	ВЮМИ
СВЕА	ВГАСК	ЬЛУЬГЕ
ЫИК	ВЕД	ОЯНИСЕ
ВГЛЕ	СВЕЕИ	ЛЕГГОМ

автоматически пытается прочитать слово, прежде чем назвать его цвет. Следовательно, требования теста противоречат многолетней привычке испытуемого. В префронтальной коре возникает конфликт, но здоровый человек обычно справляется с тестом, хотя по сравнению с контролем у него замедляется время реакции и он делает ошибки. Пациенты с поражением лобных долей выполняют задачу гораздо хуже: больше ошибок, продолжительнее время реакции, сильнее субъективное ощущение невозможности справиться с задачей, фruстрация. Тест Струпа служит для выявления относительно слабых изменений в лобных долях, не замеченных при сканировании мозга.

5.1. Исполнительная реакция и автоматизм

В экспериментах с визуализацией мозга сделано примечательное наблюдение: при выполнении многих разнообразных задач, требующих умственного напряжения, всегда «включаются» две области переднего мозга. Во-первых, это *дорсолатеральная префронтальная область коры** в боковой части каждой лобной доли. Важную роль в управлении выполняет также цингулярная кора — *передняя поясная область* коры, расположенная в каждом полушарии вдоль средней

* Такие термины, как «дорсолатеральный префронтальный», на первый взгляд смущают, однако понять их нетрудно. Их можно сравнить с обозначениями на компасе: Север, Юг, Восток, Запад, Северо-Запад и т. д. Применительно к мозгу человека «дорсальная часть» — «верхняя», «латеральная» — боковая, «медиальная» — расположенная по средней линии, «inferior» — нижний, «superior» — верхний. Отсюда понятно, что означают сложные слова: «дорсолатеральная» кора — это «верхняя боковая» часть коры, «вентромедиальная» кора — «нижняя срединная» часть. Если это трудно представить себе, попытайтесь обозначить соответствующие направления на каком-либо видимом объекте, например на изображении ботинка или автомобиля. Некоторые студенты предполагают изображение пары ботинок по аналогии с левой и правой половинами коры мозга. У этих объектов четко различаются передняя, задняя, левая и правая стороны. Если вы используете вместо латинских терминов такие слова, как «передний, задний, верхний, нижний, срединный, боковой», вы без труда справитесь с анатомическими названиями, разделяя их на составные части.

линии мозга. Обе эти области активируются при выполнении теста Струпа, когда у испытуемого возникает конфликт между выработанным навыком (привычкой прочитывать слова) и новым требованием (называть цвет букв) (Duncan and Owen, 2000; Frackowiak, 2004).

Произвольные движения приобретают автоматизм в процессе практики (Shiffrin and Schneider, 1977). По мере выработки навыков ослабевает их исполнительный контроль (см., например, Langer and Imber, 1979). Отсутствие управления по отношению к привычным стандартным действиям означает, что наше сознание прекратило доступ к этим процессам (Schneider, 1995). На томограммах мозга мы наблюдаем значительное ослабление активности коры, если ожидаемое произвольное действие доведено до автоматизма благодаря частому его повторению. Есть сведения, что управление рутинными произвольными действиями частично переходит к подкорковым структурам — базальным ганглиям и мозжечку.

Однако между произвольными и автоматическими действиями нельзя провести границу по принципу «все или ничего». Автоматические действия могут вновь оказаться под произвольным контролем при потере предсказуемости их выполнения, например, если мы пытаемся нормально ходить после перелома ноги (Sacks, 1984). Большинство нашей повседневной деятельности находится под смешанным произвольным и автоматическим управлением. Наиболее часто практикуемые ее компоненты приобретают автоматизм, тогда как по отношению к новым и неожиданным действиям сохраняется произвольный контроль. Например, оказавшись на незнакомом перекрестке, мы обдуманно принимаем решение, куда пойти, однако затем, повернув направо, уже не отдаляем себе отчета в каждом своем шаге. Та же закономерность относится к речи, чтению, движениям глаз и т. д. Мозг постоянно переходит от автоматического управления к произвольному и наоборот.

Интересно, что в мозге существуют системы двойного управления. Например, улыбка бывает как намеренной, так и спонтанной (рис. 2.21). Одни и те же движения мышц могут инициироваться различными отделами мозга, но в произвольных мышечных сокращениях больше участвует кора, а именно лобные доли.

Аналогичным образом, мы можем сделать глубокий вдох «по своей воле», но обычно дышим в спонтанном автоматическом ритме. Контроль движений глаз тоже может быть как произвольным, так и автоматическим. Улыбка, дыхание, движения глаз чаще контролируются автоматически, независимо от коры мозга. Как мы увидим далее, двойственный контроль характерен и для избирательного внимания: выбор объекта внимания может происходить произвольно (управляя) или спонтанно.

Такого рода двойное управление — обычная стратегия мозга, однако она не применима для жизненных функций, например ритмических сокращений сердца. Естественно, что сердечный ритм сердца задается автоматически; останавливать и запускать сердце по собственному желанию было бы катастрофой. То же самое справедливо и по отношению к другим автономным (вегетативным) функциям. Повреждения мозга иногда приводят к разобщению деятельности центров произвольного и автоматического управления. Примером служит поражение мозга, при котором исказена только произвольная улыбка, но не спонтанная (рис. 2.21). При других повреждениях могут произойти нарушения



Рис. 2.21. Избирательное нарушение произвольного, но не спонтанного сокращения мимических мышц. На левой фотографии у пациентки асимметрична улыбка, тогда как на правой фотографии она улыбается совершенно нормально. Левый снимок был сделан, когда пациентка специально старалась улыбнуться, а на правом снимке она улыбается непреднамеренно. Поражение двигательных областей любой доли не влияет на мимику, поскольку она обеспечивается подкорковыми структурами. У других пациентов возможны нарушения противоположного характера: изменена спонтанная улыбка, а не произвольная. Независимое поражение двух функций мозга называется двойственной диссоциацией. (*Источник:* Paxinos and Mai, 2004.)

противоположного характера: поражение ствола мозга может сопровождаться потерей автоматического контроля при сохранении произвольного.

Продолжается дискуссия о том, соответствует ли произвольное управление сознательным действиям (Shiffrin, 1995; Schneider, 1995). Это трудный вопрос. Вместе с тем практически нет разногласий по поводу тесной взаимосвязи произвольного контроля и сознательной когнитивной деятельности.

Недавно опубликованные сведения позволяют полагать, что система управления соответствует собственному «Я» человека в его повседневной жизни (Vogeley *et al.*, 1999; Baars, 2002b). Мы рассмотрим эту проблему в последующих главах применительно к исполнительным функциям и эмоциям.

5.2. Управляемое и спонтанное внимание

Вы можете специально обратить внимание на конкретное слово в этом предложении, но ваш взгляд может также время от времени на мгновение останавливаться на том же слове независимо от вашего намерения. Как показал Майкл Познер, центральная система, управляющая вниманием, включает префронтальные области, а также теменные — в ситуациях пространственного выбора (рис. 2.22).

Пример спонтанного внимания — эффект зрительного «выхватывания» (рис. 2.23). Некоторые зрительные стимулы достигают сознания независимо от контролируемого произвольного поиска. Но если тот же стимул находится среди других аналогичных стимулов, эффект выхватывания не работает и нужен произвольный поиск.

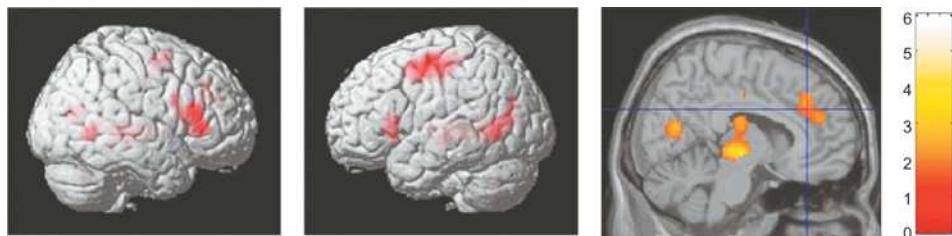


Рис. 2.22. Модель избирательного внимания, предложенная Познером. Блок избирательного внимания входит в состав функциональной схемы и означает способность выбирать между двумя и более альтернативными событиями. На схеме (первая справа), предложенной группой Познера (Fan *et al.*, 2005), представлена шкала управления вниманием. Отметим, что наиболее значительна активация двух долей коры — префронтальной и теменной. При избирательном внимании может изменяться активность многих областей мозга. (*Источник:* Holstege *et al.*, 2004.)

Часто полагают, что внимание обязательно участвует в ситуациях сознательного опыта. Такая гипотеза отражена на функциональной схеме (рис. 2.24). Как будет показано в гл. 8, это не всегда верно, хотя в повседневной жизни мы замечаем, что направленное внимание чаще ведет к сознательному опыту. Роль сознания в когнитивной деятельности стала темой интенсивных исследований, так что сейчас накоплено достаточно данных, помогающих прояснить вопрос (см. гл. 8). Тем не менее многое неизвестно и проблема сознания остается актуальным направлением научных исследований.

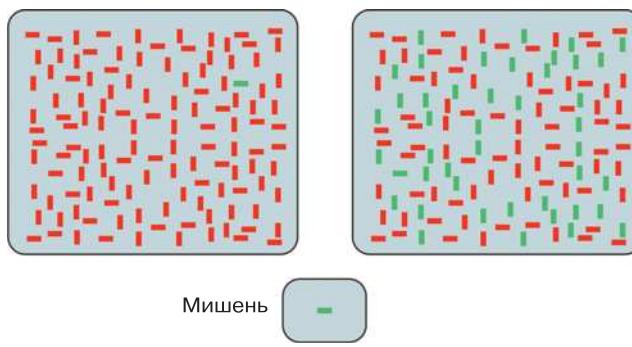


Рис. 2.23. Спонтанный «захват» внимания. Испытуемый должен найти горизонтальную зеленую черту-мишень в правой и в левой частях рисунка. (а) В левой части рисунка мишень «выскакивает» спонтанно, без особого усилия. (б) Обнаружение мишени в правой части рисунка требует специального усилия, в котором должны участвовать управляющие области мозга. Зрительное «выскакивание» проявляется также по отношению к биологически или индивидуально значимым стимулам, например лицам или фигурам людей, к физически интенсивным стимулам. Таким образом, существуют два различных типа избирательного внимания: произвольное, целенаправленное, управляемое внимание и спонтанный, по принципу «снизу вверх», «захват» внимания значимыми стимулами. (*Источник:* Squire *et al.*, 2003.)

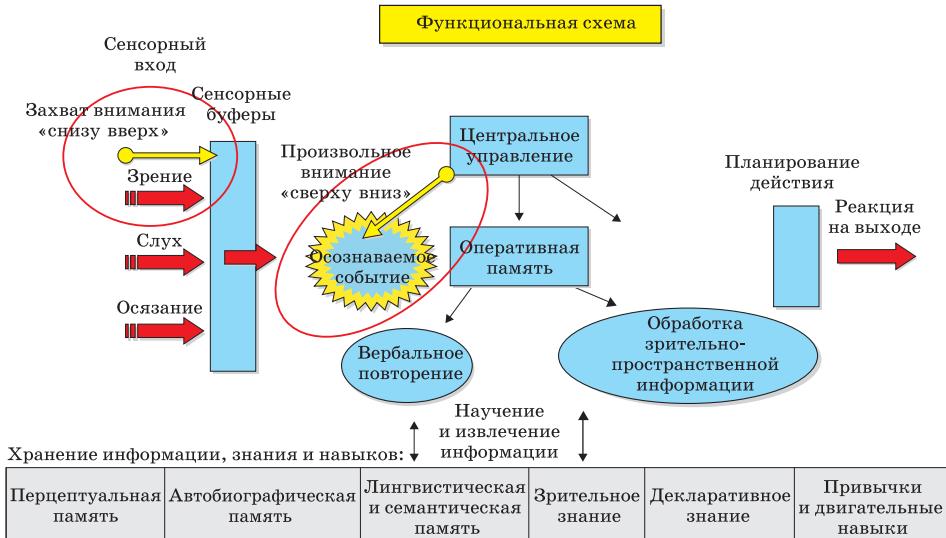


Рис. 2.24. Функциональная схема отражает гипотетические отношения между избирательным вниманием и осознаваемыми событиями. На практике осознаваемые события можно определить как такие, которые человек может точно описать. По мнению ряда ученых, сознательный сенсорный опыт зависит от избирательного внимания. Однако некоторые наблюдения противоречат такому выводу. Сейчас по этой проблеме опубликованы новые экспериментальные данные

6.0. Действие

Последний элемент функциональной схемы — это выход: управление произвольными движениями. Примечательно, что между восприятием и действием существует параллелизм (Fuster, 2003). Как вход, так и выход представляют собой иерархическую систему процессов обработки информации. Иерархия обработки зрительных сигналов начинается в первичной зрительной коре (области V1), получающей от сетчатки «пиксельные» изображения; затем сигналы поступают в специализированные области, отвечающие за восприятие цвета, движения и за распознавание объекта (см. рис. 6.11). На выходе двигательная иерархия начинается с общих целей, на реализацию которых влияет эмоциональный и мотивационный вход от лимбических структур. Цели самого общего характера представлены в префронтальных областях, сигналы от которых спускаются в соответствии с иерархией к ассоциативным и премоторным областям, где инициируются намерение и побуждение к действию (Penfield and Roberts, 1959). Первичная моторная кора (область M1) непосредственно запускает движения скелетных мышц.

На рис. 2.25 показано, как происходит активация мозга при нажатии на кнопку пальцем правой руки. Внизу справа — шкала времени в секундах. Определяющая активность мозга начинается за несколько секунд до нажатия пальцем. Отметим, что активация происходит в моторной коре левого полушария,

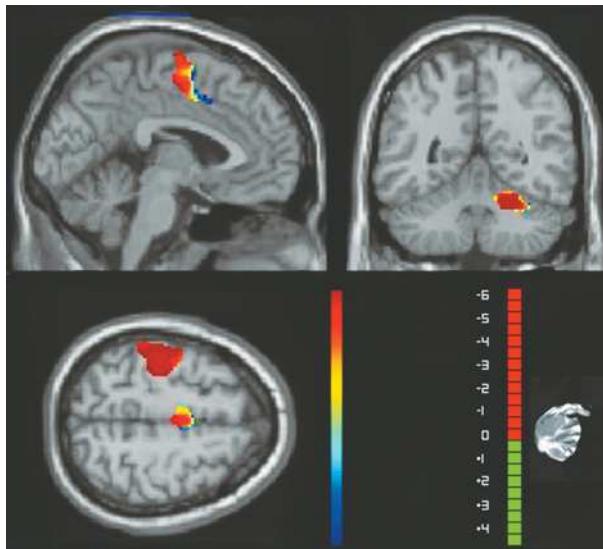


Рис. 2.25. Что делает мозг, чтобы палец нажал на кнопку? Hulsmann и соавторы (2003) обнаружили, что произвольная задача формируется на несколько секунд раньше, чем произойдет спонтанное действие. Внизу справа обозначено целевое время (0), когда палец нажмет на кнопку. На двух томограммах в левой части рисунка видна активация двигательных областей левого полушария, управляющего мышцами правой руки. Вместе с тем *правое верхнее* изображение свидетельствует, что активируется и правая половина мозжечка, обеспечивающая тонкие движения — в данном случае движение пальца. Такая активность контралатеральных областей соответствует анатомическим данным об управлении движениями. (На приведенных здесь томограммах отсутствуют другие области, которые участвуют в регуляции движений — базальные ганглии, моторные проводящие пути.) (Источник: Hulsmann *et al.*, 2003.)

т. е. на стороне, противоположной (*контралатеральной*) той руке, которая получает двигательную команду. Однако моторная кора посыпает команду на *ту же* (*ипсилатеральную*) сторону мозжечка, где находится рука, совершающая движение; наконец, палец нажимает на кнопку — это нулевая точка на шкале времени.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Память человека: исследования последних десятилетий

Когнитивная нейронаука — это новая увлекательная область знания, которая объединила прежде раздельные направления биологии и психологии, чтобы понять, как работают психика и мозг человека. Видная роль в осуществлении этой цели принадлежит Ларри Скуайру, заслуженному профессору психиатрии, нейронаук и психологии Медицинского факультета Калифорнийского университета в Сан-Диего, посвятившему многие годы объяснению нервных процессов, которые составляют основу долговременной памяти.

В беседе с Л. Скуайром мы обсуждали, как изменились в течение последних десятилетий представления о механизмах человеческой памяти. Вот о чём мы говорили.



Рис. 2.26. Ларри Скуайр (Larry R. Squire, PhD), за-служенный профессор Калифорнийского универ-ситета и Медицинского центра ветеранов в Сан-Диего, США, штат Калифорния

Людей издавна занимает проблема памяти — как она формируется, почему воспоминания о некоторых давних событиях живо сохраняются на долгие годы, почему они могут исказяться и исчезать. Современный этап в изучении памяти начался в 1957 г. с публикации Бренды Милнер (Scoville, Milner, 1957).

Это произошло, когда Бренда Милнер и известный нейрохирург Уайлдер Пенфильд исследовали двух пациентов после одностороннего удаления структур медиальной височной доли с целью устраниć эпилептические припадки, которые иначе не удавалось купировать (Penfield, Milner, 1958). Неожиданным результатом операции оказалась тяжелая амнезия: пациенты потеряли память. Сообщение об этих клинических случаях было сделано на научной конференции в 1955 г., и вскоре У. Пенфильд получил известие от Уильяма Сковилла из Хартфорда, штат Коннектикут. Этот нейрохирург обнаружил аналогичный феномен амнезии у пациента после двустороннего удаления структур медиальной височной доли. Б. Милнер отправилась в Хартфорд, чтобы исследовать этого пациента, молодого человека 29 лет, страдавшего эпилепсией с детства после падения с велосипеда. В 1953 г. припадки были настолько сильными, что доктор Сковилл решил на хирургическое удаление структур медиальной височной доли, в том числе гиппокампа. Судорожные припадки прекратились, но молодой человек (в публикациях он известен под инициалами XM) навсегда изменился: он потерял память. Этот клинический случай стал вехой в истории развития представлений о человеческой памяти и роли гиппокампа в ней. После смерти пациента в 2008 г. ученые смогли опубликовать его имя и подробности этого исторического случая (Squire, 2009).

Сообщения о нарушениях памяти у пациента XM после хирургической операции послужили стимулом к многочисленным исследованиям роли медиальной височной доли и, в частности, гиппокампа; эта работа продолжается поныне. Случай пациента XM позволил выявить три фундаментальных принципа. (1) Память — особая функция мозга, отличная от когнитивной деятельности мозга и от речи, если учесть, что XM мог говорить и понимал речь. (2) Медиальная височная доля не является необходимой для кратковременной памяти, поскольку эта функция сохранилась у XM. (3) Область медиальной височной доли — не окончательное место хранения памяти, так как у пациента XM после удаления этих структур, на фоне глубокой амнезии, которая охватила многие прожитые им годы, все же остались воспоминания о детстве. Еще одно ключевое наблюдение состояло в том, что память — это не монолитная система. Хотя память существует независимо от общей когнитивной функции, она складывается из подкатегорий, или подсистем. Об этом

свидетельствует способность пациента ХМ обучаться выполнению новых задач и действий. Тщательное изучение того, какие функции у ХМ оказались нарушенными, а какие сохранились, позволило Л. Скуайру и другим ученым сформулировать теории раздельных компонентов памяти.

В течение последующих четырех лет появились обширные сведения о мозге и памяти. Более ранние исследования были посвящены анализу поражений медиальной височной доли мозга у пациентов, а также результатам экспериментов с удалением соответствующих структур у лабораторных животных. В 1990-е гг. благодаря появлению современных методов молекулярной генетики и функциональной визуализации мозга открылись новые перспективы выяснения генетических и нервных механизмов памяти.

Л. Скуайру принадлежит видная роль в этих исследованиях. Ученый реализует метадисциплинарный подход, объединяя данные, которые получены в клинических исследованиях и при экспериментальном удалении структур мозга у приматов и других млекопитающих, с результатами генетических исследований, анализа поведения, функциональной визуализации мозга. Недавно получены новые сведения, проясняющие участие гиппокампа в памяти. Обобщая, можно полагать, что гиппокамп исходно вовлечен вместе с корой мозга в обеспечение долговременной памяти, однако эта его функция ослабевает с возрастом. Таким образом, представления о гиппокампе как окончательном месте хранения долговременной памяти постепенно меняются, согласуясь с более ранними наблюдениями, которые показали, что у пациента ХМ, несмотря на глубокую амнезию, сохранились детские воспоминания. Кроме того, новые данные подтверждают идею о роли сна и об участии гиппокампа в консолидации памяти. А именно во время сна между гиппокампом и корой мозга ведется диалог, в процессе которого информация переходит из кратковременной памяти в долговременную и постоянную (Squire, в печати).

На каком этапе мы находимся сейчас? Л. Скуайр разработал общую теорию иерархических систем долговременной памяти и структур мозга, обеспечивающих эти системы. Теория очень важна для объяснения человеческой памяти (рис. 2.27; Kandel, Squire, 2000; Squire, 2004). Что ожидает нас завтра? Никто не знает, но весьма вероятно, что новые методы и средства исследования обеспечат быстрый прогресс наших знаний о механизмах памяти.



Рис. 2.27. Схема иерархической организации систем долговременной памяти мозга млекопитающих. (Источник: Squire, 2004.)

Литература

1. Scoville W.B., Milner B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry*, 20 (1), 11–21.
2. Penfield W., Milner B. (1958). Memory deficit produced by bilateral lesions in the hippocampal zone. *AMA Arch. Neurol. Psychiatry*, 79 (5), 475–497.
3. Squire L.R. (2009). The legacy of patient H.M. for neuroscience. *Neuron*, 61, 6–9.
4. Squire L.R. (2009). Memory and brain systems: 1969–2009. In press. *Journal of Neuroscience*.
5. Kandel E.R., Squire, L.R. (2000). Neuroscience: breaking down scientific barriers to the study of brain and mind. *Science*, 290 (5494), 1041–1248.
6. Squire L.R. (2004). Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, 82, 171–177.

7.0. Консолидация кратковременных событий в долговременную память

Клайв Уэлинг был способен воспринимать текущее событие, но не мог сохранять этот опыт в долговременной автобиографической памяти. Виды долговременного хранения информации (от перцептуальной памяти до привычек) отражены внизу функциональной схемы (рис. 2.28).

Проблема локализации долговременной памяти в мозге остается неразрешенной. Вместе с тем накопились косвенные данные в пользу гипотезы консолидации, согласно которой хранение информации обеспечивается теми же областями мозга, которые управляют соответствующими функциями в конкретный момент. Оперативная память изменчива, поскольку она зависит от дина-

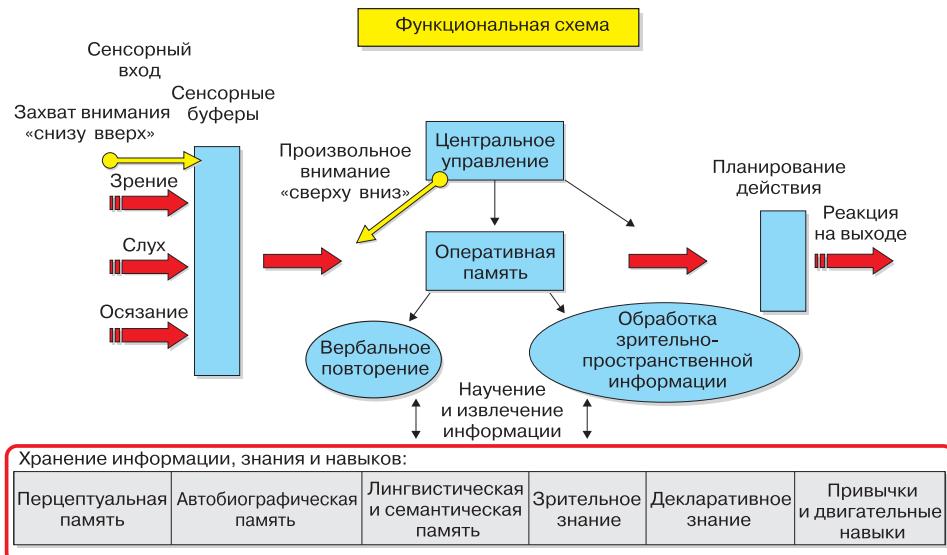


Рис. 2.28. Функциональная схема; в нижней части рисунка отражены виды долговременной памяти (от перцептуальной памяти до сформированных навыков). До тех пор пока не активированы структуры, сохраняющие эти виды памяти, их содержание не осознается

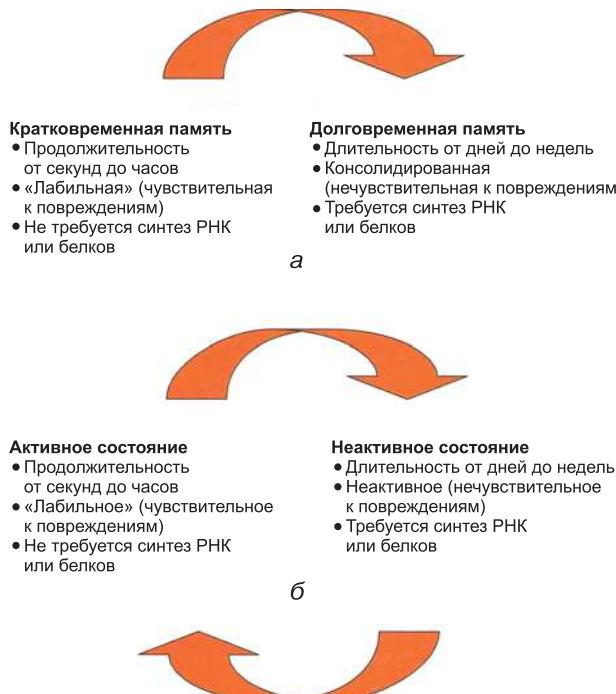


Рис. 2.29. Консолидация памяти. Происходит интерференция эпизодов кратковременной памяти, по-видимому, в результате участия активированных нейронных ансамблей. Если информация сохраняется от нескольких секунд до часов, она может стать перманентной, или «консолидированной». Стало известно, что консолидации памяти способствует крепкий ночной сон. Считается, что для долговременной памяти требуется синтез белков, благодаря которым повышается эффективность синаптических связей. (Источник: Nader, 2003.)

мических электрохимических процессов в крупных популяциях нейронов и в синапсах. Однако считается, что при повторении события повышается эффективность и увеличивается продолжительность существования синаптических соединений, участвующих в запоминании. На рис. 2.29 отражена гипотеза о том, что задействованные синапсы становятся стационарными соединениями, в них синтезируются белки и РНК. Гипотеза консолидации гласит: «Между нейронами, которые одновременно активны, формируется проводная связь» (см. гл. 3).

По мнению ряда ученых, разрабатывающих теории памяти, следы долговременной памяти сохраняются в тех же участках мозга, которые непосредственно участвуют в соответствующей функции. Рис. 2.30 иллюстрирует эту точку зрения применительно к коре больших полушарий (Fuster, 2003). Задняя половина коры (голубой цвет) задействована главным образом в сенсорных функциях и, следовательно, является хранилищем сенсорной и перцептуальной памяти. Фронтальная часть коры (см. выше), которая играет исполнительную роль, управляет движениями, включает центр Брока и зоны других когнитивных функций, должна, по-видимому, обеспечивать консолидацию памяти применительно к этим функциям (см. гл. 5).

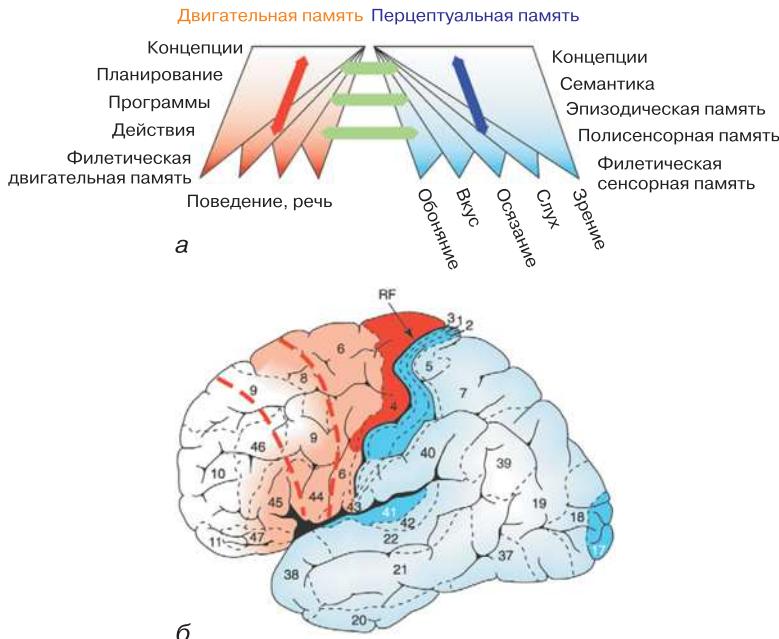


Рис. 2.30. Если придерживаться гипотезы консолидации, то следует признать, что запоминаемая информация может храниться во многих областях мозга, между которыми образовались постоянные синаптические связи. При этом предполагается (Fuster, 2003), что задняя половина коры мозга обеспечивает сенсорную память, а передняя половина — исполнительную и двигательную память. Кроме того, в эпизодической памяти (запоминании сознательных событий) участвует гиппокампальная формация, тогда как подкорковые структуры (базальные ганглии и мозжечок) играют роль в двигательном научении. Эта гипотеза позволяет понять, каким образом мозг обеспечивает долговременную память. (*Источник:* Fuster, 2003.)

Гипотеза консолидации плодотворна, поскольку она обобщает результаты многочисленных наблюдений. Долговременная память будет подробно рассмотрена в гл. 9.

7.1. Оперативная память — результат активации постоянной памяти?

В связи с гипотезой консолидации возникает интересный вопрос: может быть, мгновенная память просто запускает следы, длительно хранящиеся в мозге? К этой проблеме можно подойти в свете представлений как о кратковременной, так и о долговременной памяти. Эта ситуация может служить для студентов примером правомерности рассмотрения каждого аспекта современной нейронауки с разных позиций. Любую точку зрения нельзя отбрасывать, пока не появятся неоспоримые сведения.

В табл. 2.3 перечислены области мозга, которые, возможно, участвуют в когнитивной деятельности. Соответствующие гипотезы будут обсуждаться в дальнейших главах.

Таблица 2.3

**Гипотетическая роль некоторых структур мозга
в рамках функциональной схемы**

Сенсорный вход и хранение сенсорной информации	Сенсорная кора (задняя половина коры), сенсорные пути и релейные ядра таламуса
Произвольное избирательное внимание	Префронтальная и теменная области могут осуществлять в сенсорной коре модуляцию, направленную на отбор определенных сенсорных входов
Спонтанное избирательное внимание	Сенсорные области могут запускать избирательную обработку сигналов
Вербальная оперативная память	Расширенные зоны Брука и Вернике — префронтальная кора и медиальная височная доля
Системы ввода и обработки зрительно-пространственной информации	Зрительная кора, в том числе теменная доля и префронтальные области
Системы выхода	Префронтальная и моторная кора, базальные ганглии, мозжечок, моторные тракты
Кратковременное хранение оперативной памяти	Медиальная височная доля, взаимодействующая с новой корой
Системы долговременной памяти	Долго сохраняющиеся изменения межнейронных связей в коре

8.0. Заключение

В этой главе представлена обобщенная функциональная схема когнитивной нейронауки на основе признанных идей. Показаны ассоциации между некоторыми структурами мозга и конкретными функциями.

В гл. 1 рассматривались исследования Брука и Вернике, благодаря которым были выявлены центры речи в соответствующем полушарии мозга; эти центры участвуют и во внутренней речи (вербальном повторении). Аналогичным образом в формирование зрительных образов вовлечена зрительная кора, а при «внутреннем звучании музыки» — области мозга, которые задействованы при реальном прослушивании музыки и игре на инструментах. Следовательно, для построения упрощенной схемы мы можем проводить параллели между явными и скрытыми когнитивными функциями. Такая гипотеза должна помочь в понимании материала последующих глав.

Мгновенная память зависит, по-видимому, от медиальной височной доли, в состав которой входят гиппокамп и окружающие его структуры. При повреждении этих областей нарушается способность к переходу текущей информации на длительное хранение. Согласно гипотезе консолидации, долговременная память обеспечивается благодаря прочному усилению активных межнейронных связей, которые образуются в результате текущей информации, поддерживаемой в оперативной памяти.

Задняя половина коры мозга участвует в сенсорных процессах и, вероятно, в сенсорной (перцептивной) памяти. Фронтальная кора обеспечивает моторную и управляющую функции, а также, видимо, долговременную память, необходимую

мую для этих процессов. Однако мгновенную память можно рассматривать и с иной точки зрения — как извлечение информации из долговременной памяти в результате входа сигналов.

Изучение избирательного внимания продолжается примерно 50 лет, и в последние 15 лет на передний план снова вышел традиционный вопрос о сознательном опыте. Как мы увидим, в этих исследованиях применяется множество разнообразных экспериментальных методов. Сознательная когнитивная деятельность отражена наряду с другими характеристиками на функциональной схеме (см. рис. 2.24).

Эти идеи важно учитывать в размышлениях на тему когнитивной нейронауки. Более подробно они будут обсуждаться в последующих главах.

Продолжается обсуждение терминов «оперативная память», «внимание» и «сознательный опыт». Подобные споры в науке обычны. Сейчас достигнут приемлемый рабочий консенсус относительно эмпирических определений — о том, какого рода явлениям соответствует конкретное понятие. На практике понятие «оперативная память» относится к любому феномену кратковременной памяти продолжительностью порядка десятков секунд — период, в течение которого мы успеваем удержать информацию и обработать ее. Такому определению соответствуют удержание в памяти номера телефона в течение периода его набора, мысленные арифметические действия или выбор оптимального пути от одного места до другого. В первых экспериментах по оценке оперативной памяти испытуемые получали список не связанных по смыслу слов или чисел и должны были вспомнить их через 10–30 мин. Другая популярная методика, «отсроченное сопоставление с образцом» (delayed match to sample), заключается в том, что испытуемому показывают образец, а затем просят ответить «да» или «нет», когда он снова увидит некую фигуру.

Метод отсроченного сопоставления с образцом полезен в экспериментах на животных, поскольку крыса или обезьяна не могут рассказать нам, что они думают. Увердительным ответом здесь можно считать совпадение реакции на стимул с той, которая была получена ранее. Эксперименты на животных являются важным источником информации. Например, именно таким образом была подтверждена роль гиппокампа в обучении. На практике показателем «оперативной памяти» считается способность удерживать в памяти информацию о сигнале в течение нескольких секунд. Такое объяснение применимо к оперативной памяти для запахов и даже для преднамеренных движений глаз.

О когнитивной деятельности и об участии мозга человека получены обширные новые знания. Сложная задача состоит в том, как экспериментально разделить психические и нервные аспекты мышления и действий. Несмотря на достигнутый прогресс в понимании механизмов взаимодействия этих сфер, нам еще далеко до ясных представлений о динамических интегративных и интерактивных процессах, которые составляют существо человека.

9.0. Задания и упражнения к главе 2

9.1. Контрольные задания

1. Что мы узнали о памяти при рассмотрении случаев Клайва Уэйнга и пациента ХМ?

2. Какие области мозга участвуют в оперативной и в долговременной памяти? В зрительных образах и в воспроизведении пространственного плана местности?
3. Что такое внутренняя речь и как она связана с обычным познавательным процессом?
4. Какие ориентиры на изображениях структур мозга можно использовать для объяснения, что вы видите? Где находится затылочная часть? Как выглядит левая сторона? Правая сторона?
5. Сформулируйте понятия оперативной памяти, избирательного внимания, разных видов долговременной памяти.

9.2. Графические упражнения

1. Проставьте обозначения на схеме, рис. 2.31.
2. Определите участки головного мозга по рис. 2.32.

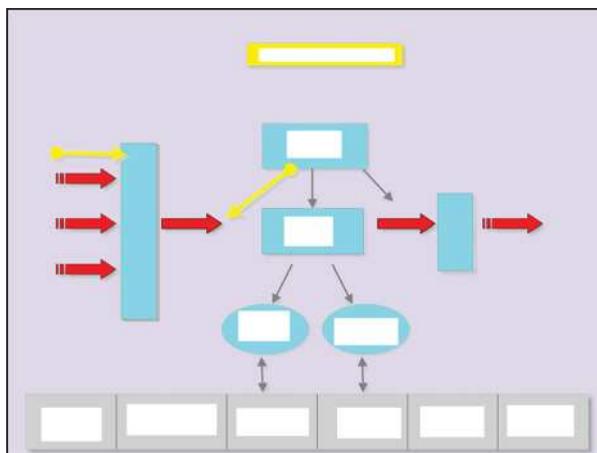


Рис. 2.31

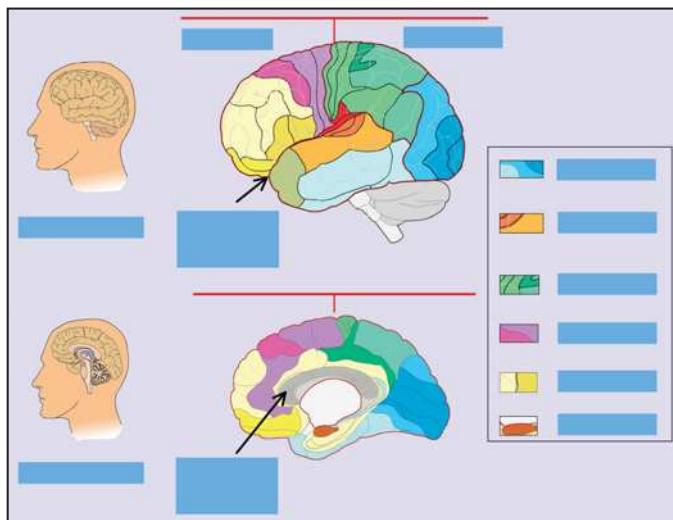
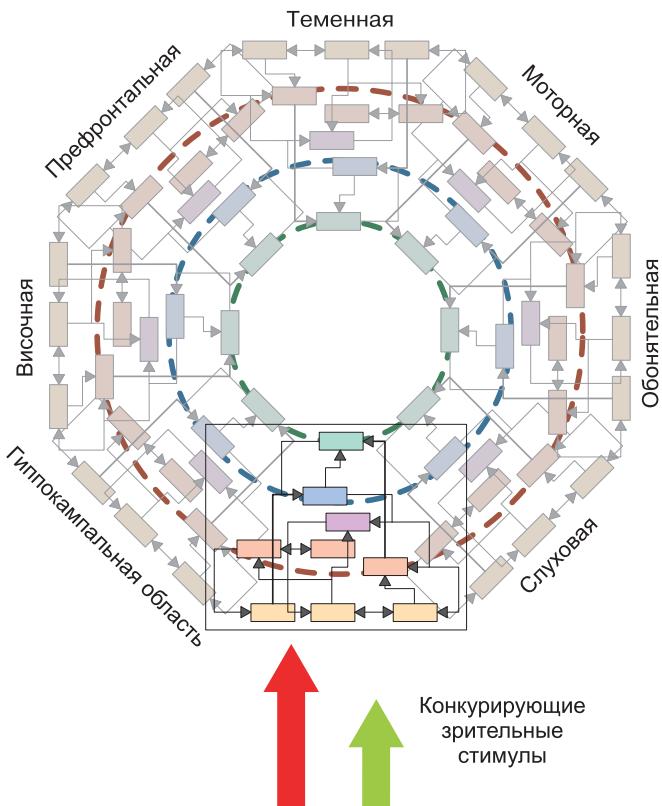


Рис. 2.32

Возможно, наиболее важной задачей науки является попытка понять, какие эволюционные события привели к развитию у мозга способностей к осознанию разных частей картины мира: цвета, звука, боли, удовольствия и многостороннего мысленного опыта.

Роджер Сперри (1976)



Упрощенная схема организации нейронов. Полезно представлять себе нейроны коры (как и многих других структур) в виде иерархической системы. В коре сигнал способен идти в любом направлении. На рисунке показан пример циклической иерархической структуры, в котором возможна коммуникация между зрительной, слуховой и другими областями коры. (Источник: Friston, 2003, с изменениями.)

Глава 3

Нейроны и связи между ними

Содержание

1.0. Введение	111
1.1. Реальные и идеализированные нейроны	113
1.2. Возбуждение и торможение	115
1.3. Обработка информации нейронами	117
2.0. Рабочие гипотезы	118
2.1. Упрощенный случай: рецепторы, пути и контуры	119
3.0. Массивы и карты	124
3.1. Карты переходят в другие карты	127
3.2. Массивы нейронов чаще всего имеют связи двух типов	127
3.3. Сенсорные и моторные системы работают совместно	127
3.4. Временная кодировка: рисунки спайков и ритмы мозга	129
3.5. Точки выбора в потоках информации	133
3.6. Обработка, обусловленная ожиданием	135
4.0. Адаптация и обучение массивов нейронов	138
4.1. Обучение по Хэббу: «Активирующиеся одновременно нейроны образуют соединения между собой»	139
4.2. Дарвинистский подход в нервной системе: выживают клетки и синапсы, наиболее приспособленные к данной задаче	143
4.3. Обработка символьной информации и нейронные сети	145
5.0. Координация работы нейрональных сетей	146
5.1. Функциональная избыточность	148
6.0. Заключение	149
7.0. Задания и упражнения к главе 3	150
7.1. Контрольные задания	150
7.2. Графические упражнения	150

1.0. Введение

В гл. 2 был дан краткий обзор функций мозга, таких как восприятие сигналов, рабочая память, внимание и исполнительный контроль. Их изучение значительно упростилось после внедрения томографических методов. Однако что мы знаем о процессах, происходящих на уровне нейронов? Может ли мы сейчас построить непротиворечивую теорию относительно событий на этом уровне?

Мы начнем с рассмотрения некоторых основных сведений относительно нейронов и связей между ними. В гл. 1 мы подчеркивали, что наука не только собирает данные, но и строит на их основе теорию, объясняющую наблюдения.

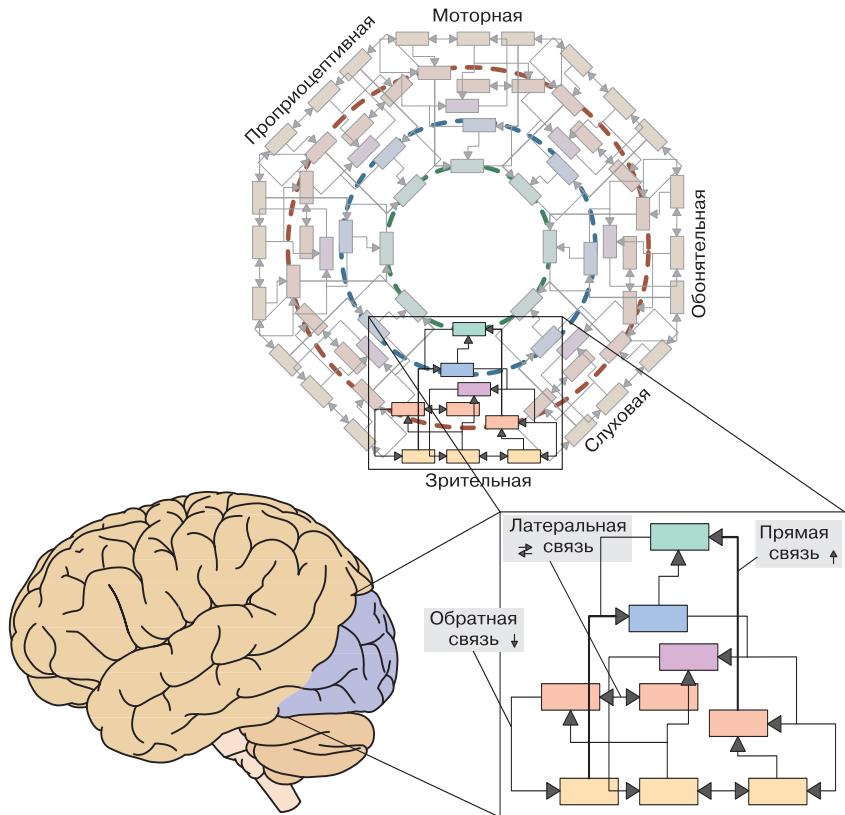


Рис. 3.1. Нейроны, сети и мозг. Три уровня организации — от нейрона до больших объединений сетей. Сенсорная и моторная кора часто рассматривается в виде иерархической структуры (Friston, 2003). В этом примере показано, как в зрительной коре затылочной доли происходит распознавание все более и более сложных объектов, а также влияние на височную и теменную доли. Схема в верхней части рисунка представляет архитектурную организацию всей коры. (Источник: Friston, 2003.)

Люди изучают нейроны вот уже два века, и те упрощения, которые мы будем здесь использовать, основаны на огромном количестве информации. Однако, как и любое другое упрощение, оно может в какой-то момент перестать нас удовлетворять. В этом случае мы будем вынуждены внести в модель соответствующие изменения.

Основными клетками мозга являются нейроны, высококонсервативные с эволюционной точки зрения. Они сохранились в относительно неизменном виде в течение многих сотен миллионов лет, и даже очень разные виды животных имеют одинаковые типы нейронов. Со многих точек зрения нейроны не отличаются от остальных клеток, но есть то, что выделяет их среди остальных: специализация на электрохимической сигнализации, благодаря которой они способны принимать входящий сигнал на дендритах и посыпать электрохимический сигнал вдоль аксона. Весь мозг можно рассматривать как сверхсложную структуру, состоящую из связанных между собой нейронов (рис. 3.1).

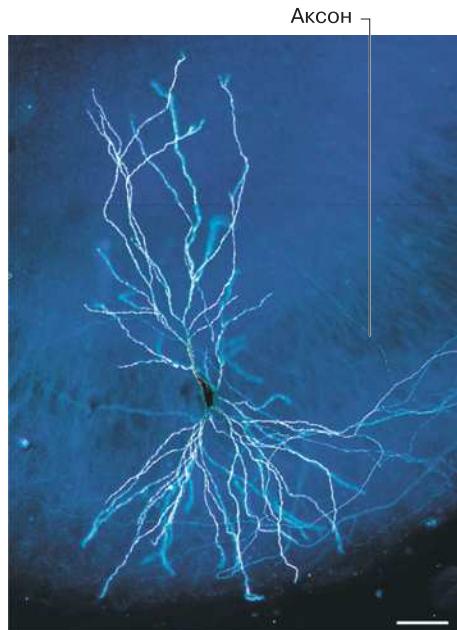


Рис. 3.2. Отдельный нейрон. Микрофотография отдельного биполярного нейрона. Кортикальные нейроны могут иметь до десяти тысяч дендритов и как минимум один аксон. Все эти образования имеют на концах синапсы, необходимые для связи с другими нейронами. Фотография тем не менее не дает представления о трехмерной разветвленной структуре нейрона. (Источник: Standring, 2005.)

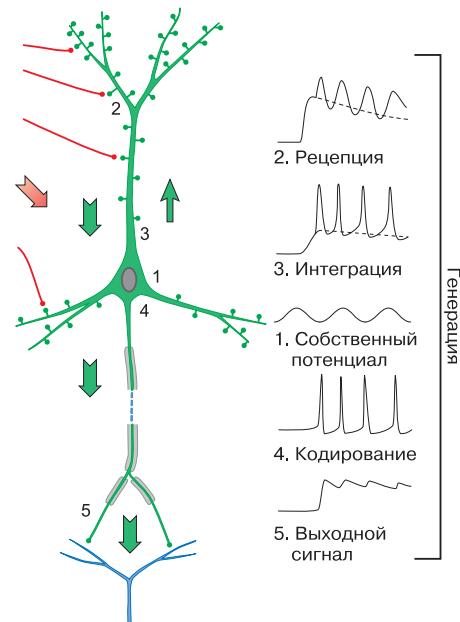


Рис. 3.3. Идеализированный нейрон. Упрощенный нейрон с дендритами в верхней части рисунка; корешки дендритов показаны в виде узлов. Дендриты получают входящие сигналы и генерируют деполяризующие мембранные потенциалы (рецепция). Когда деполяризующий потенциал на дендрите превышает пороговый на короткое время (интеграция), происходит деполяризация мембраны аксона — волна ПД по принципу «все или ничего» (кодирование). Волны потенциала действия на аксоне вызывают высвобождение нейромедиатора на терминалиях аксона, и процесс повторяется на следующем нейроне. (Источник: Bugne и Roberts, 2004.)

Дендритами и аксонами называют выросты тела нейрона; один нейрон может иметь до десяти тысяч дендритов и один аксон (рис. 3.2 и 3.3). Потенциал действия (ПД) проходит по аксону значительно медленнее, чем электрический ток в компьютере, однако многие задачи наш мозг выполняет гораздо лучше современных компьютеров. В настоящее время компьютеры далеко отстают от человека в задачах восприятия, языковой коммуникации, семантической памяти, контроля движения и творчества.

1.1. Реальные и идеализированные нейроны

Мозг можно сравнить с тропическими лесами Амазонки, в которых по настоящее время остается неописанным огромное число видов животных и растений.

Для начала мы познакомимся с генерализованным нейроном, который тем не менее далеко не всегда удовлетворительно отражает реальное положение дел. На самом деле существует огромное количество разнообразных нейронов, нейроактивных веществ и потенциальных механизмов обработки информации. Первым нашим упрощением будет рассмотрение только интегративного нейрона (см. рис. 3.3). Этот классический нейрон принимает сигналы от других нервных клеток при помощи возникающих на дендритах деполяризующих потенциалов. Если суммарный потенциал дендрита превышает -50 мВ, то по аксону нейрона проходит быстрораспространяющаяся волна потенциала действия (см. рис. 3.3 и 3.5).

Классический нейрон передает сигнал путем проведения по аксону волны потенциала действия от тела клетки к аксонным терминалам. На терминалях происходит выделение нейромедиатора в синаптическую щель. Нейромедиатор вызывает деполяризацию постсинаптической мембраны. Этот процесс схематически представлен на рис. 3.4 и 3.5. Нейробиология концентрирует внимание на связях и взаимодействии нейронов. Рассмотрение таких связей удобно начинать как раз с генерализованного нейрона.

Несмотря на всю потрясающую сложность мозга, идеи, помогающие нам в его исследовании, относительно просты. Но простые составные части способны образовывать крупные системы. Существует огромное количество способов объединения нейронов в каскады, контуры и сети.

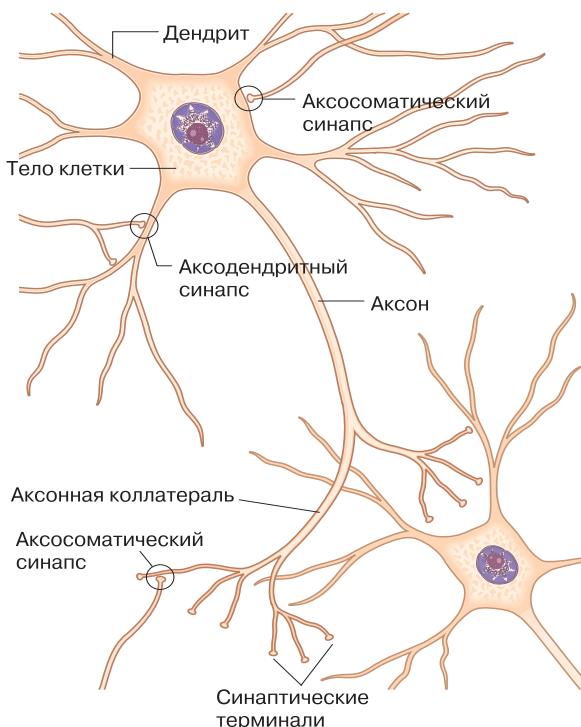


Рис. 3.4. Два нейрона соединены при помощи синапса. Помните, что некоторые синапсы могут работать в обе стороны. (Источник: Вугне и Roberts, 2004.)

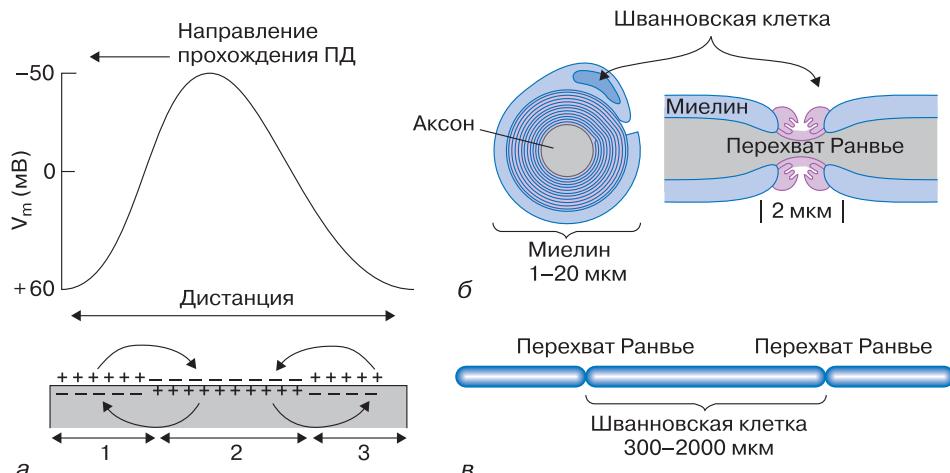


Рис. 3.5. Прохождение сигнала по аксону. (а) Прохождение сигнала по аксону обеспечивается за счет прохождения ионов через соседние участки мембраны. На рисунке область 2 деполяризуется, в то время как область 3 уже сгенерировала потенциал действия и в настоящее время гиперполяризована. Потенциал действия пойдет дальше за счет деполяризации области 1. (б) Миелинизированные аксоны обернуты специализированными шванновскими клетками. Мембрана аксона открыта только в областях перехватов Ранвье. (в) Потенциал действия миелинизированного аксона регенерируется в областях перехватов. Миелинизированные аксоны обладают повышенной по сравнению с немиелинизированными скоростью проведения. (Источник: Ramachandran, 2002.)

1.2. Возбуждение и торможение

Классические нейроны соединяются при помощи синапсов (рис. 3.6), которые могут быть возбуждающими и тормозящими. С их помощью вероятность прохождения ПД по аксону постсинаптического нейрона может быть как увеличена, так и уменьшена. Нейрон коры головного мозга может иметь несколько десятков тысяч входящих и около десяти исходящих синапсов. Активность нейрона опосредована десятками факторов — циклом сна и бодрствования, доступностью предшественников нейромедиаторов и многими другими. Все эти факторы влияют на вероятность прохождения сигнала между двумя нейронами и могут быть представлены в виде синаптических весов. Таким образом, все разнообразие нейронов можно с успехом представить в виде интегративного нейрона, а все способы межнейронной коммуникации — в форме вероятности прохождения сигнала между нейронами.

Нейроны крайне разнообразны по форме, характеру ветвления и типам синапсов. Существует по меньшей мере шесть основных нейромедиаторов и не менее тридцати «менее важных», в основном являющихся нейропептидами. Также в нервной системе имеются электрические синапсы, в которых передача сигнала происходит без помощи медиатора; они, как оказалось, распространены гораздо шире, чем полагали ранее. Даже дендриты отдельной клетки, по всей видимости, способны к обработке информации. Имеются также данные, что способна принимать участие в обработке информации и нейроглия — поддерживающая ткань нервной системы. И это далеко не полные данные относи-

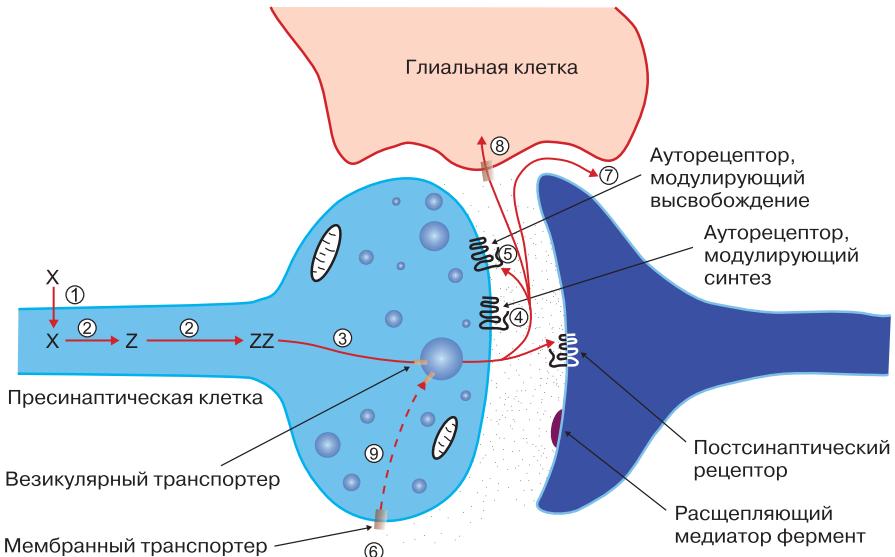


Рис. 3.6. Типичный синапс. Клетки, образующие синапс, называют пресинаптической (голубая) и постсинаптической (синяя). Прохождение ПД по аксону пресинаптической клетки вызывает высвобождение нейромедиатора, диффундирующего в синаптическую щель и понижающего мембранный потенциал постсинаптической клетки. Некоторые элементы этой биологической системы показаны на этом рисунке. (Источник: Standring, 2005.)

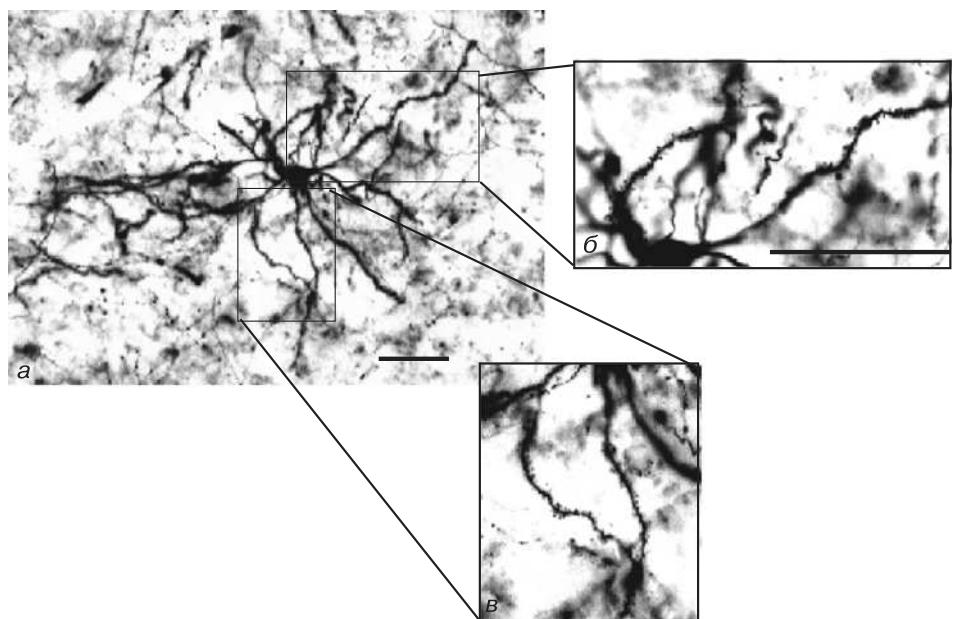


Рис. 3.7. Микрофотография единичного нейрона базального ганглия. Обратите внимание на выросты дендритов, часто несущие синапсы. Длина линейки 50 мкм. (Источник: Paxinos, 2004.)

тельно функционирования нервной системы. К примеру, более ста лет считалось, что после рождения новых нейронов не образуется. На настоящий момент известно о существовании в некоторых частях взрослого головного мозга стволовых клеток. Образование новых синапсов идет в течение всей жизни; для образования новых синапсов отростки дендритов способны образовываться за несколько минут (рис. 3.7). Таким образом, очевидно, что генерализованный нейрон отражает лишь часть общей картины. И новые доказательства этому утверждению будут в ближайшие годы только прибывать.

В 2004 г. Шеперд (Shepherd) писал:

Представление о нервной клетке как о независимой единице ... продолжает быть основой наших представлений о нервной системе. Тем не менее на данный момент очевидно, что нейрон представляет собой только один из уровней организации нейрональных контуров и систем. В настоящий момент мы осознаем, что функционирование нервной системы имеет множество уровней организации, некоторые из которых лежат внутри нейрона, а некоторые обусловлены межнейронными взаимодействиями.

1.3. Обработка информации нейронами

Так что же позволяет нам ограничиваться изучением упрощенных нейронов? Возможно, самым весомым аргументом в их пользу является успех моделей нейронных сетей, на протяжении нескольких последних десятилетий использующих именно упрощенные нейроны. Искусственные нейронные сети использовались для моделирования многих функций мозга — распознавания элементов изображений, управления роботами, обучения и улучшения функционирования на основе опыта. Большинство моделей, основанных на искусственных нейронных сетях, относительно небольшого масштаба и ограничены по функциям. Ни одна из них даже не приближается по сложности к мозгу. Однако во многих случаях такие сети выполняли задачи лучше, чем компьютерные программы, основанные на логике и математике. Важно помнить о том, что искусственные нейронные сети, как указано в их названии, — творение человеческих рук. И тем не менее они помогают нам понять принципы работы реальных нейронных сетей в мозге.

В истории науки немало примеров того, как новые математические методы помогали решить дотоле неразрешимые проблемы. Так же и нейросети помогают нам понять работу нервной системы. Математическая основа нейросетей с момента их создания значительно улучшилась. По всей видимости, существует довольно ограниченный набор базовых архитектур, аналогичных сетям мозга.

Нейробиологов в первую очередь интересуют те нейросети, которые основаны на известных свойствах групп нейронов и связей между ними. Так искусственные нейросети могут служить моделями для изучения реальных структур в мозге.

Помимо упрощенного нейрона, изображенного на рис. 3.3, мы также будем использовать упрощенный синапс. Как уже указывалось выше, мы ограничимся рассмотрением синапсов только двух типов — возбуждающего (повышающего вероятность прохождения ПД на постсинаптическом нейроне) и тормозящего (понижающего такую вероятность). Глутамат — наиболее распространенный медиатор в ЦНС — является возбуждающим. ГАМК (гаммааминомасляная

кислота) является наиболее распространенным тормозным медиатором. Таким образом, наша упрощенная модель все же отражает определенную часть реальной картины.

2.0. Рабочие гипотезы

Мы обсуждали использование упрощенных и идеализированных нейронов для описания основ возбуждения и связи нейронов. Далее мы будем использовать эти предположения в качестве рабочих гипотез при рассмотрении нейронов и их связей.

1. *Интегративный нейрон.* Мы примем, что нейроны работают путем последовательного добавления деполяризующих потенциалов к мембранныму до превышения некоторого порогового значения (в настоящих нейронах — приблизительно -50 мВ). Когда это происходит, по аксону проходит волна потенциала действия по принципу «все или ничего».
2. Синапсы могут быть как *возбуждающими*, так и *тормозными*. Таким образом, мы можем выразить вклад синапса в вероятность возбуждения нейрона В нейроном А в виде одного числа. Это число называется *весом соединения*, или *синаптическим весом*. Значения синаптического веса варьируют в пределах от -1 до $+1$. Синаптический вес $+1$ означает $100\%-ю$ вероятность того, что постсинаптический нейрон сгенерирует аксональный ПД; синаптический вес -1 означает $100\%-ю$ вероятность предотвращения генерации аксонального ПД. Могут встречаться и более сложные случаи, однако это хорошее первое приближение. Широкий набор нейромедиаторов можно достаточно успешно заменить значением вероятности прохождения сигнала — весом соединения.
3. Второй причиной использования упрощенных нейронов и синапсов при моделировании является то, что сравнительно простой математический аппарат нейросети с большим успехом моделирует многие функции нервной системы. *Нейросети* способны осуществлять распознавание рисунков, как это делают сенсорные системы, хотя такие модели и значительно проще, чем любая из известных на сегодняшний день структур мозга. Нейросети способны учиться и хранить информацию способами, сходными с теми, которые, как полагают, имеют место в настоящих нейронах. С момента своего появления несколько десятилетий назад искусственные нейросети применялись в самых различных областях, начиная с компьютерного распознавания лиц и заканчивая предсказанием обстановки на рынке ценных бумаг. Такое применение также важно с научной точки зрения, поскольку дает нам представления для выяснения механизмов, позволяющих мозгу делать то же самое. Мы должны быть готовы к тому, что механизм, работающий в мозге, будет далек от модели нейросетей, но она все же может служить отправной точкой.
4. Нейроны способны образовывать односторонние пути, подобные зрительному тракту, оканчивающемуся в таламусе (латеральном коленчатом теле). Тем не менее односторонние пути весьма редки. Гораздо обширнее распространены двухсторонние пути, в которых информация движется в обе стороны, и сети, в которых активность точки А обуславливает активность точки В, и наоборот. Это обстоятельство часто именуют *возвратными соединениями* (Edelman, 1989).

5. Как мы впоследствии увидим, в нервной системе распространены *массивы* нейронов, часто именуемые *картами*. Кора больших полушарий представляет собой огромный шестислойный массив, состоящий примерно из 10 миллиардов нейронов с триллионами синапсов. Сетчатка глаза также представляет собой массив, на этот раз трехслойный (см. гл. 6). Практически любая сенсорная поверхность представляет собой массив рецепторов и нейронов, осуществляющих первичную обработку и передачу информации. Массивы также обнаружены в сенсорных ядрах таламуса и в четверохолмии. Распространенность массивов в мозге также можно принять в качестве полезной рабочей гипотезы.
6. *Хэббовские совокупности клеток*. Когда нейроны образуют связи, полученный в результате паттерн активности может быть как стабильным, так и нестабильным. Нестабильные паттерны, как правило, отмирают, тогда как стабильные сохраняются в течение довольно долгого времени. Такие стабильные паттерны часто называют *совокупностями клеток*; введение этого термина часто приписывают Дональду Хэббу. Хэббовские совокупности клеток могут состоять как из близко расположенных клеток, так и из клеток, отстоящих друг от друга на значительное расстояние. Совокупности клеток, включающие как возбуждающие, так и тормозные синапсы, как правило, отличаются повышенной стабильностью. Короткоживущие соединения в мозге имеют в основном электрохимическую природу, тогда как долгоживущие требуют синтеза белка.

2.1. Упрощенный случай: рецепторы, пути и контуры

Хотя рефлекторные дуги активируются внешним воздействием, они тем не менее полностью интегрированы в выполнение произвольных движений. К примеру, вы поворачиваете голову из стороны в сторону, когда читаете эту статью. Таким образом, вы обеспечиваете выполнение произвольной задачи, а ваши глаза тем временем обеспечивают фокусировку. Это — одно из важных свойств сенсомоторной адаптации, причем осуществляющееся без участия произвольных механизмов. Окуломоторная координация сложнее, чем обычная рефлекторная дуга.

Произвольные действия, подчиненные внешним целям, у людей ассоциированы с корой. Сложные субкортикальные системы также задействованы в планировании и исполнении различных действий. Спинномозговые центры способны выполнять команды высших структур, используя сенсомоторные рефлексы; также они посыпают в мозг сигналы обратной связи. На всех уровнях контроля движения имеется как *эндогенный*, так и *экзогенный* (сенсорный) входы, как осознанные, так и неосознанные (Goodale and Milner, 1992). Таким образом, хотя и существует некоторое количество простых рефлексов, таких как знаменитый коленный рефлекс, показанный на рис. 3.8, рефлексы редко работают изолированно. В норме они служат для выполнения обусловленных корой задач.

Рефлексы являются врожденными механизмами. Они образуются в процессе развития; некоторые из них впоследствии исчезают, как, например, младенческий хватательный рефлекс. Однако приобретенные непроизвольные процессы рефлексами не являются. Они представляют собой сложные процессы,



Рис. 3.8. Простая рефлекторная дуга. Если человека, положившего ногу на ногу, несильно ударить под коленную чашечку, то его верхняя нога подпрыгнет вверх. Это и есть знаменитый коленный рефлекс, номенклатурно называемый пателлярным. Этот рефлекс является классическим спинномозговым рефлексом, обусловленным простейшей рефлекторной дугой. Афферентный нейрон реагирует на механическую стимуляцию и преобразует ее в сигнал, идущий в спинной мозг. Там вставочный нейрон передает сигнал моторному, который заставляет мышцы сократиться. (Источник: Standring, 2005.)

называемые автоматизированными навыками, и зависят от практики. Так, вы, читая эту книгу, прекрасно отличаете друг от друга буквы *b* и *p*, тогда как для человека, незнакомого с алфавитом, сделать это куда сложнее. При разговоре и письме контроль мышечных сокращений очень точный и большей частью бессознательный. Человек использует множество автоматизированных навыков для исполнения повседневных задач и нужд. Подобные навыки чаще всего бессознательные, не требуют значительных усилий и не требуют детального сознательного контроля. Их не следует путать с рефлексами. Автоматизированные навыки изначально находятся под контролем коры, однако после интенсивной практики они постепенно переходят под контроль субкортикальных структур. (Haier *et al.*, 1992; Chein and Schneider, 2005).

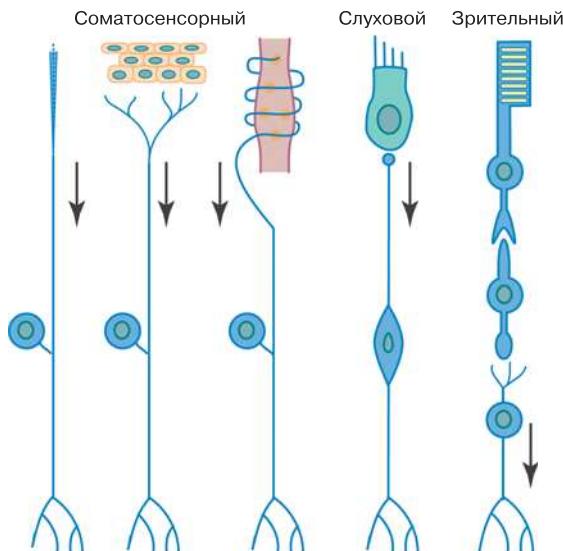


Рис. 3.9. Рецепторы преобразуют внешнее воздействие в нейрональный сигнал. Хотя показанные здесь рецепторы принадлежат разным сенсорным системам, они сходны как по структуре, так и по функциям. Все они кодируют внешнее физическое воздействие в форму нейрональных сигналов. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

Каждый сенсорный нерв может содержать несколько параллельных каналов, каждый из которых проводит несколько различающуюся информацию. Так, зрительный тракт имеет канал передачи цвета, называемый мелкоклеточным, и канал передачи формы и размеров объекта, называемый крупноклеточным (рис. 3.9). Точно так же соматосенсорные пути сочетают каналы передачи прикосновения, давления, боли и некоторые другие.

Большинство сенсорных волокон оканчиваются в таламусе, где они передают сигнал нейронам, оканчивающимся в коре (рис. 3.10 и 3.11). Таламические ядра обеспечивают соединения. Зрение и осязание организованы топографически, сенсорные поля первичных рецепторов переходят в поля более высокого уровня. Слух организован тонотопически; массивы нейронов при этом соответствуют определенной частоте звука.

На своем пути от периферии к коре большая часть сенсорных путей пересекает плоскость симметрии тела. Эволюционное значение этого явления все еще не выяснено, но тем не менее оно чрезвычайно распространено в организмах как человека, так и других млекопитающих.

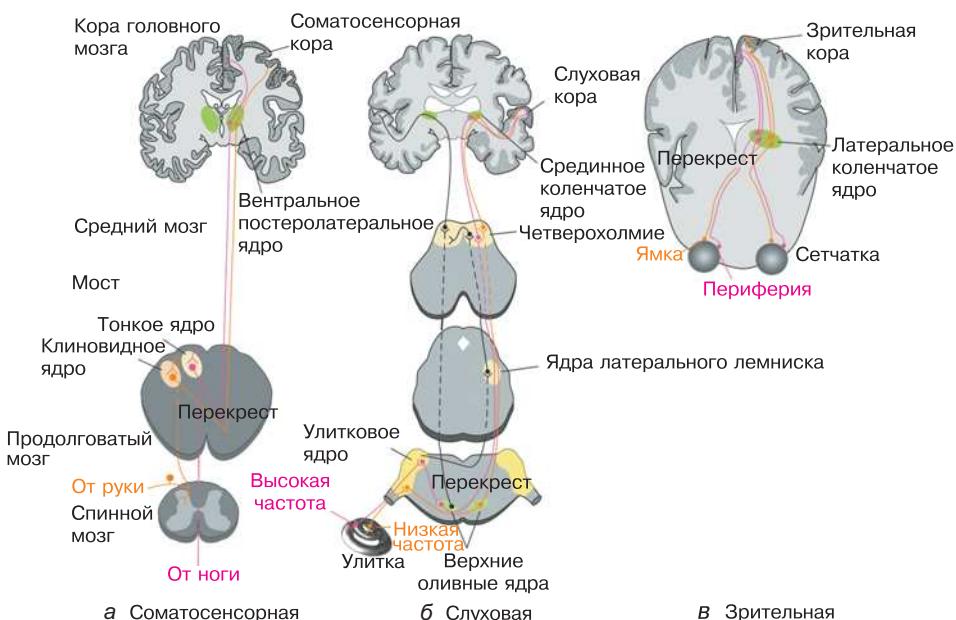


Рис. 3.10. Сходства сенсорных путей — осязание, зрение и слух. Все сенсорные системы начинаются с массивов рецепторов, таких как слои рецепторов прикосновения в коже или сетчатка глаза. После первичной обработки на месте сенсорная информация направляется для дальнейшей обработки в кору. Обратите внимание на то, что все три указанных сенсорных пути оканчиваются в ядрах таламуса (зеленые). Все эти пути также разделяются на две части, одна из которых оканчивается в противоположном полушарии. Это явление носит название перекреста. (Источник: Herdy *et al.*, цит. по Squire *et al.*, 2003, Elsevier.)

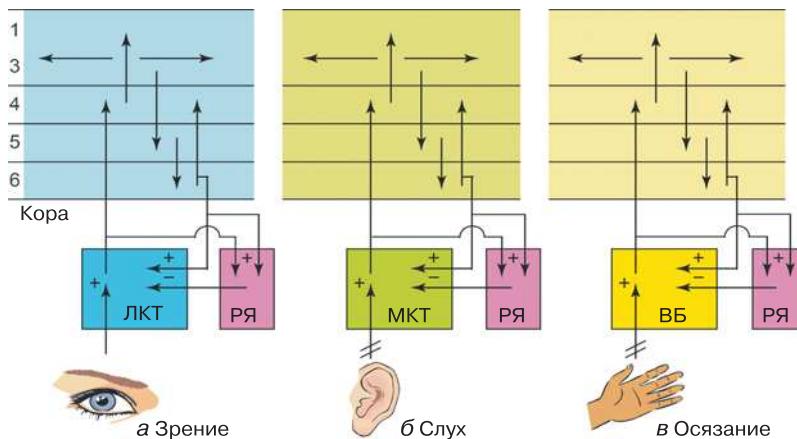


Рис. 3.11. Сенсорные органы взаимодействуют с ядрами таламуса. Таламус часто называют узловым центром мозга. Однако вполне возможно, что именно он является важнейшей его частью. Обратите внимание на то, что зрительная, слуховая и соматосенсорная информация, прежде чем попасть в кору, достигает таламуса. Вместе с тем из коры также поступают сигналы в таламус, что означает наличие непрерывного потока информации между корой и многочисленными таламическими ядрами. В некоторых случаях таламус усиливает активность коры, тогда как в других — тормозит или блокирует ее. Обратите внимание на сходство кортикульного входа и выхода всех трех систем. ЛКТ — латеральное коленчатое тело, РЯ — ретикулярные ядра, МГК — медиальное коленчатое тело, ВБ — вентробазальный комплекс ядер таламуса. (Источник: Alitto and Ursey, 2003.)

Хотя мы привыкли считать, что по различным путям сигналы идут только в одну сторону, на самом деле это редко является правдой. Так, сигналы от сетчатки в таламус идут в одном направлении, тогда как исходящий сигнал оттуда двунаправленный. До 90% нейронов, соединяющих таламус и зону V1, передают сигнал в обратном направлении — из зоны V1 в таламус. В слуховом анализаторе обратный поток сигналов идет непосредственно к рецепторам (см. гл. 5).

Таким образом, в большинстве сигнальных путей существуют петли обратной связи — такие, как в нейросети с двумя или более слоями (рис. 3.11). Идельман с соавторами придавали обратной связи особое значение, считая ее одним из основных свойств мозга (Edelman *et al.*, 1989). С этой точки зрения мозг представляется системой воздействующих друг на друга массивов и сетей.

2.1.1. Рецептивные поля и латеральные взаимодействия

Впервые гипотеза латерального ингибиования была предложена немецким физиком Эрнстом Махом в 1860-х гг. на основе того, что целостные визуальные градиенты воспринимались как разорванные. Эта гипотеза блестяще подтвердилась прямыми экспериментами (рис. 3.12). Латеральное ингибиование имеет место во многих системах мозга (рис. 3.13). В сетчатке соседние клетки ингибируют друг друга, благодаря чему яркая точка четко воспринимается на темном фоне (рис. 3.14). При прикосновении у соседних кожных рецепторов также наблюдается латеральное ингибиование. На высших уровнях организации мозга сходные семантические конструкции ингибируют друг друга,

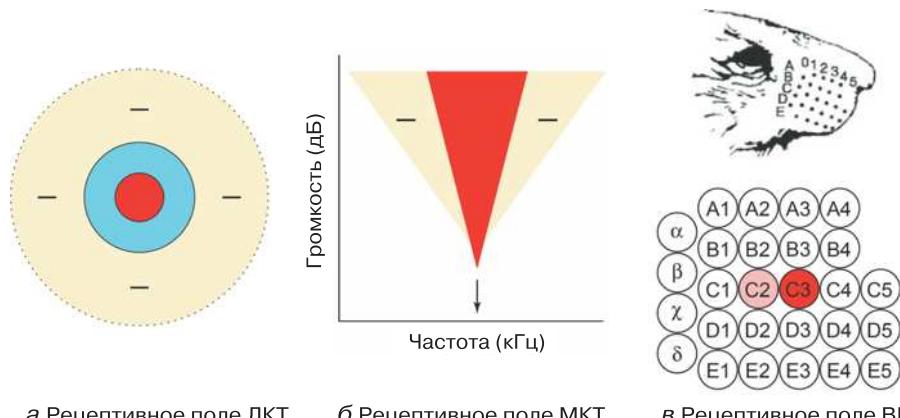


Рис. 3.12. Латеральные взаимодействия. Часто одна и та же стратегия используется в различных областях мозга. Слева показано рецептивное поле типа «Центр-периферия» латерального коленчатого тела. Свет падает в область красного пятна в центре, но не в окружающее кольцо. Нейроны реагируют на оба этих факта и усиливают контраст за счет взаимного ингибиования в одном и том же слое, называемого латеральным ингибиованием. Сходный механизм используется в рецептивном поле в центре, а также в колонках коры крысы, каждая из которых обрабатывает сенсорный вход одной вибриссы. По этой причине колонки часто выступают объектом исследования при изучении подобных процессов. Соседние вибриссы оказывают друг на друга ингибирующее влияние, имеющее место также в областях мозга человека, обрабатывающих звуковую и тактильную информацию, а также в области, контролирующей внимание. (Источник: Alitto and Ursey, 2003.)

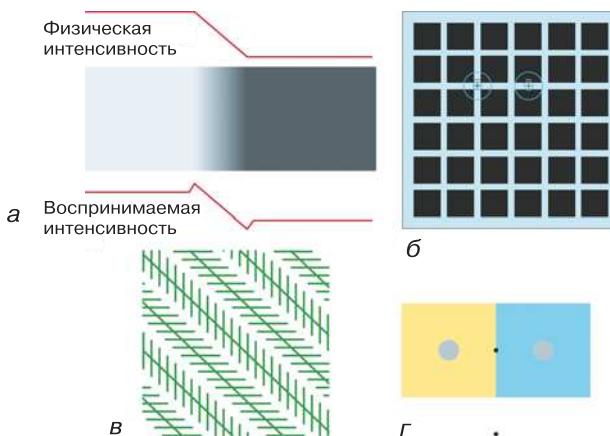


Рис. 3.13. Наглядная демонстрация латерального ингибиования. Впервые механизм латерального ингибиования был предложен немецким физиком Эрнстом Махом в 1860-х гг. на основе наблюдения восприятия непрерывного градиента как прерывистого. Гипотеза с того времени нашла неоднократное блестящее подтверждение. Заметьте, что влияние латерального ингибиования заметно при рассматривании близколежащих черных квадратов, восприятии противоположных цветов, а также при рассмотрении параллельных линий, пересеченные многочисленными наклонными отрезками. (Источник: Eagleman, 2001.)

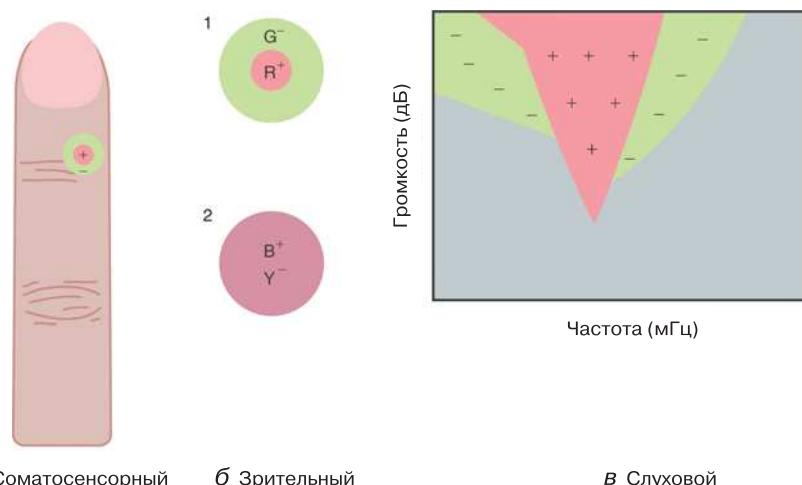


Рис. 3.14. Рецептивные поля вида «центр-периферия» в сенсорной коре. Картирование соматосенсорных (тиктильных), зрительных и слуховых сигналов осуществляется нейронами с рецептивными полями вида «центр-периферия», реагирующими на те или иные свойства сенсорного стимула, такие как расположение, цвет или частота. G — зеленый; R — красный; B — синий; Y — желтый

благодаря чему мы не путаем слова «астрономия» и «астрология». Как и многие другие нейрональные механизмы, обсуждаемые в этой главе, этот механизм появился рано в эволюционной истории и затем неоднократно повторялся во многих системах.

3.0. Массивы и карты

Как мы уже указывали ранее, массивы нейронов широко распространены в мозге. Массив представляет собой двумерную сеть нейронов. Когда массивы соответствуют пространственной организации той или иной структуры, их называют картами. Пространственные карты являются одной из форм пространственного кодирования в нервной системе. В мозге имеет место как временное, так и пространственное кодирование, наряду со многими другими способами кодирования и обработки информации. Пространственные карты являются наиболее наглядной формой пространственного кодирования (рис. 3.15 и 3.16).

Сетчатку часто представляют в форме трехслойной карты световых рецепторов, включая ганглиозные клетки, аксоны которых простираются от сетчатки до таламуса (точнее, его латерального коленчатого тела) (см. гл. 6). Клетки таламуса затем передают сигнал в первичную зону зрительной коры — зону V1 затылочной доли. Зона V1 также является картой зрительного входа — разные четверти поля зрения проецируются в разные же области этой зоны. Из зоны V1 зрительная информация передается в другие карты, некоторые из которых расположены в пределах зрительной коры, тогда как другие лежат вне ее. Разрешение после прохождения зоны V1 падает, поскольку зрительные карты высших уровней реагируют на более абстрактные стимулы, такие как лица и объекты, а также связаны с сетями, контролирующими внимание, эмоции и даже,

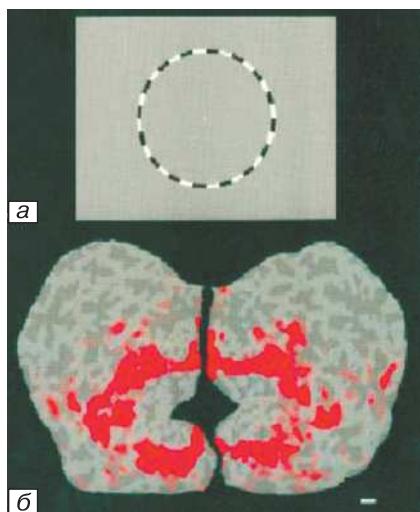


Рис. 3.15. Зрительный вход проецируется в соответствующие области коры. Tootell с соавторами (1996) показали, что окружность вокруг точки фиксации зрения вызывает соответствующую активность в зоне V1 зрительной коры. Авторы воспользовались топографическим представлением зрительного входа в области V1 и симметрией окружности относительно точки фиксации зрения. На рисунке показана уплощенная проекция зоны V1. (Источник: Tootell *et al.*, 1996.)

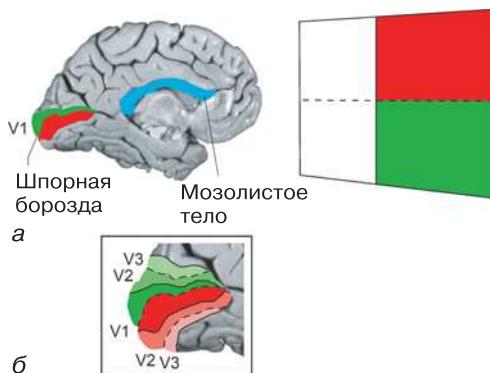


Рис. 3.16. Соотношение четвертей поля зрения с областями зрительной коры. Заметьте, что в зоне V1 разные четверти поля зрения проецируются в разные области. Нижняя правая четверть проецируется в верхнюю половину зоны V1 левого полушария. Первичные зрительные поля сосредоточены в затылочной области коры вокруг зрительной борозды. (Источник: Zeki, 2003.)

возможно, принятие решение. И хотя эта схема сильно упрощена, она весьма точно отражает реальное положение дел.

Такая соматосенсорная информация, как информация о прикосновении и боли, также обрабатывается кортикальными картами. Другие чувства, такие как слух, вкус и обоняние, гораздо меньше ассоциированы с положением рецепторов, однако в слуховой коре имеется картоподобный клиновидный регион. Таким образом, даже информация от не ассоциированных с пространством органов чувств обрабатывается массивами и картами нейронов. После обработки информации от сенсорных систем комбинируется в теменной области коры с использованием массивов, объединяющих тактильную, слуховую и зрительную информацию в комплексные карты. Они могут быть привязаны к телу (эгокентрическая карта) или ко внешнему объекту (аллоцентрическая карта). Таким образом, наш мозг организует огромные количества входящей информации так, чтобы отражать положение окружающих объектов. Моторная кора, как вы можете догадаться, также выглядит как непропорциональная карта скелетных мышц тела (см. гл. 5).

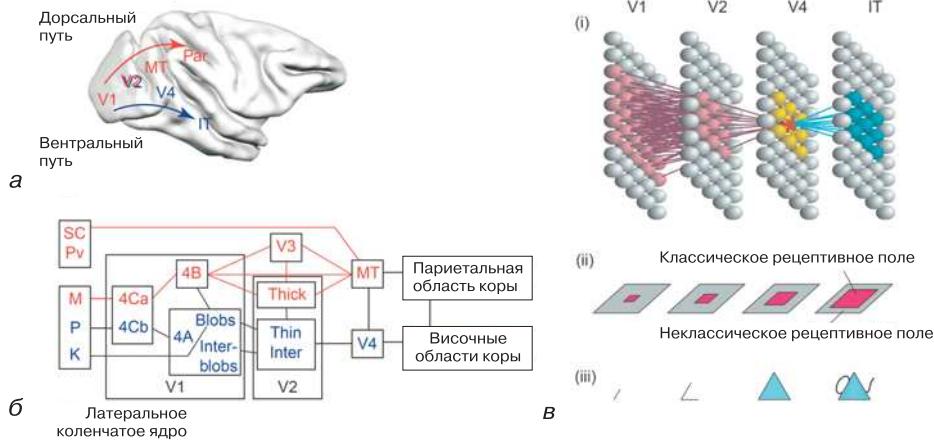


Рис. 3.17. Зрительные карты макаки. Зрительный анализатор макака-резуса часто изучается по причине его сходства с таковым у человека. Слева показаны основные зрительные пути коры макаки. Каждый из них ведет от одной карты к другой. Начиная с зоны V1 импульс направляется в последующие зоны с сохранением топографии сигнала. Верхний путь чувствителен к положению, и по этой причине его часто именуют путем «где». Нижний путь проводит информацию относительно цвета, формы, контраста и природы объекта; по этой причине он носит название пути «что». Полагают, что активность этого пути прямо связана с осознанными зрительными ощущениями, берущими начало, по всей видимости, в области опознания объекта. Путь «где» определяет область действия пути «что». Этот процесс не находится под прямым контролем сознания, однако обуславливает воспринимаемую локализацию объектов. (Источник: Lamme and Roelfsma, 200.)

Очень привлекательно думать, что все многочисленные карты сенсорной коры централизованно управляются некой структурой. Однако на самом деле это неверно. Слабым местом идеи о контролирующем центре представляется ее неспособность что-либо объяснить — она лишь передвигает вопрос на уровень выше, ведь и этот центр также нуждается в регуляции (рис. 3.17).

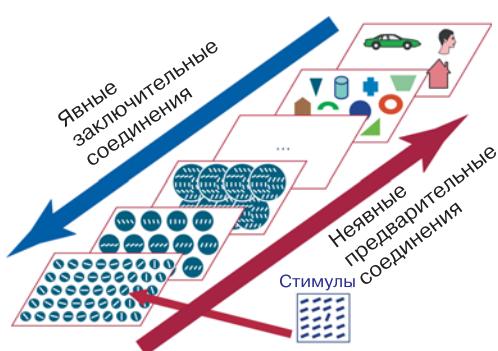


Рис. 3.18. Двусторонняя передача информации между массивами. Двусторонняя передача информации — распространенное в мозге явление. Поэтому может быть полезно представить зрительные области в виде слоев двунаправленной сети, а не в виде односторонних путей. Заметьте, что низшие слои чувствительны к простым стимулам, тогда как высшие — к сложным объектам, таким как лица. Существует тем не менее постоянный нисходящий поток информации. (Источник: Ahissar and Hochstein, 2004.)

Таким образом, главным вопросом относительно сенсорики на сегодняшний день является вопрос о том, как осуществляется высокоуровневая обработка воспринятой информации. И модель нейросетей предоставляет один из возможных ответов.

3.1. Карты переходят в другие карты

В нервной системе нередки случаи организации многих слоев нейронов в еще более сложные сети. Так, вся кора представляет собой шестислойную сеть, содержащую около 10 млрд нейронов. Иерархические структуры мозга представляют собой соединенные массивы нервных клеток.

3.2. Массивы нейронов чаще всего имеют связи двух типов

В процессе исследования зрительного анализатора был установлен один весьма неожиданный факт: большая часть аксонов, соединяющих таламические ядра с корой, направлены не от таламических ядер, а к ним. Более 90% аксонов между латеральным коленчатым телом и зоной V1 проводят информацию к латеральному коленчатому телу. На высших уровнях также существует двунаправленный поток информации, как между зонами V1 и V2 или V2 и V3. В свете идеи о иерархическом устройстве анализатора такой нисходящий поток информации может показаться странным. Однако далее мы убедимся, что двунаправленная передача информации — это норма, а не исключение (рис. 3.18). Однонаправленных потоков в коре очень мало. Этот факт заставляет рассматривать нейрональную сигнализацию как нечто куда более сложное, чем кажется изначально. Далее мы более детально рассмотрим двунаправленную сигнализацию. Рецептивные поля сенсорных нейронов по мере продвижения вверх по иерархической лестнице усложняются.

3.3. Сенсорные и моторные системы работают совместно

Хотя существует четкое анатомическое разделение между сенсорными и моторными путями, они тем не менее взаимодействуют между собой. Когда мы говорим, мы можем слышать себя. Когда мы идем, изображение на нашей сетчатке меняется. Видеоигры, представляющие собой по сути серию быстроменяющихся картинок, дают весьма достоверное ощущение движения. Мозг постоянно корректирует работу моторных систем на основании сенсорной информации и адаптирует сенсорные системы при помощи моторной активности. Классическая схема коры Фустера резко акцентирует на этом внимание (рис. 3.19). Информация в нервной системе непрерывно циркулирует между моторной и сенсорной системами, что необходимо для их синхронизации (Fuster, 2004; Kandel *et al.*, 2004).

Fuster (2004) предполагает, что сенсорные системы можно представить в виде иерархических систем, состоящих из иерархических систем низшего порядка, начиная с рецепторов и постепенно переходя ко все более сложным объектам (см. рис. 3.19). Моторные системы могут быть представлены в виде иерархической структуры противоположного направления, заканчивающиеся на мотонейронах. Тем не менее, как видно из диаграммы, идет непрерывный обмен информацией между двумя системами в процессе цикла от восприятия

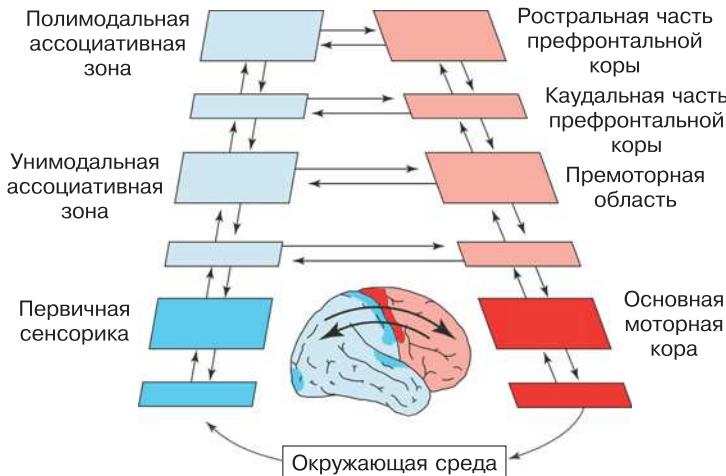


Рис. 3.19. Сенсорные и моторные иерархические системы сами организованы в иерархические системы. Фустер (2004) предположил, что вся кора может быть представлена в виде взаимосвязанных иерархических систем, расположенных в задней (сенсорной) и передней (моторной) частях коры. Информация из сенсорной коры направляется в унимодальную ассоциативную зону, что, как полагают, вызывает «побуждение» к действию. Выше полимодальные ассоциативные зоны комбинируют тактильные, слуховые и зрительные сигналы, а также взаимодействуют с передней частью префронтальной коры. Также не забывайте о постоянном притоке информации извне. Благодаря этому мы можем слышать собственную речь и видеть смену окружения при ходьбе. (*Источник:* Fuster, 2004.)

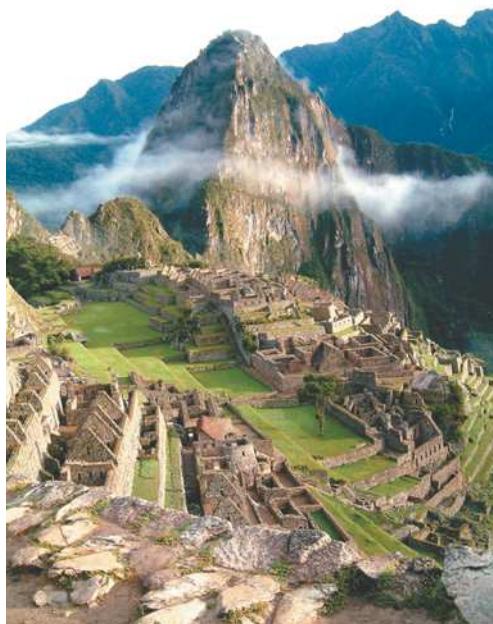


Рис. 3.20. Ступенчатая пирамида как иерархическая система. Полезно представлять себе иерархическое устройство мозга в виде ступенчатой пирамиды, подобной пирамиде инков Мачу-Пикчу. Уровни располагаются один над другим, но тем не менее сигнал может идти в различных направлениях. Так, люди могут передвигаться по пирамиде вверх, вниз и в сторону

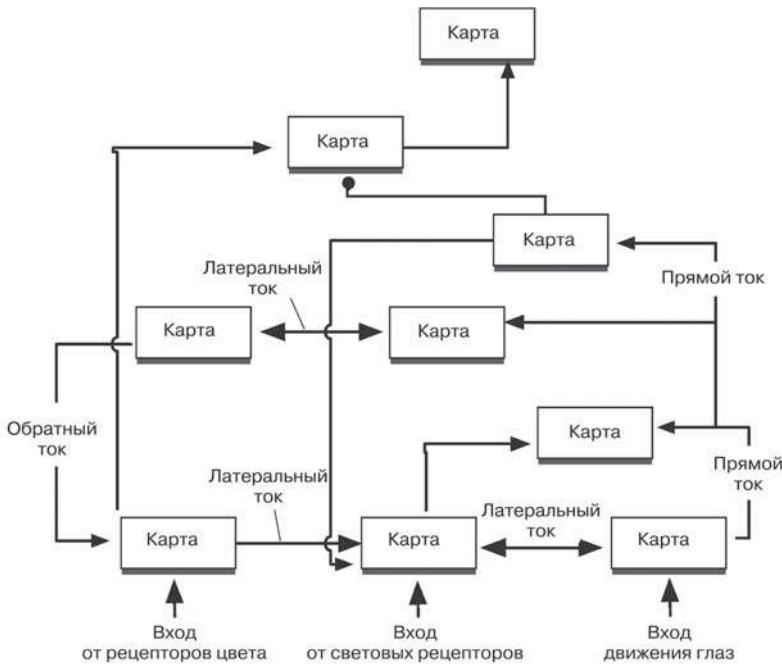


Рис. 3.21. Абстрактная иерархическая система. Заметьте, что, подобно ступенчатой пирамиде, в иерархической системе поток информации возможен во всех направлениях. Такое строение типично для сенсорных и моторных иерархических систем. (Источник: Friston, 2003, с изменениями.)

до действия, начиная с наименее сложного и заканчивая высшими уровнями планирования, мышления и анализа возможного развития событий (на рис. 3.20 показана иерархическая система из области архитектуры).

Friston построил очень полезную схему иерархической системы обработки информации (рис. 3.21), которую мы принимаем. В этой схеме каждый массив нейронов назван картой; карты существуют на разных уровнях, и сигнал может идти вверх, вниз и к другой карте того же уровня. Примеры подобного мы увидим в последующих главах.

Обратите внимание на то, что модель нейросетей часто использует разные термины для обозначения одних и тех же понятий. Так, термин «снизу вверх» аналогичен термину «прямой поток информации». Передача «сверху вниз» также называется «обратной связью» или «обратным потоком информации». Чтобы не путаться, просто поверните мысленно иерархическую пирамиду набок, и тогда направление «снизу вверх» станет для вас направлением «прямо».

3.4. Временная кодировка: рисунки спайков и ритмы мозга

Массивы, карты и иерархические структуры являются основой пространственного кодирования в мозге. Тем не менее в мозге имеет место также и временное кодирование. На рис. 3.22 показаны примеры двух различных рисунков спайков одного и того же нейрона. Время прохождения спайка относительно других

нейронов также содержит информацию, так же как положение стрелки на часах показывает текущее время относительно 24-часового цикла. Нейроны, подобные этому, могут выступать в роли водителей ритма для крупных популяций кортикальных нейронов (рис. 3.23). Другая гипотеза говорит о том, что быстрое прохождение серии спайков таламических нейронов опосредует пробуждение при значительном сигнале, таком как звук плача младенца. Эта гипотеза не лишена смысла, поскольку древесные обезьяны, к примеру, должны реагировать очень быстро, когда ветка дерева ломается.

Отдельные нейроны также имеют свои рисунки спайков. Так, слуховой нерв осуществляет частотное кодирование (см. гл. 5). При вибрации барабанной перепонки механическое ее движение передается слуховыми косточками на улитку, в которой вибрирующая жидкость стимулирует волосковые клетки.

Волосковые клетки и являются слуховыми рецепторами, отвечающими аксонным ПД на механическую стимуляцию. Их аксоны образуют слуховой нерв; при сравнительно низкой частоте звука частота прохождения сигналов по нему соответствует частоте колебаний барабанной перепонки. В этом случае имеет место кодировка простым преобразованием одного сигнала в другой. Это — временная, а не пространственная кодировка (см. разд. 3.5).

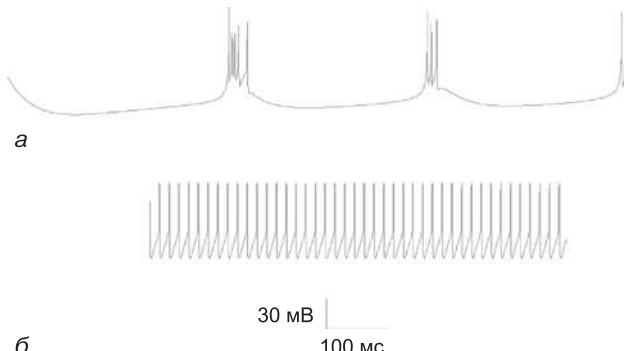


Рис. 3.22. Нейроны имеют различные рисунки спайков. Пространственное кодирование в мозге очевидно, однако также имеет место и изменение сигналов с течением времени. Здесь представлены результаты отведения мембранных потенциала от стимулируемых таламических нейронов. Эти нейроны имеют два различных рисунка спайков. (McCormick and Huguenard, 1992.) (Источник: White, 2002, из Ramachandran, 2002.)



Рис. 3.23. Регистрация активности единичного нейрона животного. Игольчатый электрод вводится безболезненно, поскольку в самом мозге отсутствуют болевые рецепторы. После имплантации электрод никак не препятствует свободным движениям кошки. Электрод принимает спайки единичного нейрона, показанные вверху справа. Поведение нейрона во времени отображается на экране компьютера. (Источник: Tsodyks et al., 1999.)

При рассмотрении электрической активности десятков миллиардов нейронов мозг поневоле начинает казаться огромным оркестром, а не одним инструментом. За сотни миллионов лет эволюции в мозге появились нейроны с самыми разными видами временного и пространственного кодирования (блок 3.1).

Блок 3.1. Некоторые способы визуализации нейрональной коммуникации

Нейрональные коммуникации можно визуализировать с использованием стандартных графиков.

На рис. 3.24(а) показана зависимость активности одного нейрона от активности другого. Регистрировались спайки целевого нейрона (постсинаптического) при прохождении спайка на пресинаптическом нейроне. Это позволяет оценивать эффективность синаптической передачи. Регистрировалась активность нейронов в такой зоне мозга, в которой четко прослеживается зависимость активности одного нейрона от активности другого. Пресинаптическая клетка принадлежит зрительному таламусу и связана с нейронами первичной зрительной коры — зоны V1 (см. гл. 6).

По вертикальной оси отложено количество спайков пресинаптического нейрона в единицу времени. Большинство нейронов имеет постоянную фоновую спайковую активность, поэтому интерес представляет только активность заметно больше фоновой. В этом примере активность двух нейронов очень тесно связана. Постсинаптическая клетка генерирует аксональный ПД спустя несколько миллисекунд после прохождения спайка по пресинаптическому нейрону. Таким образом, имеет место очень точная синаптическая передача сигнала через синапс.

На рис. 3.24(а) показан простейший пример взаимодействия двух нейронов. Однако гораздо чаще взаимодействия между ними носят гораздо более сложный характер. Зависимость активности одного нейрона от другого можно построить для двух любых связанных нейронов.

На рис. 3.24(б) показана корреляция на уровне целого мозга. На диаграмме кора человека показана как круг, причем глаза и нос находятся в верхней части рисунка. Черные линии показывают синхронный гамма-ритм по данным отведения внутричерепных электродов. (При помощи интракраниальных электродов обследуют больных эпилепсией перед хирургическим вмешательством.) Гамма-ритмом называют мозговой ритм на энцефалограмме в области от 25 до 120 Гц.

Больным эпилепсией демонстрировали вспышки света, находившиеся в левой и правой точках фиксации зрения (Doesburg *et al.*, 2007). На рис. 3.24(б) показан ответ

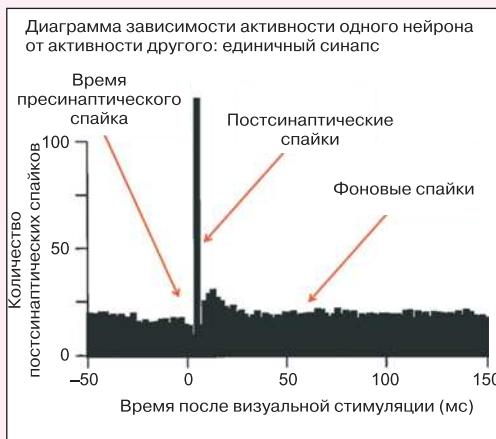


Рис. 3.24 (а). Диаграмма зависимости активности нейрона зрительной коры от активности таламического нейрона. (Источник: Sherman and Guillery, 1998, с изменениями.)

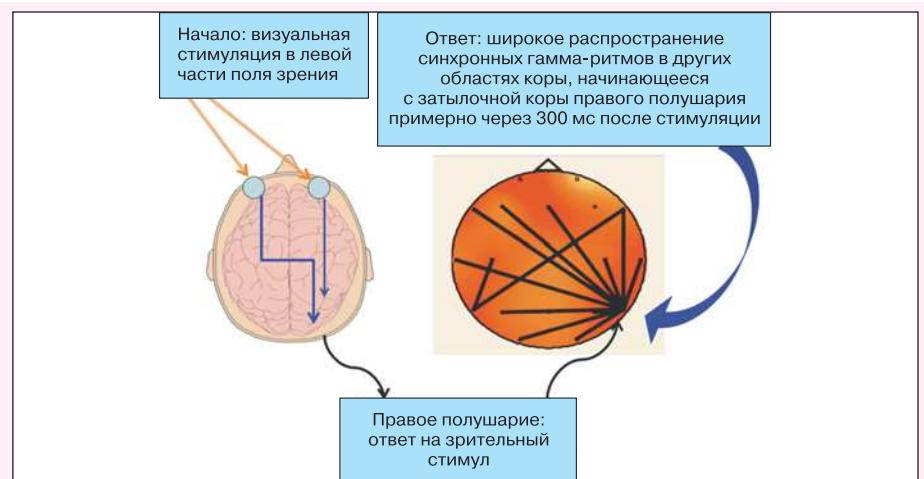


Рис. 3.24 (б). Схематическое изображение активности головного мозга в ответ на визуальную стимуляцию левого поля зрения, вид сверху. В левой части рисунка показан путь, пройденный сигналом, возникшим в ответ на визуальную стимуляцию. Черные линии на схеме головы в правой части рисунка обозначают синхронные гамма-ритмы, возникшие в зрительной коре и других частях коры, находящихся как в левом, так и в правом полушарии. Синхронные гамма-ритмы, как полагают, играют важную роль в передаче сигнала между областями коры, имеющей место при многих когнитивных задачах. (Источник: Doesburg *et al.*, 2007, с изменениями.)

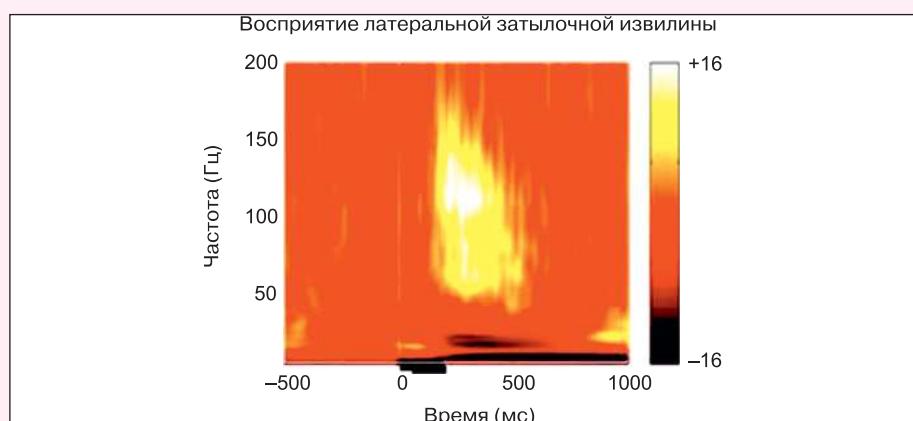


Рис. 3.24 (в). Зависимость частоты от времени, используемая для отображения результатов исследования нейрональной сигнализации в мозге. На таком графике ясно виден частотный характер электромагнитной активности в некоторый период времени после стимуляции, а также ее интенсивность. На рисунке показан масштабный выброс высокой интенсивности в гамма-области (около 50–150 Гц), начинающийся спустя 100 мс после стимуляции и резко идущий на убыль спустя 500 мс. Черные полосы в нижней части графика соответствуют снижению интенсивности сигнала в тета- и альфа-областях с частотой 4–12 Гц, длившемуся порядка одной секунды. Горизонтальная черная полоса под графиком соответствует длительности стимула (см. гл. 8). (Источник: Lachaux, J. P. *et al.*, 2007.)

мозга на демонстрацию вспышки в левой точке фиксации зрения. Из-за перекреста зрительного пути стимуляция левой точки фиксации приводит к возбуждению правой части зрительной коры. При возбуждении затылочная зона коры генерирует гамма-ритмы, которые вызывают ответы во многих других частях коры, о чем можно судить по высокой синхронности соответствующих гамма-ритмов. Подобная связанныя с задачами синхронность обнаружена во многих частях мозга (см. гл. 8).

Наконец, на рис. 3.24(в) приведена зависимость частоты от времени для активности мозга после зрительной стимуляции; приведенные данные получены Lachaux с соавторами (2007) с использованием магнитоэнцефалографа и транкрайиальных электродов в латеральной затылочной извилине, которая входит в состав зрительной коры. На графике по вертикальной оси отложена частота сигналов энцефалограммы, а по горизонтальной — время в миллисекундах, прошедшее после интересующего экспериментатора события, которым может быть, к примеру, демонстрация лица. Цвет на цветовой шкале отражает интенсивность электрической активности; желтый и белый цвета соответствуют наибольшей интенсивности.

Как вы можете видеть, имеет место взрывообразное повышение активности непосредственно после $t = 0$. Частота импульсов высокой интенсивности при этом составляет 50–150 Гц и длится примерно 100–500 мс после стимуляции. Графики такого типа широко распространены в когнитивной нейронауке, и важно понимать их. Черные полосы в нижней части рис. 3.24(в) соответствуют альфа-ритмам частотой 8–12 Гц, характерным для зрительных задач..

Литература

1. Sherman, S.M., Guillery, R.W. (1998). On the actions that one nerve cell can have on another. Distinguishing ‘drivers’ from ‘modulators’. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95(12), 7121–7126.
2. Lachaux, J.-P., Baillet, S., Adam, C., Ducorps, A., Jerbi, K., Bertrand, O., Garnero, L., Martinerie, J. (2007). A simultaneous MEG and intracranial EEG study of task-related brain oscillations. *International Congress Series*, 1320, 421–424.
3. Doesburg, S.M., Roggeveen, A.B., Kitajo, K., & Ward, L.M. (2007). Large-Scale Gamma-Band Phase Synchronization and Selective Attention Cerebral Cortex doi:10.1093/cercor/bhm073.

3.5. Точки выбора в потоках информации

Для нас было бы большим сюрпризом, если бы вдруг обнаружилось, что информация в мозге двигается по неразветвленным путям. Напротив, в путях следования информации имеется множество точек выбора, с которых она может быть направлена по нескольким различным путям или быть передана на уровень выше или ниже. Если вернуться к ступенчатой пирамиде на рис. 3.20, то такой разветвленный путь похож на путь человека к вершине: он может достичнуть ее прямым или окружным путем, а то и вовсе пританцовывая по пути.

По каким же признакам мы можем установить наличие точек выбора? Хотя анатомических доказательств в целом вполне достаточно, существует еще одно, дополнительное доказательство: человек и животные в своей жизни встречаются с целым рядом объектов, трактуемых неоднозначно. Большая часть слов разговорного языка имеет более одного значения (сознательно мы редко отмечаем этот факт, однако в этом легко убедиться, заглянув в словарь). На самом деле словарь недооценивает разнообразие смыслов слов, поскольку имеет значение

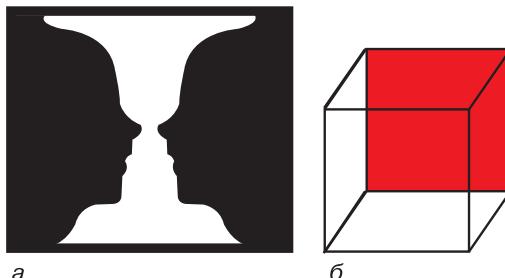


Рис. 3.25. Неоднозначные стимулы заставляют нервную систему делать выбор. Два общеизвестных неоднозначных рисунка: (а) Иллюзия «лицо-ваза» и (б) куб Неккера. Углы куба будут казаться направленными то внутрь, то наружу, если их рассматривать, не видя окружения. (Источник: Kim And Blake, 2005.)

не только само слово, но и, скажем, интонация, с которой оно было произнесено. Существует множество таких параметров, которые составитель словаря неспособен учесть, — в отличие от нашей нервной системы.

Зрительная картина мира подвержена постоянным изменениям, на которых наше сознание практически не фиксирует внимания. Солнечный свет изменяет свой цвет на закате. В лесу свет достигает поверхности, пройдя через светофильтры листьев деревьев. Стекла солнечных очков и даже обычные оконные также работают как светофильтры. Такие различия редко фиксируются сознанием, поскольку зрительная система стремится к поддержанию постоянства цветов, полагаясь в этом на память. Однако мозг тем не менее ведет обработку таких изменений и отделяет их от изменений цвета, которые должны достичь сознания. Животное не может позволить себе не заметить хищника, прячущегося в траве, только потому, что сейчас закат, или потому, что на него падает тень от близлежащих деревьев, равно как и по причине утреннего тумана. Для того чтобы выжить, мы должны иметь превосходную зрительную систему.

На рис. 3.25(б) показан знаменитый куб Неккера. На рис. 3.25(а) показана широко известная картинка, в которой можно увидеть и два человеческих лица, и вазу.

Вы можете сказать, что эти примеры искусственны и в реальности ничего подобного вам встретиться не может, однако вы будете неправы (рис. 3.26).

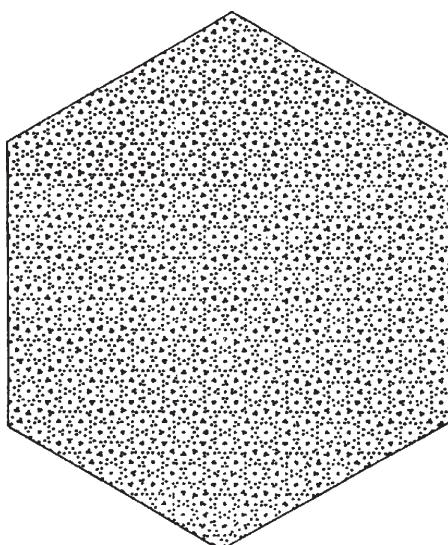


Рис. 3.26. Неоднозначно трактуемый объект. Что это такое? Форму подчас трудно бывает выделить и идентифицировать даже в естественной среде: вы можете убедиться в этом, попытавшись рассмотреть животное, прячущееся в кустах, птицу, летящую в тумане, или машину, приближающуюся со стороны солнца



Рис. 3.27. В какую сторону смотрит Хамфри Богарт? Лица — одни из самых важных среди окружающих нас объектов. Способность определять направление взгляда и выражение лица — одни из важнейших социальных навыков. (Источник: Wexler, 2001.)

Любой угол комнаты на самом деле представляет собой часть куба Неккера. (Чтобы убедиться в этом, достаточно свернуть в трубку лист бумаги и посмотреть через него на любой из углов комнаты. При этом его вершина будет восприниматься то как направленная к наблюдателю, то как направленная от него.)

Кошка, выслеживающая жертву, может осматривать дерево только одним глазом, тогда как другой глаз остается пассивным. Это приводит к явлению бинокулярной конкуренции — конкуренции между зрительными входами от разных глаз. Многие животные получают от разных глаз совершенно разные входы — такие животные, как кролики и олени, вообще не имеют участков перекрытия полей зрения, поэтому для них явление бинокулярной конкуренции невозможно.

Лица очень важны с биологической точки зрения для людей и прочих приматов. Импринтинг образа матери основан на опознании лица, так же как и конфронтации, половые взаимоотношения и многое другое. Однако лица также содержат неоднозначности. Взглядите на рис. 3.27. В какую сторону смотрит Хамфри Богарт? Какие эмоции выражает его лицо? На какой из фотографий он выглядит более скептическим или подозрительным?

3.6. Обработка, обусловленная ожиданием

Мозг постоянно имеет некоторые ожидания относительно встречаемых им внешних условий. Спускаясь по лестнице в темноте, мы ожидаем, что под ногой будет ступенька. При анализе неоднозначно трактуемых объектов ожидание обуславливает выбор наиболее приемлемого варианта трактовки. Многие слова в языке имеют больше одного значения, поэтому, даже читая это, вы вынуждены иметь дело с неоднозначностями. Мозг опирается не только на входящую информацию — он имеет множество причин выбора того или иного варианта, основанных на предсказании результата и ожидании. Латеральные процессы, как мы уже знаем, также играют важную роль при определении границ стимулов, как, например, при анализе зрительной информации. Как мы увидим позже, селективное внимание позволяет нам динамически изменять свои сенсорные предпочтения (см. гл. 8), а долговременная память увеличивает силу синапсов, ответственных за точное восприятие.

Карты и слои не следует рассматривать как единственные функциональные единицы мозга. Многие области коры связаны между собой, в результате чего возбуждение одной области приводит к возбуждению других. По этой причине

многие ученые считают, что всю кору целиком, наряду с сопутствующими областями, такими как таламус, следует рассматривать как одну функциональную единицу. Ее часто называют таламокортикальной системой. Тем не менее для того, чтобы понять, как эта сложная система работает, следует подробнее изучать ее отдельные части.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Пластичный мозг



Рис. 3.28. Пол Флетчер (Paul Fletcher, PhD), Институт поведенческих и клинических нейронаук Кембриджского университета (Великобритания)

В течение многих лет исследование обучения у человека и животных было связано с экспериментальной психологией. Причины этого вполне понятны: одним из основных свойств поведения животных является способность адаптироваться — выяснять, какие места или действия ведут к получению удовольствия, какие — к боли, а какие — несущественны. Помимо этого, следует помнить, что внешние условия непостоянны во времени. Условия или действия, ранее приводившие к полезным результатам, могут оказаться вредными, и животное должно адаптироваться к этому независимо от того, сколько раз до этого оно получало пользу от этого действия. Основным свойством мозга, таким образом, является приспособляемость. Однако какие изменения в структуре самого мозга приводят к такой приспособляемости? Подход, которым пользуется нейропсихология, а именно изучение повреждений мозга, для исследования приспособляемости не совсем удачен, поскольку процессы, лежащие в ее основе, динамичны и обусловлены пластичностью практически всего мозга, а не только отдельных его областей. Для этих целей гораздо лучше подходят методы визуализации структур мозга, получившие интенсивное развитие в два прошедших десятилетия. Хотя большая часть методов визуализации ориентирована на конкретную область, подчеркивая тем самым функциональное разделение, а не интеграцию, были предприняты попытки изучения обучения как системного процесса, включающего глобальные изменения структуры и функций мозга. С точки зрения функциональности, мозг представляет собой постоянно изменяющуюся систему, активность отдельных областей которой изменяется под воздействием опыта. Тем не менее подобное локальное изменение активности — лишь часть общей картины, поэтому более поздние методы визуализации разрабатывались с упором на исследование взаимного влияния областей, проявляющегося в усилении или ослаблении влияния одной области на другую. Недавние исследования показали, что человеческий мозг крайне чувствителен к побочным случайным взаимосвязям между слуховыми и зрительными стимулами (den Ouden *et al.*, 2009). Интересно отметить, что хотя добровольцы, участвовавшие в эксперименте,

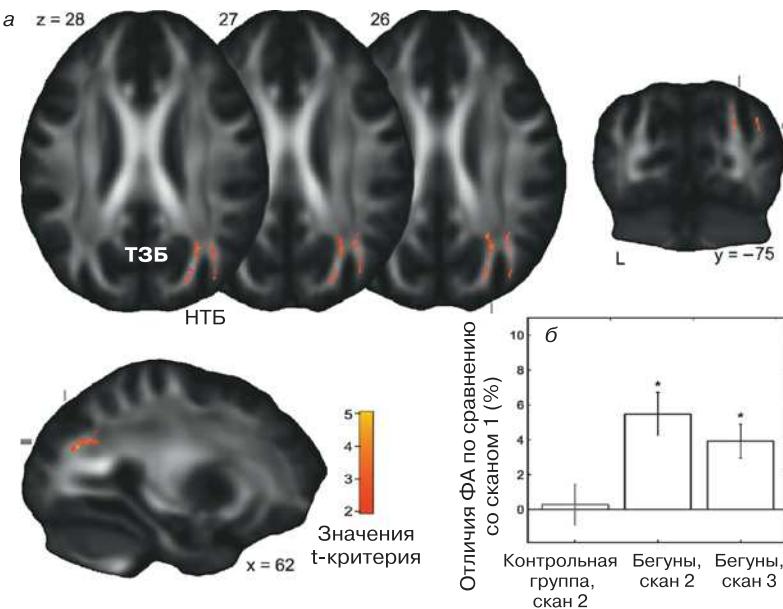


Рис. 3.29. Изменения белого вещества в мозге в результате беговых тренировок. (а) Цветные точки отражают кластеры (скорректированы относительно $p < 0,05$) достоверного увеличения ФА (фракционная анизотропия) последних тренировок по сравнению с более ранними, наложенные на усредненную карту ФА. (б) Среднее изменение изображения ФА кластера, указанного в (а), по сравнению со сканом 1. Планки погрешности отображают стандартные ошибки среднего (* — достоверное отличие по отношению к базовой линии, $p < 0,05$; НТБ — нижняя теменная борозда, ТЗБ — теменно-затылочная борозда). (Источник: Scholz *et al.*, 2009.)

и не были осведомлены о наличии таких взаимосвязей, наблюдалось усиление связи между первичной зрительной и слуховой зонами при воздействии на них подобных стимулов; при этом сами добровольцы даже не догадывались о том, что их мозг сравнивает стимулы. Возможно, эти данные помогут понять, каким образом некоторые люди способны при определенных обстоятельствах действовать как «интуитивные статистики» (Shanks, 1995).

Хотя изучение функциональных связей выглядит привлекательным, структурные основы таких связей остаются неясными. Тем не менее развитие технологий магнитно-резонансной томографии позволило начать изучение изменений структурных компонентов связи — трактов белого вещества — под влиянием обучения. Как было показано (Scholz *et al.*, 2009), обучение жонглированию вызывает изменения как в сером веществе, так и в упомянутых выше трактах (рис. 3.29). Это означает, что в результате обучения моторному навыку происходят изменения как в сером, так и в белом веществе мозга. Данные результаты стали поистине революционными, поскольку долгие годы считалось, что структура мозга неизменна. Подобные открытия, позволяющие рассматривать мозг как функционально и структурно лабильный орган, вне всякого сомнения являются шагом вперед в нашем понимании процесса обучения.

Макроанатомические изменения, сходные с описанными, непременно должны сопровождаться также изменениями на уровне синапсов, изучение которых предоставит гораздо более полное понимание приспособляемости мозга к изменяющимся

внешним условиям. Такое понимание само по себе послужит основой для изучения отклонений в процессах обучения, которые могут быть причиной многих психических заболеваний, таких как шизофрения (Fletcher, Frith, 2009).

Литература

1. den Ouden, H.E., Friston, K.J., Daw, N.D., McIntosh, A.R., & Stephan, K.E. (2009 May). A dual role for prediction error in associative learning. *Cerebral Cortex*, 19(5), 1175–1185.
2. Shanks, D.R. (1995). *The Psychology of Associative Learning*. Cambridge: Cambridge University Press.
3. Scholz, J., Klein, M.C., Behrens, T.E.J., Johansen-Berg, H. (2009). Training induces changes in white matter architecture. *Nature Neuroscience*, 12, 1370–1371.
4. Fletcher, P.C., & Frith, C.D. (2009). Perceiving is believing: A Bayesian approach to explaining the positive symptoms of schizophrenia. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(1), 48–58.

4.0. Адаптация и обучение массивов нейронов

Процесс обучения интенсивно изучался на слоях стимулируемых нейронов. После периода относительно слабого прогресса, в 1980-х гг. в этой области имел место скачкообразный рост (Rumelhart и McClelland, 1986). Теоретической основой подобных исследований служил коннекционизм. Большая часть этой главы опирается на результаты именно коннекционистского подхода к обучению (см. далее раздел «Дарвинистский подход в нервной системе»). И хотя первые исследования нейросетей имели место в 1950-х гг., ранние работы в этой области сталкивались со множеством сложностей. К 1980-м годам стало ясно, что добавление еще одного, скрытого слоя способно устраниć многие из этих сложностей, как и рассмотрение обратной связи. Именно эти дополнения и дали начало коннекционистскому движению.



Рис. 3.30. Дональд Хэбб. Дональд Хэбб был одним из теоретиков, оказавших наибольшее влияние на нейронауку. Он дал четкое определение совокупности клеток и предложил наиболее известное правило обучения нейросетей, выражаемое в лозунге «neurons that fire together, wire together». (Источник: Brown and Milner, 2003.)

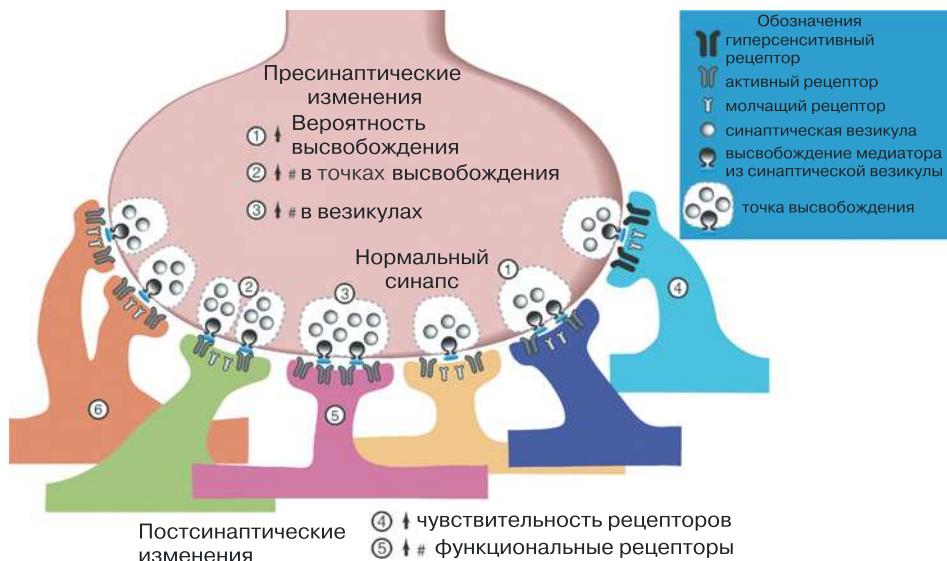


Рис. 3.31. Синапс Хэбба и долговременное потенцирование. Может существовать несколько способов увеличения эффективности синаптической передачи. (Источник: Burne, цит. по Squire *et al.*, 2003.)

4.1. Обучение по Хэббу: «Активирующиеся одновременно нейроны образуют соединения между собой»

Дональд Хэбб (см. рис. 3.30) в 1949 г. постулировал, что ассамблеи нейронов способны обучаться благодаря усилению связей между нейронами, активирующимися при стимуляции одновременно. Эта идея заключена в высказывании «Активирующиеся одновременно нейроны образуют соединения между собой». Этот способ обучения оказался очень полезен для нейросетей, и на настоящий момент имеются свидетельства в пользу того, что обучение в нервной системе происходит сходным образом.

Ключевой идеей обучения по Хэббу является положение о том, что в основе обучения и памяти лежит эффективность синаптической связи. Как показано на рис. 3.31, существует множество способов воздействия на эффективность синаптической передачи. Так, два нейрона могут образовать больше синапсов, в самих синапсах может вырабатываться больше нейромедиатора, рецепторы постсинаптического нейрона могут стать эффективнее, и т. д.

На настоящий момент полагают, что в обучении задействовано два типа изменений; их можно рассматривать как усиленное возбуждение и усиленное торможение. Долговременное усиление возбудимости одного нейрона называют долговременной потенциацией. Долговременное понижение же — долговременной депрессией. Существуют данные, свидетельствующие в пользу того, что оба события имеют место в гиппокампе.

Полезно не упускать из виду промежуток времени, потребовавшийся для развития современного мозга, — мозг млекопитающих эволюционировал в течение 200 млн лет, но даже раньше мозг низших позвоночных был способен

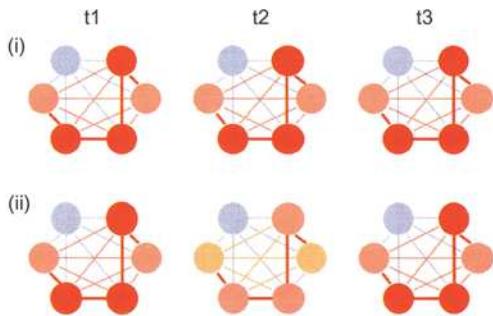


Рис. 3.32. Хэббовское обучение совокупности клеток. Нейроны представлены в виде кругов, а связи между ними — в виде линий. Более интенсивный красный отображает более активные клетки, а более толстые линии — более сильные соединения. В момент времени t_1 совокупность клеток кодирует определенный ответ. Этот ответ сохраняется в моменты времени t_2 и t_3 . Более реалистичные модели включают постепенное забывание, предотвращаемое периодической стимуляцией. (Источник: Abraham and Robins, 2005.)

на выработку сложных взаимоотношений с окружающей средой. Поэтому, несмотря на убедительные доказательства обучения мозга по Хэббу, не стоит отвергать возможность существования и других механизмов обучения.

Визуально обучение по Хэббу можно представить в виде утолщения линий между узлами сети, как в простой совокупности клеток на рис. 3.32. Здесь зрительный цикл активирует соответствующие клетки модели ранней зрительной коры. Узлы цикла соответствуют небольшим областям поля зрения, и связь между ними усиливается при их одновременной активации. Так утверждает теория. На рис. 3.33 приведены экспериментальные данные относительно увеличения вероятности совместной активации областей гиппокампа кошки, подтверждающие эту модель. Тем не менее мозг — крупная и сложная структура, и в силу этого нельзя говорить о справедливости модели для всего мозга после подтверждения этого для отдельной области. Однако этот результат не может не обнадеживать.

На рис. 3.34 представлена простая сеть, которая может использоваться для распознавания входящих сигналов. В ней имеются двусторонние вертикальные связи и латеральное ингибирирование на каждом из слоев. Иногда подобные сети называют локальными, поскольку в ней не задействовано обусловленное обучением усиление связей. Тем не менее такая сеть полезна при наглядном объяснении некоторых основных когнитивных процессов (Rumelhart and McClelland, 1986b).

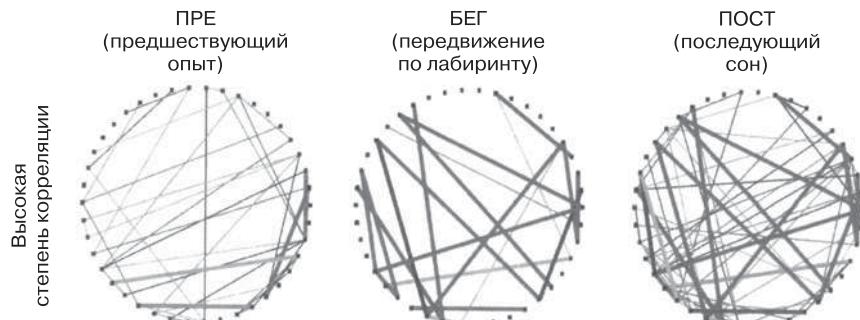


Рис. 3.33. Экспериментально наблюдавшееся обучение по Хэббу. Усиление нейрональных связей непосредственно наблюдалось для нейронов гиппокампа кошки. (Источник: Sutherland and McNaughton, 2000.)

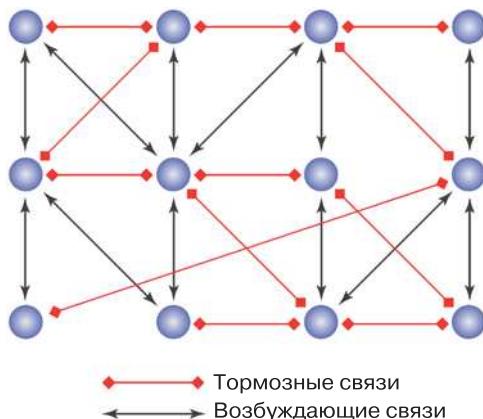


Рис. 3.34. Простейшая сеть. Обратите внимание на сочетания возбуждающих и тормозных связей. (Источник: Palmer-Brown *et al.*, 2002.)

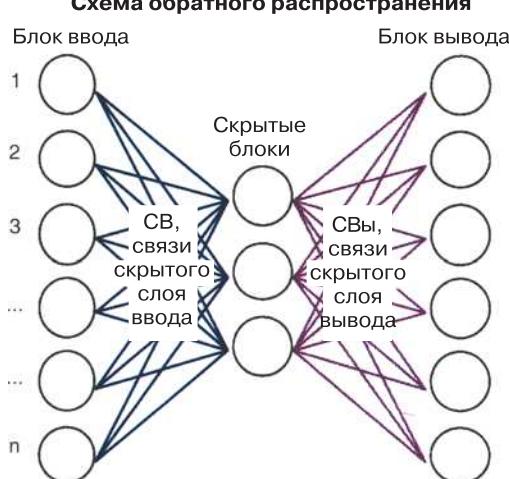


Рис. 3.35. Классическая трехслойная сеть. Скрытый слой делает сеть значительно более лабильной. Обратная передача сигнала об ошибке позволяет сети сопоставлять выход с обученным стимулом и изменять силу связей в сети в соответствии с ним. Так сеть способна учиться достижению своей цели на основе обратной связи. (Источник: Abraham and Robins, 2005.)

На рис. 3.35 показана новая модель сети. Ранние модели были разработаны в 1950-х гг. (Rosenblatt *et al.*, 1962), были одно- или двухслойными и встречали логические преграды при их применении к анализу основных функций мозга, таких как обучение или распознавание паттернов. Некоторое время модели нейросетей пребывали в забвении, пока около двадцати лет назад не были разработаны модели с третьим, скрытым слоем, который позволяет нейросети изменять силу соединений. На рис. 3.35 представлена классическая трехслойная прямая сеть со скрытым слоем и настраиваемой силой взаимодействий. Эта сеть может эффективно обучаться путем сопоставления выхода нейросети с желаемым выходом и подстройки силы соединений для достижения желаемого результата. Процесс носит название обратного распространения ошибки обучения и во многом подобен отрицательной обратной связи. Сети такого типа на сегодняшний день наиболее распространены.

На рис. 3.36 показана самоорганизующаяся аутоассоциативная сеть, в которой выход ставится в соответствие входу. Такая стратегия полезна при распознавании паттернов, таких как звук знакомого голоса. Самоорганизующиеся

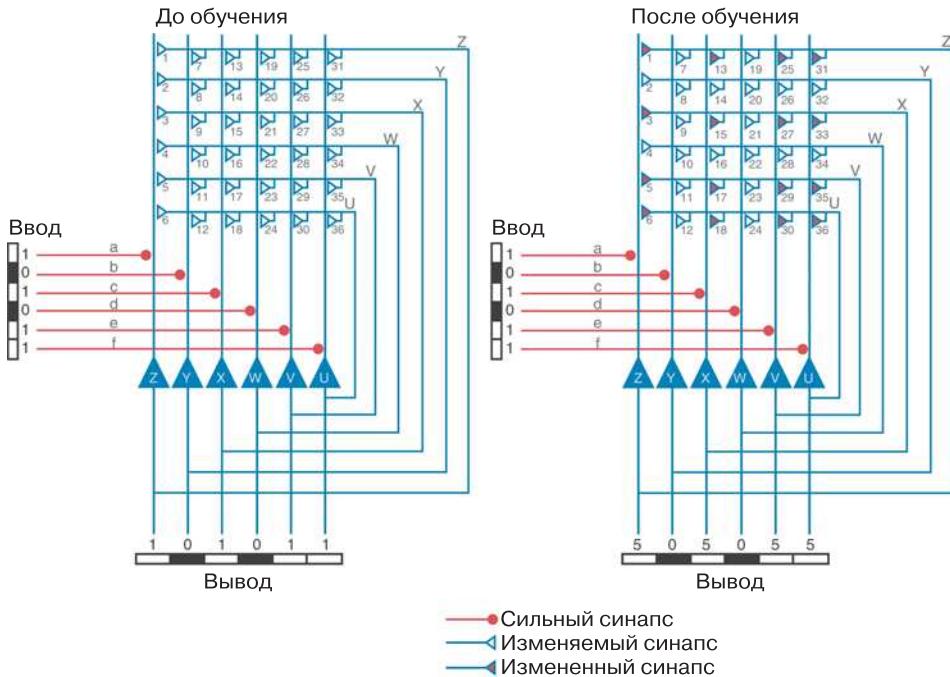


Рис. 3.36. Сеть распознавания паттернов. Аутоассоциативная сеть сопоставляет выход со входом, что полезно для распознавания паттернов, таких как лица или автомобили. На правом рисунке часть нейронов окрашена в красный, что обозначает усиление связи после обучения. (Источник: Burne, из Squire *et al.*, 2003.)

системы используются в природе для решения многих задач. Сами организмы и их нервные системы можно рассматривать как самоорганизующиеся системы. В человеческой культуре главное место занимает обучение. Начиная с момента рождения человек учится у других людей. Это позволяет выйти за рамки самоорганизующихся обучаемых систем и развить знания и навыки, получаемые в результате обучения, что соответствует сетям, показанным на рис. 3.35 и 3.36.

На рис. 3.37 показано, как самоорганизующаяся сеть способнаправляться с фундаментальной проблемой распознавания человеческих лиц. Человек учится реагировать на нормальные, недеформированные лица в очень ранний период жизни и вскоре становится способен отличать знакомые лица от незнакомых. Задача, решаемая сетью, гораздо проще решаемой человеком, поскольку в модели происходит только формирование цепи. Сеть способна обучаться предугадывать расположение рта в нижней части рисунка и двух глаз — в верхней. Однако она неспособна работать с трехмерными объектами, с объектами разной освещенности, движущимися и другими, еще более сложными объектами. Тем не менее распознавающая лица сеть, приведенная на рис. 3.37, позволяет нам попытаться понять, каким образом мозг справляется с этой жизненно важной задачей (см. гл. 6).

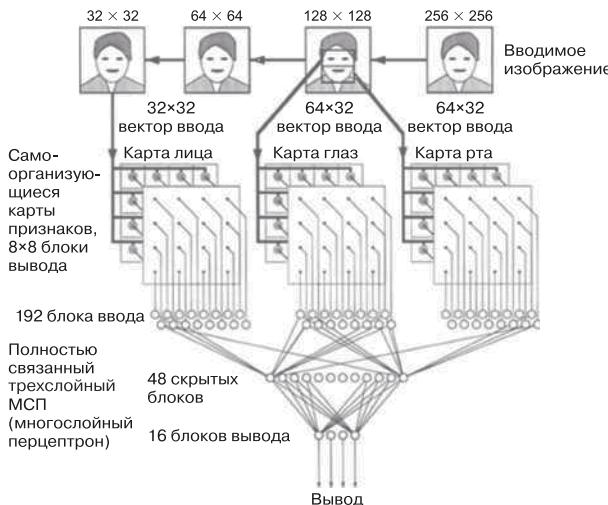


Рис. 3.37. Сеть распознавания лиц. Распознавание лиц — одна из базовых проблем зрительной системы. Здесь распознавание происходит при помощи рисования простой линии. Однако если лицо находится в естественных условиях, задача становится гораздо сложнее и приобретает больше изменяющихся параметров. Обратите внимание на то, что эта сеть — трехслойная. (*Источник:* Luckman *et al.*, 1995.)

4.2. Дарвинистский подход в нервной системе: выживают клетки и синапсы, наиболее приспособленные к данной задаче

Джеральд Эдельман постулировал, что мозг представляет собой сложный селекционистский орган. Теория Эдельмана известна как нейральный дарвинизм, поскольку в ней предполагается, что нейроны развиваются и соединяются друг с другом в соответствии с дарвинистскими принципами. Биологическая эволюция происходит за счет размножения, мутаций, ведущих к изменениям, и отбору полезных изменений. С течением времени этот процесс дает разные виды животных, приспособленные к определенным экологическим нишам. Сходный процесс идет в иммунной системе, позволяя организму синтезировать антитела к чужеродным веществам и не реагировать на свои собственные. Так, клетки, успешно отвечающие на проникновение чужеродных агентов, размножаются, тогда как неспособные это делать — уменьшаются в количестве. Таким способом иммунная система учится распознавать и бороться с новыми угрозами. Это подтверждает эффективность селекционизма как способа адаптации.

Согласно представлениям Эдельмана (1989), мозг имеет две стадии селекционистской адаптации. Первая начинается спустя короткое время после оплодотворения, во время дифференцировки, размножения и соединения нейронов. Сохранившиеся после этой стадии нервные клетки составляют мозг. Вторая стадия начинается до завершения первой, во время образования первых соединений между нейронами. Адаптированные соединения сохраняются, тогда как остальные — пропадают. Таким образом, подобие естественного отбора действует как во время дифференцировки, так и во время обучения (рис. 3.38). Двусторонние связи между группами нейронов делают возможной двустороннюю обработку информации. Если такая обработка стабильна, то она сохраняется. Если же нет, то со временем она исчезает.

Если вспомнить принцип обучения по Хэббу, гласящий, что «активирующие одновременно нейроны образуют соединения между собой», то получится, что нейроны в стабильной группе должны образовывать более сильные

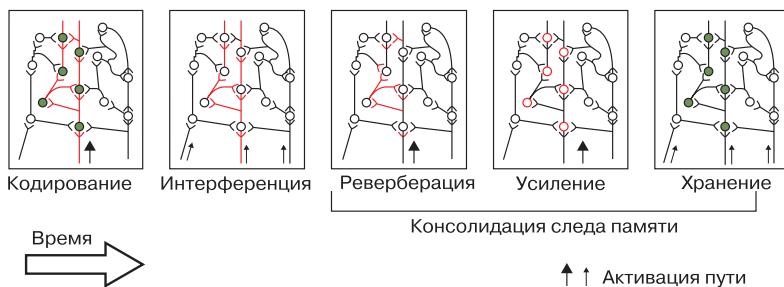


Рис. 3.38. Пример выполнения теории Дарвина при обучении. На этом рисунке приведены стадии кодирования паттерна активации нейронов, происходящего тогда, когда динамическая активность синапсов способствует установлению долговременных связей, позволяя тем самым памяти храниться там же, где образовались исходные соединения. (Источник: Riberio *et al.*, 2006.)

соединения между собой. Таким образом, отбор нейронов будет приводить к образованию долгоживущих нейронных совокупностей, выполняющих задачи адаптации, обучения, разпознавания паттернов и им подобные.

Эти принципы были улучшены при помощи результатов изучения мозга и создания компьютерных моделей. Была создана серия роботов, использующих селекционистские приемы для симуляции работы определенных областей мозга, к примеру гиппокампа. На рис. 3.39(а) показан робот, имитирующий поведение крысы в водном лабиринте Морриса, в котором животное, плавающее в непрозрачной жидкости, должно найти платформу, расположенную на небольшой глубине и неразличимую с поверхности. На рис. 3.39(б) показан робот, использу-

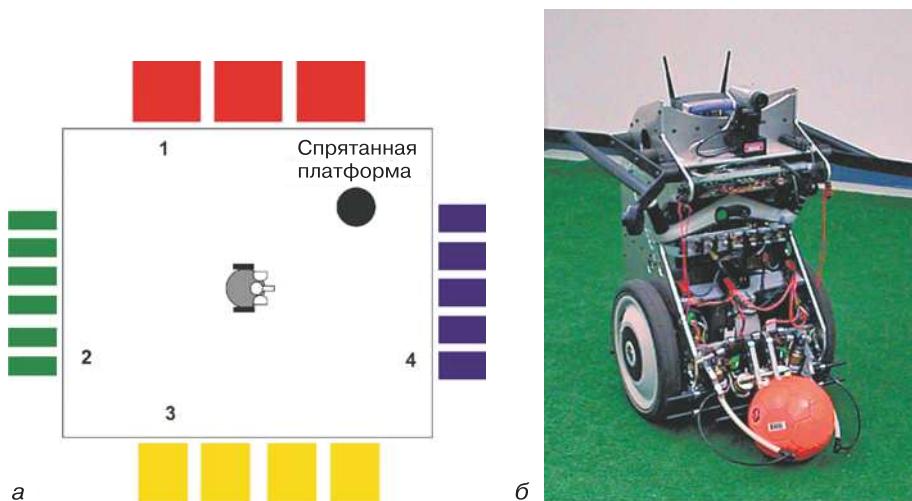


Рис. 3.39. (а) Модель, имитирующая поведение крысы в водном лабиринте Морриса, — крыса плавает до тех пор, пока не найдет платформу, на которую можно встать. Модель создает нейрональную карту лабиринта, позволяющую обучаться нахождению платформы. (б) Робот, использующий дарвинистский подход для обучения игре в футбол. (Источник: Neuroscience Institute, Krichmar, 2006.)

зующий селекционизм для обучения игре в футбол. И хотя эти задачи сильно различаются, основные принципы при обучении их выполнению сходные.

4.3. Обработка символьной информации и нейронные сети

Стандартная компьютерная программа пишется при помощи символов. Нейросети можно описать в математических терминах, при этом оказывается, что они отличаются высоким уровнем параллельности (что означает способность производить много разных вычислений одновременно) и распределенности (способности обрабатывать информацию в разных местах с использованием разных механизмов). Это говорит о большей близости нейросетей к биологическим способам обработки информации, чем к стандартной алгебре и логике.

Тем не менее человек создал математику и логику, а язык позволяет нам хорошо понимать символьические выражения. Большинство используемых нами слов являются символами, обозначающими то или иное явление. Более того, нейронные сети довольно просто перевести на язык математических выражений.

Как же свести воедино эти две разные философии обработки данных? Один из предложенных методов (McClelland, Rogers, 2003) показан на рис. 3.40,



Рис. 3.40. Нейросети способны обрабатывать символьную информацию. Эта нейросеть представляет набор простых утверждений, таких как «Малиновка — это птица» или «У розы есть лепестки». (Источник: McClelland and Rogers, 2003.)

изображающем нейросеть, разработанную для сопоставления символов (таких как «рыба» и «расти») с их логическими взаимоотношениями (такими как «имеет свойство»). С точки зрения человека, это — сложный способ для выражения простого утверждения о том, что «рыба может расти». Однако для больших нейросетей, содержащих миллионы единиц и триллионы связей, таких как наш мозг, эта модель может оказаться вполне жизнеспособной.

Таким образом, нейросети способны обрабатывать символическую информацию, а символы могут быть переведены в нейросети. Это означает, что символический и нейросетевой способы обработки информации не являются взаимоисключающими. Главный вопрос будет в результате заключаться в том, какая форма обработки будет наиболее подходящей для той или иной задачи. Если стоит задача понимания функционирования мозга на уровне нейронов, то здесь логично использовать модель нейросетей. Если же нам требуется понять грамматику языка, то символы, вне всякого сомнения, подойдут для этой задачи лучше.

Адаптация и представление являются двумя параллельными способами рассмотрения мозга. Ниже мы увидим доказательства того, что мозг специализирован для познания мира. Также будут приведены доказательства, говорящие об адаптивных процессах в мозге, позволяющих приспособливаться к меняющимся условиям. Обе эти идеи, по всей видимости, фундаментальны. Некоторые результаты будут свидетельствовать об адаптивной стороне мозга, некоторые — о репрезентативной. Мы увидим, что обе точки зрения могут быть полезны.

5.0. Координация работы нейрональных сетей

Мозг часто называют параллельным органом, поскольку нейроны работают до определенной степени независимо друг от друга. Не существует единого командного центра, диктующего нейронам, что делать.

Несмотря на это, существует масса способов координации работы нейронов. Одним из них являются масштабные ритмы, координирующие работу больших групп нейронов так же, как дирижер координирует игру симфонического оркестра. Если большая масса нейронов активируется одновременно, то их активность, как правило, суммируется. Тем не менее существуют ограничения такой суммации. Долгое время считалось, что эпилептические припадки вызваны нейральной шрамовой тканью, обозначавшейся как эпилептический фокус, которая, как считалось, генерирует регулярные, периодичные и интенсивные волны возбуждения, активирующие другие группы нейронов. Результатом этого является потеря сознания и неконтролируемая двигательная активность.

Имеется очевидная необходимость регуляции между координацией и выполнением нейронами и их группами локальных функций. Должен быть баланс между интеграцией и дифференциацией (Edelman and Tononi, 2000).

На рис. 3.41 приведена усредненная корреляция между областями зрительной коры во время просмотра подопытным фильма. Как вы можете видеть, одни и те же области в разных полушариях (обозначены как «l» и «r») активируются одновременно, что показано желтыми и красными линиями. Поскольку оба полушария получают практически одинаковый вход от глаз, этот результат выглядит вполне логичным. Также внутри каждого полушария наблюдается строгая корреляция между областью раннего зрительного анализа и областью

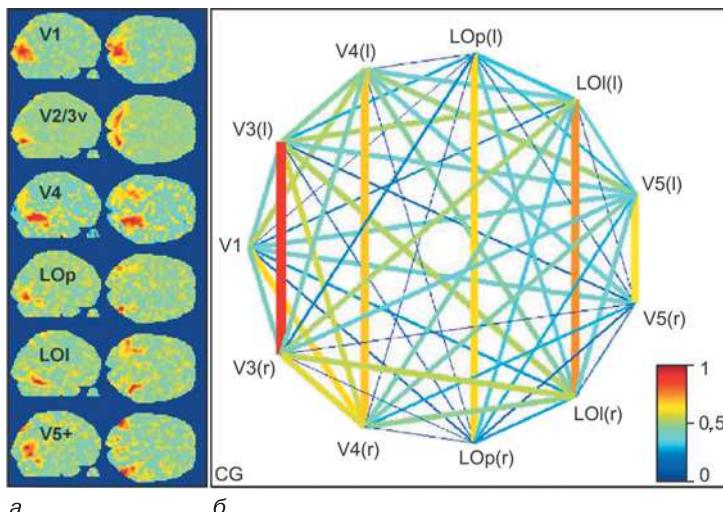


Рис. 3.41. Корреляция между активностью областей мозга в процессе просмотра фильма. Наглядная иллюстрация коррелированной активации зрительной коры в процессе просмотра подопытным фильма. Верхняя часть центрального изображения соответствует левому полушарии, нижняя часть — правому. Области V с одинаковыми номерами соответствуют левой и правой сторонам, которые обычно соединены через середину. Более теплые цвета и более толстые линии обозначают более тесную корреляцию между областями. Обратите внимание на то, что наиболее сильная корреляция наблюдается между активностями одинаковых областей разных полушарий. LOp — задняя часть латерального затылочного комплекса. LOI — латеральная часть латерального затылочного комплекса. (l) — левое полушарие, (r) — правое полушарие. Слева представлены данные фМРТ. (Источник: Bartels and Zeki, 2005.)

визуального восприятия объекта. Тем не менее поскольку в этом исследовании использовался метод функционального магнитного резонанса, данные которого, полученные в течение длительного периода времени, затем усреднялись, быстрые корреляционные взаимодействия остались не видны. Над преодолением этого методологического ограничения в настоящее время ведутся интенсивные работы. Современные данные говорят в пользу гораздо более быстрых гамма- и тета-корреляций на тех частотах, на которых мозг выполняет большую часть этой работы (Fries, 2005).

Ритмы энцефалограммы на сегодняшний день считаются сигнализирующими о разных, но скординированных процессах. К примеру, гамма-ритмы высокой плотности считаются ассоциированными с осознанным зрительным восприятием и процессом решения простой проблемы эквивалентности. Альфа-ритмы традиционно ассоциируются с отсутствием задач, требующих фокусировки внимания, тогда как тета-ритмы, как полагают на настоящий момент, контролируют гиппокампальную область и фронтальную кору в процессе обращения к долговременной памяти. Дельта-ритмы — сигналы глубокого сна — группируют быструю нейрональную активность с целью консолидации полученных данных (Kemp *et al.*, 2004).

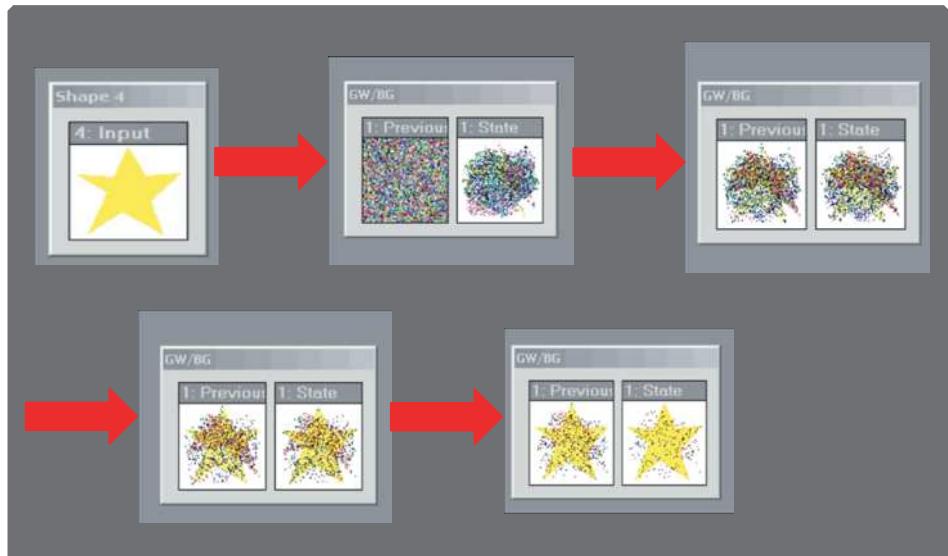


Рис. 3.42. Сеть распознавания паттернов. Желтая звезда на левом верхнем рисунке представляет собой исходный вход для предварительно обученной нейросети. Последующие рисунки отображают текущее состояние сети, показанное в виде окрашенных точек. Обратите внимание на то, как цвет и форма желтой звезды постепенно проявляются по мере распознавания сетью входа и отсечения ею альтернативных вариантов. (Источник: M. Shannahan, Imperial College London, с разрешения.)

На рис. 3.42 представлена простая и довольно убедительная гипотеза относительно механизма координации регулярными мозговыми ритмами активности миллионов отдельных нейронов. Нейроны, по которым проходит волна возбуждения на пике, к примеру альфа-волны, добавляют небольшую часть электрохимической активности к общей. Нейроны, активные в минимуме волны, свою активность вычитают. В результате этого синхронизированные нейроны подкрепляются положительной обратной связью от нейронов, поддерживающих ритм, тогда как десинхронизированные — подавляются. Такой механизм усиливает ритмичность работы нейронов.

Как мы уже подчеркивали, простой синхронной активности в большинстве случаев недостаточно. Разные группы нейронов должны быть способны генерировать разный ответ на вход, который может соперничать с ответами, генерируемыми другими группами. Такая модель показана на рис. 3.38 и включает дарвинистскую конкуренцию между разными популяциями клеток.

5.1. Функциональная избыточность

При проектировании самолета инженеры закладывают в его конструкцию некоторую функциональную избыточность на случай выхода из строя важнейших систем. Так, если откажет один двигатель, то большая часть самолетов будет способна дотянуть до взлетно-посадочной полосы на оставшихся. Человек и животные также обладают определенной функциональной избыточностью.

Мозга это правило тоже касается. Даже потеря значительной части коры не является невосполнимой, если произошла в раннем детстве. Мозг способен работать даже после получения весьма значительных повреждений.

6.0. Заключение

Основным вопросом когнитивной нейронауки является вопрос о том, каким образом взаимодействие нервных клеток делает возможным восприятие, память и действия. Эта проблема еще очень далека от полного решения, однако определенные успехи на этом пути уже имеются. Достигнуто достаточно полное понимание функционирования интегративного нейрона в результате его интенсивного изучения. Однако в мозге существует множество типов нейронов, взаимодействий между ними и нейромедиаторов, играющих важные роли в его работе. Интегративный нейрон был выбран в качестве модели в силу того, что он достаточно полно изучен и может быть упрощен, что позволяет строить различные модели на его основе. Для этих целей полезны как полностью искусственные, так и построенные на основе биологических нейросетей.

В некоторых случаях нейроны образуют простые циклы, такие как рефлекторная дуга коленного рефлекса. Гораздо чаще они являются частью больших двумерных сетей, которые, в свою очередь, организованы в иерархические структуры. Все сенсорные и моторные комплексы можно рассматривать в форме таких структур. Для зрения, осязания и двигательного контроля эти нейроны представляют собой топографические карты окружения. Зрительную систему, к примеру, можно рассматривать как иерархию таких карт.

Иерархические структуры не являются жестко детерминированными путями. Сигнал в них способен двигаться вверх, вниз и латерально относительно структуры. Основной функцией обратного потока сигналов является разрешение неоднозначностей в трактовке входящей информации. Неоднозначности часто встречаются в зрительном входе, но имеются и в языке, а также в других типах воспринимаемой нами информации. В моторных системах обратный поток сигналов помогает принимать решения относительно моторных команд.

Латеральное торможение является распространенной стратегией для выделения различий между двумя однородными областями сигнала, такими как темные пятна на светлом фоне. Клетки сенсорных систем имеют так называемые рецептивные поля, настроенные на определенные параметры входа, такие как ориентация линии, цвет, движение, форма и тип объекта. При повышении уровня визуальных карт их разрешение падает, в то время как способность к интеграции информации растет. Поскольку сенсорные и моторные системы изучают отдельно друг от друга, мозг представляется нам огромным сенсомоторным органом, делающим возможным непрерывные высокоразвитые взаимодействия между входом и выходом.

Пространственные массивы нейронов делают возможным пространственное кодирование, однако не стоит забывать о том, что в нервной системе имеется еще и кодирование временное. Основные ритмы энцефалограммы, как полагают, отвечают за временную координацию активности больших групп нейронов. Последние исследования позволяют предположить, что гамма-ритм ответственен за интеграцию сенсорной информации осознанные ощущения, а тета-ритм — за извлечение информации из долговременной памяти.

7.0. Задания и упражнения к главе 3

7.1. Контрольные задания

1. Опишите основные функции интегративного нейрона.
 2. Что такое латеральное торможение и какую роль оно играет в сенсорных системах?
 3. Каким образом сенсорные и моторные системы можно рассматривать в форме иерархических структур?
 4. Опишите роль двусторонних взаимодействий в функционировании мозга.
 5. Что такое дарвинистский подход к нервной системе и какие аспекты процессов, происходящих в мозге, он затрагивает?
 6. Назовите три наиболее общих свойства сенсорных систем.

7.2. Графические упражнения

1. Обозначьте части, отмеченные цифрами на рис. 3.43.
 2. Нарисуйте обучение совокупности клеток по Хэббу в зрительном цикле. Какой фразой описывается обучение по Хэббу?

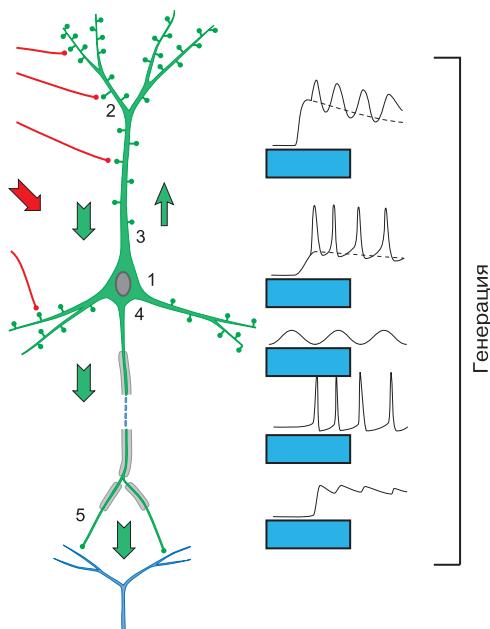
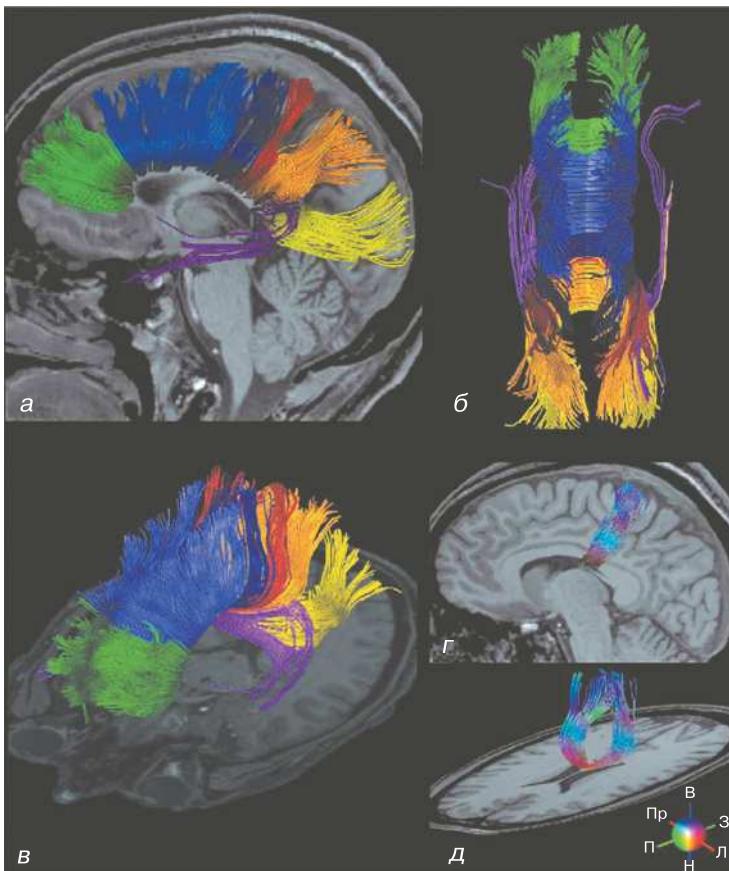


Рис. 3.43. Идеализированный нейрон

Я верю, что изучение нейровизуализации подтвердило предположение о локализации умственных процессов в пределах головного мозга человека.

Михаэль И. Познер (2003)



Различные изображения «системы внутренних магистралей» коры — проводящих волокон, идущих внутри мозга, — построенные при помощи метода под названием «диффузионная трактография». Все волокна на представленных изображениях идут крест-накрест через мозолистое тело, а затем загибаются вверх наподобие фонтанов в обоих полушариях. (а) Вид сбоку, отображающий волокна, возносящиеся вверх в левом полушарии мозга. Зеленые волокна расположены в передней области (префронтальной), голубые волокна берут начало и оканчиваются в премоторной коре, темно-синие волокна восходят из моторной коры, оранжевые — из теменной, а желтые проводящие волокна идут от затылочной коры одного полушария в затылочную кору другого. Пучки волокон фиолетового цвета, расположенные вдоль среза, связывают височные доли мозга. (б) Показаны пучки проводящих волокон в обоих полушариях мозга, направленные назад (желтые) и вперед (зеленые). Обратите внимание на ориентационный компас, расположенный в правом нижнем углу рисунка, указывающий направление проекций: П — передний; Н — нижний; Л — левый; З — задний; Пр — правый; В — верхний. (Источник: Hofer and Frahm, 2006.)

Глава 4

Методы: визуализация живого мозга

Содержание

1.0. Введение	153
1.1. Регистрация работы мозга: более и менее прямые методы измерения. .	155
1.2. Соотношение пространственного и временного разрешений методов .	155
2.0. Ряд полезных инструментов для измерения электрической и магнитной активности	159
2.1. Регистрация одиночных нейронов	159
2.2. Исследования на животных и человеке	163
2.3. Электроэнцефалография	165
2.4. Магнитоэнцефалография	173
2.5. Вмешательство в работу мозга	174
3.0. фМРТ и ПЭТ: непрямое измерение нейронной активности.	180
3.1. Области интереса	185
3.2. Мозг в состоянии покоя не молчит: внутренние процессы мозга	188
3.3. Эмпирическое определение когнитивных функций: уникальный способ	189
4.0. Новые способы определения взаимосвязи областей мозга: визуализация распределения тензора	191
5.0. Сознательные события против бессознательных	192
6.0. Корреляция и причинная связь.	193
6.1. Для чего необходимо множество методик при исследовании функций мозга	195
6.2. Повреждения мозга и следствия этих повреждений	196
7.0. Заключение	198
8.0. Задания и упражнения к главе 4	198
8.1. Контрольные задания и графические упражнения	198

1.0. Введение

В этой главе представлены различные методы измерения активности мозга с точки зрения вдумчивого исследователя, который стремится разобраться в том, как работает мозг. В приложении эти методы рассмотрены более подробно.

Если бы существовал идеальный прибор для регистрации деятельности мозга, то можно было бы проследить за работой десятка миллиардов нейронов и зарегистрировать активность каждой клетки с частотой в тысячу раз за секунду. Использование такого идеального устройства позволило бы проследить за постоянно меняющимся взаимодействием между маленькими и большими группами нейронов, которые формируют между собой триллионы всевозможных

связей. Можно привести в качестве аналогии такой пример — очень хороший и мощный спутник-шпион был бы способен из космоса видеть как каждого отдельного человека, так и проследить изменения во взаимоотношениях между индивидуумами и группами, от отдельной семьи до целой нации.

Однако такого идеального прибора для наблюдения не существует. И наше понимание работы мозга — это коллаж из множества отдельных фрагментов, собранных вместе таким образом, чтобы получилась приемлемая цельная картина. Мечта об идеальном устройстве для наблюдения за работой мозга дает нам те параметры, к которым мы должны стремиться.

Методы нейроимиджинга мозга — это прорыв для когнитивной нейронауки, которая многие десятилетия формировалась на основе когнитивной психологии, инструментальных условных рефлексов, психофизики и науки о мозге. До того момента, как инструменты визуализации деятельности мозга стали более совершенными, наше знание о мозге базировалось на исследованиях, проводимых на животных, и на данных, получаемых при случайных травмах у людей. Однако данные о функционировании мозга, получаемые при его травмах, чрезвычайно неточны, и часто, чтобы определить точное место повреждения, неврологи должны прибегнуть к посмертному обследованию мозга пациентов, например, в случае пациентов Брука и Вернике, как было описано в гл. 1. Во многих случаях мозг способен скомпенсировать повреждение, поэтому характер поражения меняется с течением времени, по мере того как некоторые клетки отмирают, и возникает адаптация. Следовательно, посмертное обследование необязательно отразит характер травмы, каков он был на момент постановки диагноза. Исследования, проводимые на животных, основываются на предполагаемых гомологиях — сходствах между видами, которые, однако, не всегда являются убедительными. Никакой другой вид не обладает речью и другими чисто человеческими особенностями, поэтому очень трудно понять, как соотнести функционирование мозга животных и человеческое сознание.

Многие проблемы были решены с появлением технологии визуализации работы живого мозга, сначала при помощи электроэнцефалографии (ЭЭГ), затем рентгеновских лучей и в конце концов компьютерной томографии (КТ, изучение срезов — от греч. *tomos* — срез) на основе рентгеновских лучей, позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ) и магнитно-резонансной томографии (МРТ). В настоящее время у нас в арсенале более дюжины технологий, которые очень быстро совершенствуются. Потребности медицины часто являются движущей силой для развития этих очень дорогостоящих технологий, так как они позволяют обследовать многие органы организма. И в результате мы обладаем способами для исследования распространения миллиардов нейрохимических рецепторов в мозге, толщины коры, большой магистральной системы пучков белых волокон и, что самое важное для когнитивной нейронауки, функциональной активности мозга — основы адаптивной способности. Новые усовершенствования дают ученым возможность изучать не только функциональную активность в определенных областях мозга, но и измерять динамичный паттерн связей между областями. Наиболее массивная часть «проводки» мозга изображена на рисунке в начале главы, но, как и в случае всемирной компьютерной паутины, это является лишь небольшой частью: существует множество постоянно меняющихся функциональных связей между популяциями нейронов, которые способны преобразовываться в течение долей секунды.

1.1. Регистрация работы мозга: более и менее прямые методы измерения

Некоторые способы нейровизуализации позволяют регистрировать нейронную активность напрямую. Если мы поместим электрод рядом с нейроном (или внутрь его), мы можем записать его электрическую активность, а именно — потенциалы действия на аксоне. Этот одноэлектродный метод можно считать прямым измерением электрической активности нейрона. Как уже говорилось в гл. 3, нейроны не только разряжаются спайками. Дендриты — ветви, несущие информацию к нейрону, — также вовлечены в важные процессы. Регистрируя разные части нейрона, мы получаем несколько различные показания активности нейрона.

Это очень хорошо проиллюстрировано в недавних исследованиях авторов из Калифорнийского технологического института (Quiroga *et al.*, 2005) (рис. 4.1). Группа исследователей обнаружила, что один нейрон в медиальной височной коре селективно активировался при демонстрации фотографии актрисы Дженифер Энистон. Этот нейрон не реагировал при предъявлении изображений других актрис или актеров, а также всевозможных картинок домов, пейзажей и объектов. Исследователи также нашли другие нервные клетки с аналогичной высокоселективной активацией, в том числе один нейрон, чувствительный к предъявлению изображения актрисы Холли Берри, и другой — к изображению Сиднейского оперного театра. Разумеется, необходимо все время помнить о том, что мы регистрируем только небольшое количество из миллиарда нейронов. В любом случае, это очень сложная сеть взаимосвязанных нейронов, и только счастливый случай может выявить фаната Дженифер Энистон или любителя Сиднейского оперного театра.

Исследователи в качестве показателя нейронной активности использовали частоту аксональных разрядов. Значит ли это, что данный единичный нейрон «знает» Дженифер Энистон? Отнюдь нет. Более правильно было бы говорить о том, что активность этой клетки отражает большую и протяженную сеть нейронов, которые чувствительны к одному определенному лицу. Если единичный нейрон потерян, человек был бы все равно в состоянии узнать Дженифер Энистон. Мозг как единое целое не претерпел бы никаких заметных изменений.

Регистрация единичных нейронов у человека является чрезвычайно редкой практикой. По этическим соображениям это возможно только у пациентов с фармакологически неизлечимой эпилепсией или раком головного мозга, когда единственным шансом является хирургическое удаление поврежденного участка. Электроды погружают глубоко в мозг для идентификации расположения необходимых для когнитивной деятельности областей, таких как центры речи. Если такое хирургическое вмешательство необходимо, то ученые могут в течение очень короткого времени, пока электроды погружены в мозг, провести некоторые тесты.

1.2. Соотношение пространственного и временного разрешений методов

Наиболее часто применяемые на сегодняшний день методы показаны на рис. 4.2. Несложно заметить, что ни один метод не обладает необходимым пространственно-временным разрешением для прослеживания единичных нейронов и даже небольших групп нервных клеток, например колонок в коре. Однако

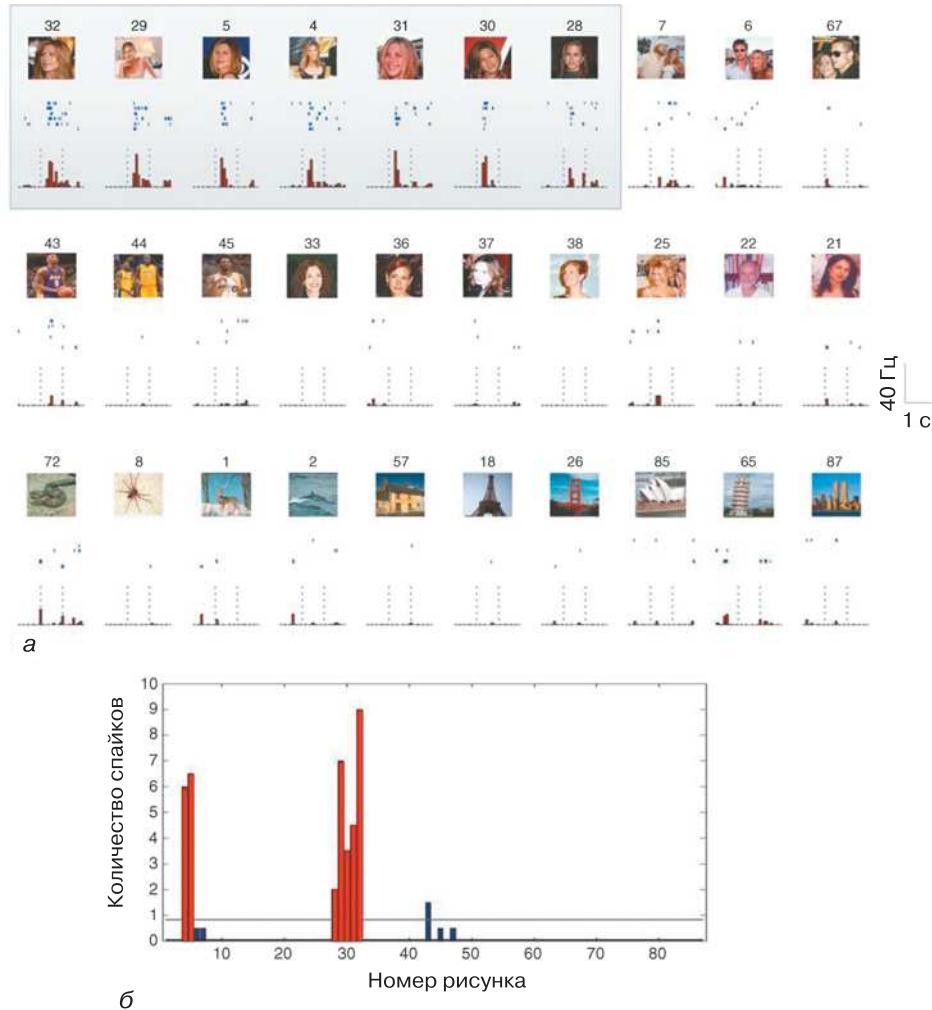


Рис. 4.1. Нейрон Дженинфер Энистон. Обнаружен нейрон в области левого гиппокампа, селективно реагирующий на различные изображения актрисы Дженинфер Энистон (Quiroga *et al.*, 2005). (а) Ответы на 30 из 87 предъявленных фотографий, показаны на рисунке. (б) Показаны нейронные спайки в ответ на предъявление 30 фотографий из 87. Числа указывают на номер изображения; каждый столбик отображает количество зарегистрированных нейронных спайков. Единичные нейроны, вероятно, отражают большие нейронные сети с разными чувствительностью и предпочтением

можно с уверенностью сказать, что эти методы обретают силу. Считается, что такие технологии, как фМРТ, которая позволяет регистрировать физиологические изменения, включая насыщение крови кислородом, обладают хорошей пространственной разрешающей способностью, но довольно слабой временной разрешающей способностью. Время ответа фМРТ составляет около 6 с, так как для изменения локального кровотока требуется некоторое время — это

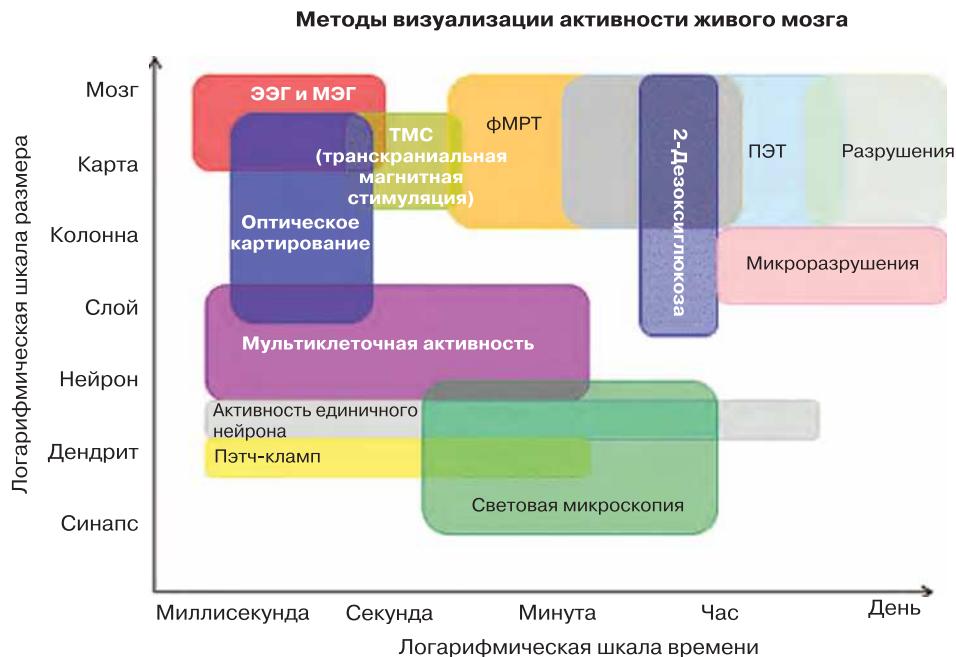


Рис. 4.2. За и против различных методов визуализации мозга. Различные методы регистрации активности мозга имеют свои плюсы и минусы относительно их точности. В то время как у некоторых методов очень высокое временное разрешение, но низкая пространственная разрешающая способность, у других методов эти значение противоположны

очень медленно для непосредственной регистрации единичных нейронов и их популяций. Тем не менее недавние исследования показывают, что фМРТ может отражать разряды нейронов, произошедшие 6 с назад.

По сравнению с ЭЭГ и магнитоэнцефалографией (МЭГ), которые используют электрические и магнитные сигналы соответственно, фМРТ имеет очень хорошую пространственную разрешающую способность, поэтому ее очень часто применяют для локализации функций мозга. Но ЭЭГ и МЭГ обладают очень высокой временной разрешающей способностью (они почти мгновенны) и относительно низкой пространственной точностью. С помощью этих методов можно регистрировать усиление и затихание разрядов в популяциях нейронов за десятки и сотни миллисекунд, но при этом невозможно точно сказать, *какая* группа нейронов вызвала этот сигнал. Именно поэтому в некоторых исследованиях для достижения оптимального пространственного и временного разрешения одновременно применяют ЭЭГ и фМРТ. Объединение двух регистрирующих технологий позволило узнать много нового о работе мозга.

Мы приводим несколько МРТ-изображений для демонстрации возможности этой технологии картировать области мозга (рис. 4.3). Можно получить всестороннее изображение строения мозга, используя разные варианты срезов, таких как фронтальный (рис. 4.4), горизонтальный или центральный сагittalный (рис. 4.3), или воссоздать трехмерное изображение мозга (рис. 4.4).

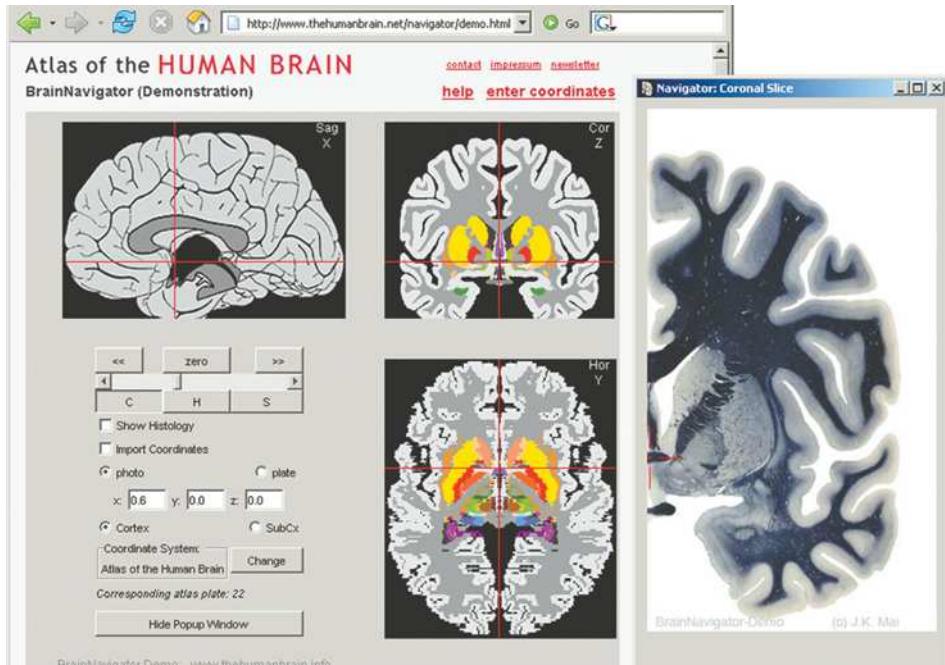


Рис. 4.3. Программа навигации по мозгу. Программное обеспечение для определения местоположения в мозге позволяет пользователям переводить точные координаты (в формате x, y, z) в определенные мозговые структуры. Обратите внимание на ориентацию стандартного среза. Координаты x, y, z известны под названием системы Талайраха (Talairach и Tournoux, 1988). Анатомические ориентиры, такие как мозолистое тело, могут быть увидены на верхнем левом дисплее. (*Источник:* Mai and Thomas, 2006.)

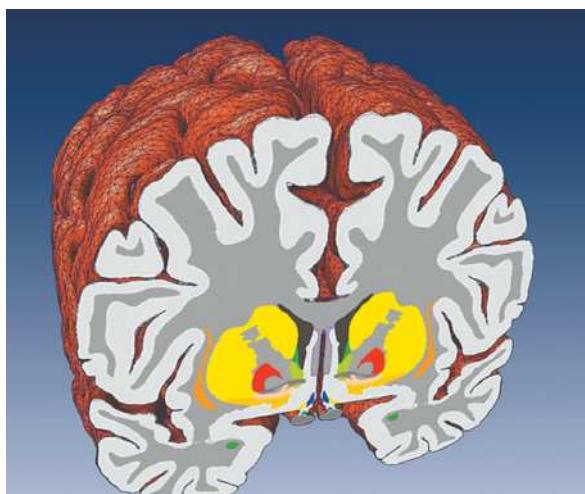


Рис. 4.4. Коронарный срез мозга. Трехмерный кадр из программы Brain Navigator. Желтым и красным цветом обозначены области медиальной височной коры в правом и левом полушариях. (*Источник:* Mai and Thomas, 2006.)

2.0. Ряд полезных инструментов для измерения электрической и магнитной активности

2.1. Регистрация одиночных нейронов

Наиболее точным методом регистрации на сегодняшний день считается регистрация одиночных нейронов или «единиц» с использованием игольчатых электродов для глубокого погружения, которые иногда имплантируют в мозг (рис. 4.5). Во время регистрации нейронов часто пишется активность десятка или даже нескольких сотен нейронов за один раз. Игольчатые электроды, как правило, регистрируют потенциалы действия на аксонах, которые чрезвычайно важны для обработки и передачи информации. Но в процессе регистрации одиночных клеток возникают определенные проблемы: можем ли мы быть уверенными, что локально измеренные разряды нейронов отражают активность всего региона? Также важно знать, являются ли регистрируемые нейроны *возбудительными* (вызывают усиление разряда других нейронов) или *тормозными* (подавляют разряд других клеток). К тому же вживление электродов в мозг относится к инвазивным и потенциально опасным методам, которые требуют хирургического вмешательства. Поэтому данный метод применим только на экспериментальных животных или на людях, которым по медицинским показаниям, например неизлечимая эпилепсия, требуется операция. Мы подробнее рассмотрим каждый из этих случаев.

В действительности с тех пор как Хьюбел и Визель (1962) зарегистрировали единичные нервные клетки, чувствительные к определенным свойствам зрительно-го стимула в зрительной коре кошки, за что они и получили Нобелевскую премию в 1981 г., мы можем регистрировать активность единичных нейронов, которые задействованы в важных мозговых процессах. В более поздних работах была зарегистрирована активность нейронов в медиальной височной области (рис. 4.6). Как и лю-

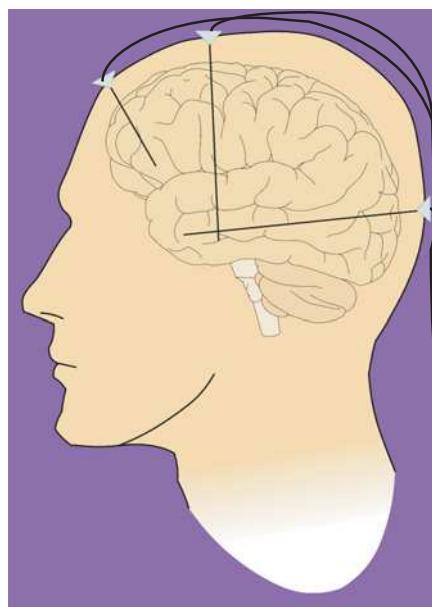


Рис. 4.5. Регистрация активности единичных нейронов в глубинных структурах мозга. Внутриклеточная и внеклеточная регистрация активности нейронов. Обратите внимание на существование возможности стимулировать единичные нейроны через те же электроды. Метод регистрации активности нейронов подходит близко к желательному уровню пространственного и временного разрешения, необходимому для регистрации активности мозга. Данный метод хорошо работает при выявлении нейронных сетей. Однако этот метод не позволяет выявлять крупномасштабные популяции нейронов

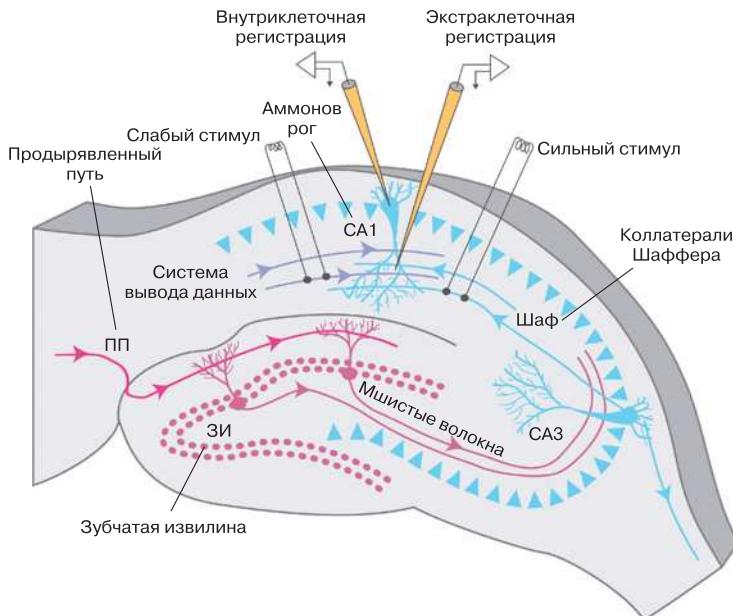


Рис. 4.6. Регистрация единичных нейронов в гиппокампе. Иглы микроскопического размера могут быть введены внутрь нейронов или с их помощью можно зарегистрировать внеклеточные электрические потенциалы. Эти же электроды могут быть использованы для стимуляции определенных клеток. Гиппокамп содержит регулярные сети нейронов, обладающие определенными функциями. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

бой другой метод, метод регистрации электрической активности аксонов имеет свои ограничения, однако все равно он остается одним из главных источников информации. Частота разрядов нейронов достигает 1000 Гц, но для корковых нейронов средняя частота разряда составляет около 10 Гц. Ученые не обладают «универсальным знанием» о кортикальных нейронах, поэтому очень сложно судить о том, насколько показательны данные, полученные от небольших групп исследуемых клеток.

Во многих странах регистрация нейронной активности при помощи глубинных электродов разрешена на приматах, в частности на макаках, при условии соблюдения биоэтических норм. Мозг макаки имеет удивительное сходство с мозгом человека. Регистрация одиночных нейронов в префронтальной коре у макаки может продемонстрировать феномен рабочей памяти. Во время такого эксперимента макаку обучают фиксировать свой взор на изображении креста на экране компьютера и выполнять отсроченные реакции на появляющиеся зрительные стимулы. Животное обучается выжидать определенное время, прежде чем перевести взгляд с точки фиксации на вновь появившийся стимул или в противоположную от стимула сторону. При выполнении такой задачи мы можем регистрировать активность единичного нейрона префронтальной коры в трех состояниях: (1) во время предъявления зрительного стимула; (2) в тот момент, когда обезьяна держит в рабочей памяти информацию о месте положения зрительного стимула; и (3) во время реакции перемещения взора в ту точку, в которой находился уже исчезнувший стимул или в противоположную сторону. Этот эксперимент проиллюстрирован на рис. 4.7.

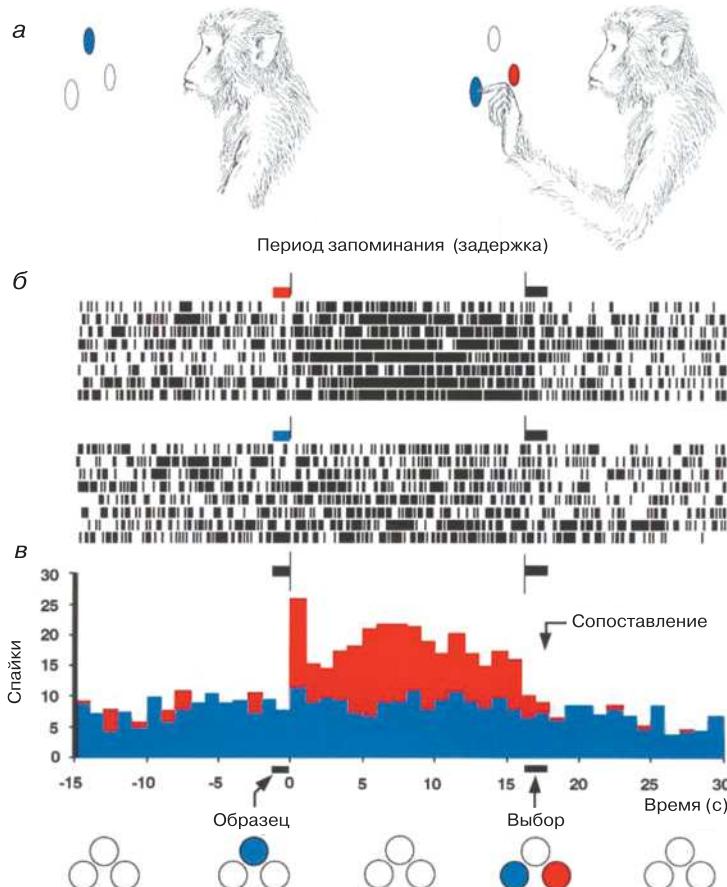


Рис. 4.7. Рабочая память в активности единичного нейрона. Макака выполняет задачу на рабочую память под названием «отсроченный выбор по образцу» (ОВПО). «Стимулом-образцом» в данном случае является синяя точка на экране (*а*). Обратите внимание, что обезьяна успешно нажимает на синюю кнопку по прошествии 20 с. Таким образом, животное может совершить «выбор по образцу» даже в случае отсутствия образца, что подразумевает сохранение его в памяти на короткий промежуток времени. Рисунок (*б*) показывает растр нейронных разрядов для каждого предъявления. Каждый расположенный горизонтально набор маленьких черточек обозначает одно предъявление. Мы можем видеть, что нейроны разряжаются быстрее во время периода запоминания (задержки) по сравнению с предшествующим и последующим интервалами времени. На (*в*) показана импульсная гистограмма нейрона, расположенного в височной доле. Обратите внимание, что красные столбики во время периода задержки указывают на непрерывность разряда «нейрона памяти» даже при отсутствии стимула, если он сохраняется в рабочей памяти. Данный нейрон имеет фоновую частоту разряда, показанную синим цветом и равную 5–10 Гц, что является типичным для корковых нейронов. Однако между предъявлением стимула-образца и успешным выбором по образцу нейрон вдвое увеличивает частоту разряда, что показано красным цветом. Считается, что такие нейроны вовлечены в процесс временного хранения информации в рамках рабочей памяти. Данные нейроны обнаруживаются в височных и префронтальных областях. (Источник: Fuster, 1997.)



Рис. 4.8. Глубинные электроды в мозге человека. В то время как большинство экспериментов с записью активности одиночных нейронов осуществляется на животных, исследования на людях с вживлением внутримозговых электродов проводятся только по медицинским показаниям. Стрелки указывают на местоположение электродов в височной коре. Если внимательно всмотреться в левое МРТ-изображение, то можно разглядеть треки электродов и маленькие отверстия в затылочной части черепа, через которые они были погружены. Нейрохирургическая операция такого типа, как правило, безопасна и безболезненна, так как мозг не имеет болевых рецепторов. (Источник: Dietl *et al.*, 2005.)

Глубинные электроды также используются и на людях. Как правило, такие электроды вживаются перед хирургической операцией тем пациентам, у которых наблюдается ничем не излечимая эпилепсия. Вживленные электроды помогают определить локализацию эпилептического очага при возникновении приступа и критических для жизнедеятельности регионов мозга, которые нельзя повредить (рис. 4.8). В дополнение к информации о локализации эпилептического очага, глубинные электроды позволяют получить доступ к областям мозга, отвечающим за обработку информации, например семантическое сходство, что показано на рис. 4.9.

Как же соотносятся регистрация в одиночном нейроне и человеческое восприятие? В то время как одна клетка ничего не может нам сообщить о человеческом сознании, современные исследования снабжают нас удивительными фактами, относящимися к осознанному и бессознательному зрительному восприятию (рис. 4.10).

Разряжающийся нейрон считается наиболее вероятной единицей в мозговой активности, но существует ряд альтернативных точек зрения. Некоторые ученые убеждены, что градуированные дендритические токи в каждом нейроне могут участвовать в важных процессах обработки информации; некоторые склоняются к мысли о важности внутриклеточных процессов; другие выделяют неклассические нервные клетки и синапсы, которые встречаются в нервной системе значительно чаще, чем предполагалось ранее; другие считают, что глиальные клетки тоже участвуют в процессе обработки информации; и очень многие ученые полагают, что о реальных процессах в мозге можно судить, только находясь на уровне *популяций* нейронов. Следовательно, регистрация аксональных потенциалов действия необходима, но не является единственным важным событием, происходящим в нервной системе. Очевидно, что очень рискованно переносить знания, полученные на единичной клетке, на более чем 10-миллиардную популяцию нейронов в мозге.

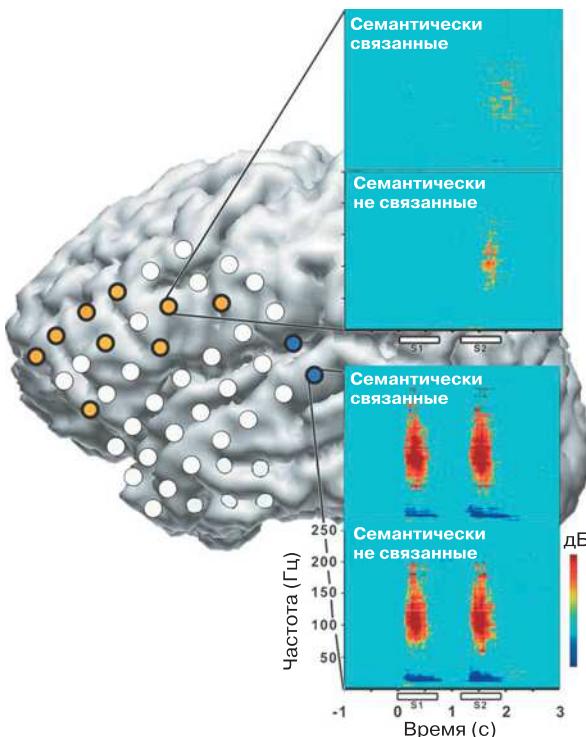


Рис. 4.9. Пример электрокортикографического (ЭКоГ) исследования, в котором регистрировали высокочастотные гамма-колебания (ССС — связанная с событием синхронизация), согласно текущим гипотезам участвующие в формировании мозговой основы для связывания сенсорных и когнитивных процессов. На рисунке представлены результаты регистрации ЭКоГ при выполнении испытуемыми лексической задачи на семантическое сходство (определить, имеют ли смысловое сходство два слова, например «нож» и «вилка»). Точки регистрации имеют трехцветовую кодировку: белые, желтые и синие. Синие точки указывают на активацию соответствующей области при звучании слова, но не при зрительном демонстрировании этого слова, поэтому авторы описывают эти точки как модально специфичные области (слуховые). Далее показано, что в этих областях не наблюдаются изменения при семантическом сходстве слов, что продемонстрировано в двух нижних рамках рисунка. Желтые точки указывают на активацию как при слуховом предъявлении слов, так и при зрительном, и авторы называют такие области модально неспецифичными. В этих участках мозга наблюдались эффекты от семантического сходства слов, что можно увидеть в верхних рамках рисунка. (Источник: Crone, Sinai, and Korzeniewska, 2006.)

2.2. Исследования на животных и человеке

В исследованиях с регистрацией одно- и мультинейронной активности очень интенсивно использовались нечеловекообразные обезьяны, такие как макаки. Большая часть того, что мы знаем о зрении, памяти, внимании и высших функциях, исходит из работ, проведенных на макаках (рис. 4.11).

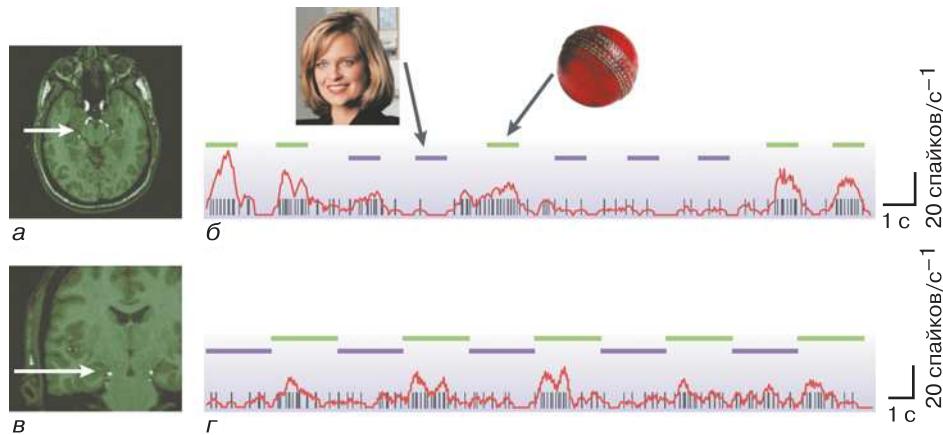


Рис. 4.10. Регистрация активности одиночных нейронов у человека и сознательное восприятие. Удивительный эксперимент, в котором осознаваемые и неосознаваемые стимулы предъявляются одновременно в разные глаза, с применением вариации методики проверки несовпадения изображения в глазах (см. гл. 6). В верхнем ряду (б) изображение женского лица осознается, тогда как рисунок мяча нет; в нижнем ряду (г) наоборот. Представлены максимальные частоты разрядов нейронов, красные в периоды, обозначенные зелеными горизонтальными полосками, когда испытуемый утверждает, что видит лицо женщины. Выглядит так, как будто мозг определяет, какой из стимулов будет осознан, когда сигнал о нем достигнет определенных областей коры. Локализация электродов показана на сканах мозга в левой части рисунка (а, в). (Источник: Rees *et al.*, 2002.)



Рис. 4.11. Обезьяны и люди удивительным образом похожи. Макаки интенсивно используются в исследованиях из-за наличия явных гомологий в строении мозга (биологического сходства) с человеком. Зрительная кора макак является наилучшим помощником при исследовании зрительной системы у человека вплоть до настоящего времени, когда стало возможным изучать строение зрительной коры человека более прямыми методами. Макаки также имеют сходство с людьми в эмоциональных процессах, демонстрируют близкую связь между родителями и потомством, и существует даже наличие префронтальных областей, которые имеют сходство с префронтальной корой человека. Разумеется, у них отсутствуют речь и другие видоспецифичные особенности человека. (Источник: Биологический журнал открытого доступа PLOS.)

Каким образом области мозга макак можно соотнести с областями мозга человека? В то время как существуют значительные анатомические различия, особенно во фронтальных и теменных областях мозга, есть достаточно сильное сходство мозга макак и человека (рис. 4.12).

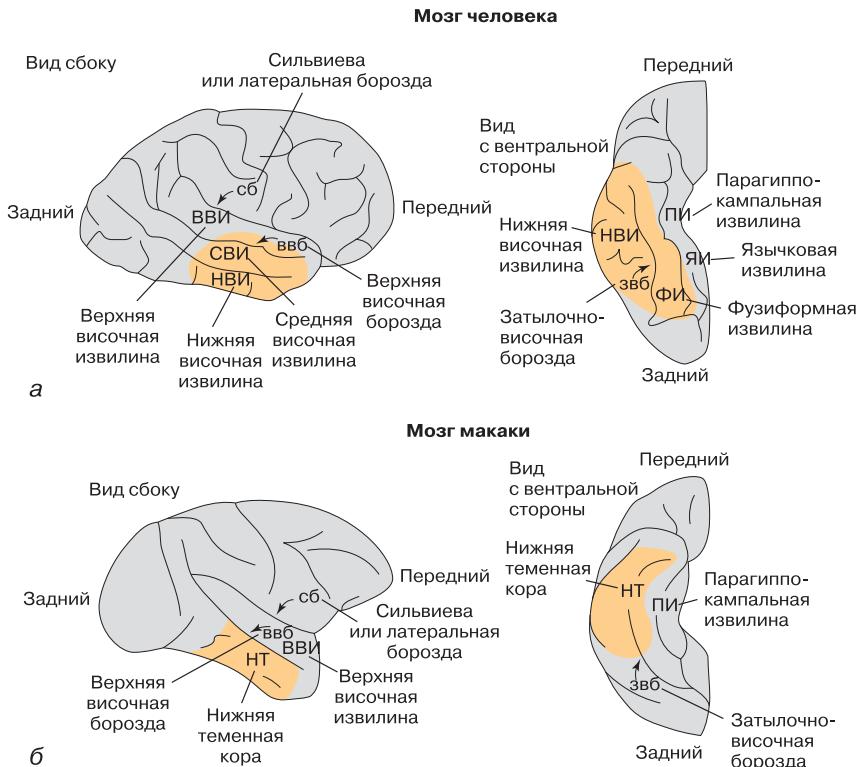


Рис. 4.12. Гомологии в строении мозга у человека и макак. На верхнем рисунке изображен мозг человека, на нижнем — макаки. Желтым цветом отмечены области, ответственные за зрительное распознавание объектов у обоих видов. Изображения справа демонстрируют вид на правое полушарие снизу, при этом фронтальные отделы обращены на рисунке наверх. Вид с вентральной стороны демонстрирует нижнюю поверхность правого полушария. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

Регистрация одиночных нейронов у макаки не только способствует картированию сенсорных и относящихся к восприятию областей, но может включать и более когнитивные аспекты, например внимание.

Опыты с регистрацией одиночных нейронов обеспечили нас изобилием информации относительно кодирующих свойств нейронов коры головного мозга. Однако нейроны реагируют как единое целое, со сложной системой связей клеток, имеющих разнообразное местоположение. Как же тогда мы можем зарегистрировать подобный динамический ответ мозга? Один из ранних методов, который позволяет получить данную информацию, представлен в следующем разделе «Электроэнцефалография».

2.3. Электроэнцефалография

Полномасштабная электрическая активность мозга может быть зарегистрирована с черепа или от поверхности коры (блок 4.1). Вместо того чтобы улавливать электрическую активность непосредственно от нейронов, которые можно представить в виде крохотных электрических батареек, электроэнцефалограм-

Блок 4.1. ЭКоГ: прямое измерение активности мозга

Даже при быстром развитии технологий нейровизуализации наиболее прямые данные о работе живого мозга до сих пор получают во время внутричерепной регистрации электрической активности (рис. 4.13). Одной из причин является то, что электрический сигнал, измеренный непосредственно от тканей мозга, значительно сильнее, чем при регистрации от поверхности головы (порядок сигнала меняется от сотен милливольт до микровольтов соответственно). ЭЭГ с поверхности головы изменяется также благодаря прохождению сигнала через водосодержащие ткани мозга, кожи и мышцы, и сама электрическая активность оказывает влияние на сигнал. Например, когда вы хмуритесь, мышцы над вашими глазами сокращаются, в это же время тонкий мышечный слой черепа растягивается и приспособливается. Даже движения глаз оказывают значительное влияние на ЭЭГ, записанную с головы. Таким образом, поверхностная ЭЭГ несет в себе электрическую активность различного генеза, и к тому же она профильтрована многими слоями тканей. ЭКоГ (электрокортикография) имеет улучшенное соотношение сигнал–шум (рис. 4.14). Самый большой недостаток метода заключается в необходимости хирургической операции. В связи с этим на людях он применим только при явных медицинских показаниях. Но несмотря на это, большая часть базовых знаний о работе мозга получены в результате многочисленных исследований на животных с помощью метода ЭКоГ или глубинных электродов.

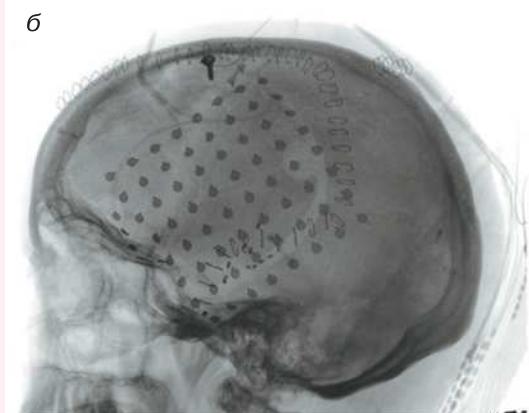
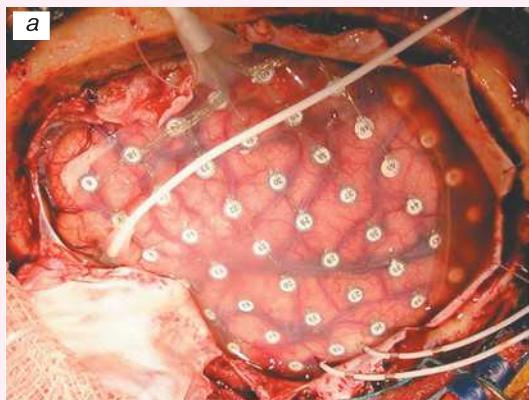


Рис. 4.13. (а) Хирургически обнаженная поверхность коры с расположенной непосредственно на ней сеткой электродов 8×8 . Электроды (белые кружки) вмонтированы в прозрачную квадратную пластиковую пластины, размещенную над левым полушарием. Обратите внимание, что пластина покрывает и височную долю, которая является частым источником судорожной активности. Также считывается информация и с воспринимающей речевой области (зона Вернике), и от зоны Брока (левая нижне-лобная извилина), которая отвечает за производство речи. Левое полушарие является у большинства людей доминантным для речевой функции, поэтому электроды располагают над наиболее критическими областями. **(б)** Рентгеновский снимок того же пациента, совмещенный со структурной МРТ мозга. (Источник: Dalal *et al.*, 2008.)

Уайлдер Пенфилд с коллегами в 1950-х гг. были первопроходцами в области электро-кортикоографии у людей. У больных эпилепсией с неконтролируемыми приступами после хирургического удаления очагов возникновения приступа испытывали облегчение своего состояния. ЭКоГ может указать на месторасположения такого «эпилептогенного очага». В дополнение оперирующий хирург должен знать, повреждения каких областей мозга жизненно необходимы для нормального восприятия и речевой функции, которых во время операции ему следует избегать. Исследования с ЭКоГ достаточно безопасны и фактически предшествуют операции. Зондирование корковой поверхности в основном безболезненная процедура, так как там отсутствуют болевые рецепторы. Научная польза от данной работы чрезвычайно велика (см. гл. 8). В то время как исследования на животных дали основу для прямой регистрации активности мозга, работы с регистрацией ЭКоГ на бодрствующих людях открыли нейронную основу речи, сознательного восприятия и произвольного управления.

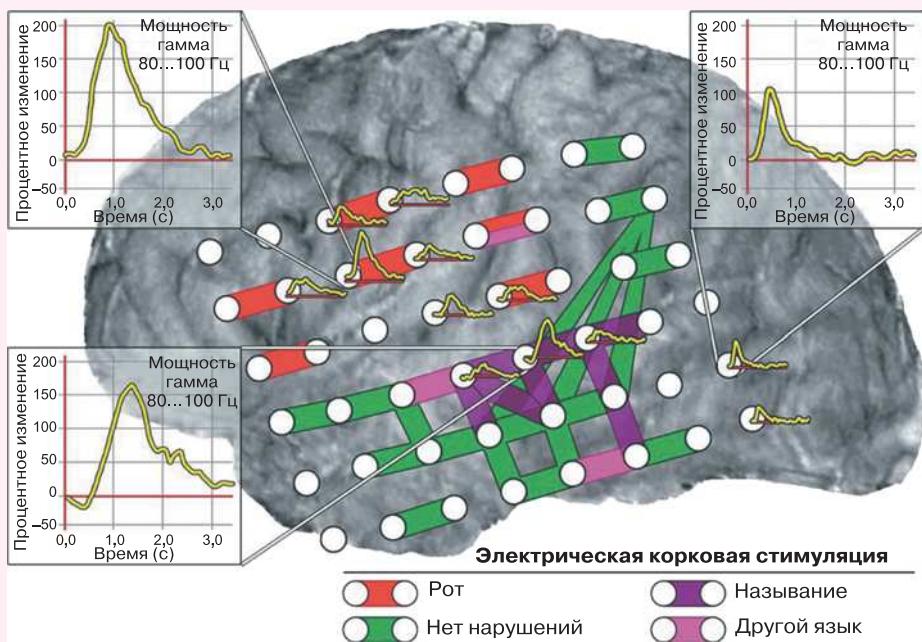


Рис. 4.14. Результаты ЭКоГ-исследования пациента с эпилепсией, наложенные на МРТ-изображение латеральной поверхности мозга. В трех маленьких рамках на рисунке показано быстрое увеличение гамма-активности (80–100 Гц) сразу после предъявления изображения предмета, который необходимо назвать. Пациента просят называть предметы на рисунках, при этом усредняют электрическую активность по всем предъявлению. Цветные полоски указывают, какие пары электродов использовались для корковой стимуляции, которая обычно препятствует функционированию подлежащей корковой области. Красные и фиолетовые полоски отмечают области, в которых электрическая стимуляция мешала называнию предметов с картинок, движению рта и другим речевым процессам. Зелеными полосками отмечены области, стимуляция которых не повлияла на выполнение задания. (Источник: Crone, Sinai and Korzeniewska, 2006.)



Рис. 4.15. Первая запись ЭЭГ. Этот исторически важный ЭЭГ-сигнал был зарегистрирован Гансом Бергером в 1929 г. при помощи одной пары электродов, помещенных на поверхность головы. Верхняя запись ЭЭГ была произведена с головы сына Бергера и демонстрирует альфа-активность (регулярная синусоидальная волна на верхней записи). Нижняя запись является электрической синусоидой масштаба времени с частотой в 10 Гц. (Источник: Gottesmann, 1999.)

ма регистрирует целое электрическое поле. В результате получается запись, которую называют *электроэнцефалограммой* (ЭЭГ), или записью электрической активности мозга. ЭЭГ была открыта в 1929 г. Хансом Бергером (рис. 4.15). Так как электромагнитные волны распространяются фактически мгновенно, метод ЭЭГ имеет очень высокое временное разрешение. Однако ЭЭГ достаточно селективно, так как в большей степени воспринимает активность нейронов, находящихся на поверхности, по сравнению с глубокорасположенными нервными клетками. ЭЭГ регистрируется через множество слоев влажной ткани, поэтому исходная электрическая активность ослабляется и искажается формой и проводящими свойствами клеток, находящихся на пути сигнала. Некоторые исследователи считают, что ЭЭГ в большей степени отражает активность первого слоя коры, который в основном состоит из сплетения нервных волокон, тесно переплетенных дендритов корковых нейронов (Freeman, 2004).

Легче всего регистрировать ЭЭГ от поверхности кожи головы, однако иногда электрическую активность можно записать от электродов, расположенных прямо на коре головного мозга. Так же как и при регистрации одиночных клеток, ЭЭГ является в определенной степени прямым методом измерения электрической активности мозга. Но когда десятки миллиардов корковых нейронов разряжаются с частотой 10 Гц, получается несколько триллионов событий в секунду. Именно поэтому необработанные записи ЭЭГ очень трудно понимать, и до разработки мощного компьютерного анализа их было невероятно сложно интерпретировать.

Однако если записи ЭЭГ усреднить по результатам нескольких экспериментов и привязать к определенной точке отсчета, например моменту подачи стимула, такая усредненная электрическая активность будет состоять из изящных и четких волн. Эти потенциалы, связанные с событиями (ПСС), чувствительны к активности большой нейронной популяции, которая характеризует зрительные, слуховые и даже семантические процессы.

2.3.1. Исследование нейронных популяций

Выявление активности крупных популяций клеток и их связей представляет следующий немало важный уровень исследования (Freeman, 2004; John, 2004). Спонтанная ЭЭГ демонстрирует разные паттерны активации. Мозг может работать с множествами разных уровней интерактивности. Например, во время глубокого сна в нативной записи ЭЭГ преобладают высокие медленные волны. Это свидетельствует о том, что значительные группы нейронов синхронизированы в большой области головного мозга. Когда человек просыпается, такая медленная активность замещается маленькими частыми электрическими колебаниями, указывающими на быстрые и пластичные механизмы взаимодействия информационных образов.

В настоящее время считается, что частота разряда нейронов во время сна и бодрствования не различается, но тем не менее при бодрствовании ЭЭГ демонстрирует увеличение информационных процессов, происходящих в мозге. Таким образом, сон является не пассивной стадией, а лишь другим вариантом работы мозга, имеющим свои особые функции. К ним, например, относят консолидацию в памяти событий, произошедших во время бодрствования (Hobson and Stickgold, 1995).

Стандартным методом для обработки комплексной ЭЭГ является Фурье-анализ, названный так в честь французского математика Пьера Фурье, который показал, что любой сложный сигнал может быть разложен на синусоидальные волны с различной мощностью (плотностью распределения) на каждой частоте (рис. 4.16).

Нативная (необработанная) запись ЭЭГ имеет различные, зрительно различимые волны, которые подразделяют по частоте колебания на альфа-, бета-, гамма-, тета- и дельта-диапазоны. Однако исходная запись ЭЭГ на самом деле является комбинацией нескольких видов перечисленных активностей. Используя математический анализ, мы можем разложить комплексную и зашумленную запись на частотные составляющие. Это весьма напоминает процесс разложения шумных радиопомех по диапазонам их частот, что, собственно, мы и делаем, когда настраиваем



Рис. 4.16. Регулярные ритмы в разных областях мозга. Анализ Фурье — метод, позволяющий нам разлагать на составные части плотность (или мощность) регулярных волн, которые не видны в шумных записях ЭЭГ (см. табл. 4.1). Графики демонстрируют результатирующие кривые мощности. Согласно данному источнику, наибольшая мощность альфа-активности сосредоточена в затылочной коре, тогда как наибольшая мощность тета-ритма наблюдается в лобной коре. Считается, что тета-активность отражает фронтально-гиппокампальные взаимодействия во время извлечения информации из долговременной памяти. Гамма-активность распространена повсеместно в мозге и отражает функциональные взаимодействия между различными регионами мозга во время активного бодрствования. Цвета отражают различные частотные диапазоны. (Источник: Zoran Josipovich, с разрешения.)

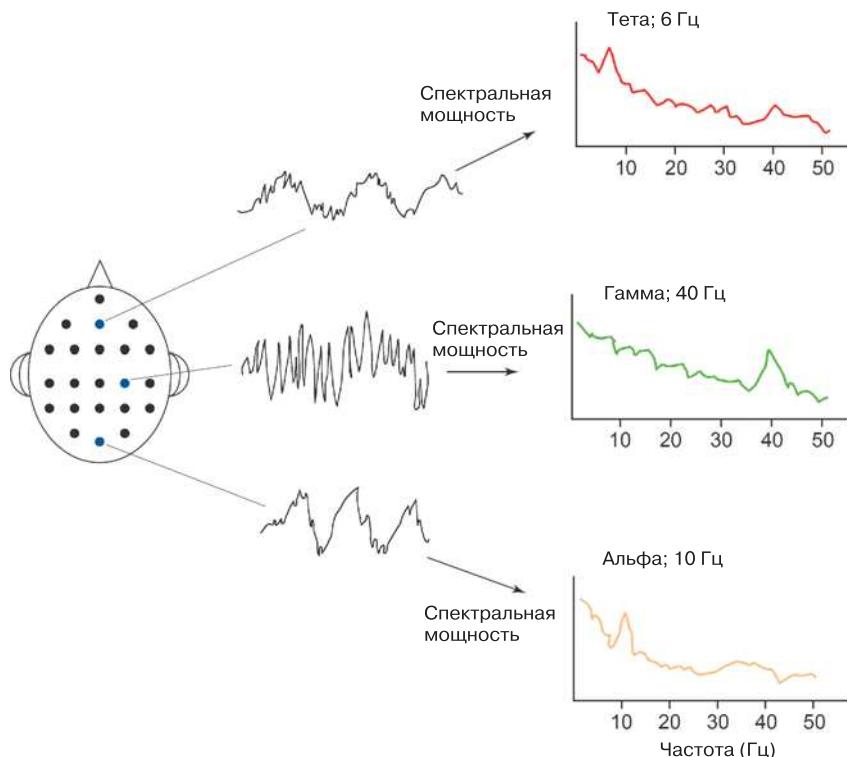
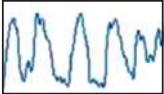
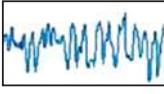
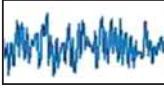


Рис. 4.17. Регулярные волнообразные колебания в разных областях мозга. Одним из трех важных ритмов, отражающих важные когнитивные функции, является альфа-активность, которую классически ассоциируют с расслабленными состояниями и состояниями готовности и, как правило, регистрируют в затылочных отведениях. В настоящее время считается, что тета-активность в лобных областях мозга отражает взаимодействия между гиппокампом и корой. И наконец, гамма-активность, участвующая в сознательном восприятии и других когнитивных процессах, отражает работу временных крупномасштабных нейронных объединений. «Спектральная мощность» — это область, расположенная под кривой на частотной диаграмме и отражающая физическую энергию каждой частотной полосы. (Источник: Ward, 2002.)

ваем для прослушивания определенную радиостанцию. Обработанная таким образом ЭЭГ может демонстрировать, что определенные задачи иногда сопровождаются появлением специфического ритма, например альфа- или гамма-, в определенных областях мозга. Это проиллюстрировано на рис. 4.16 и 4.17. Типичные частотные ритмы представлены в табл. 4.1.

Классические ЭЭГ-ритмы можно выявить и в исходной или необработанной записи. Необходимо заметить, что в бодрствующем сознательном состоянии в ЭЭГ широко распространена низкоамплитудная бета- и гамма-активности. Обратная картина наблюдается в состоянии глубокого сна, когда в ЭЭГ преобладают медленные высокоамплитудные и в большей степени синхронизированные волны. Во время других бессознательных состояний также отмечают подобное сходство (Baars *et al.*, 2004). Альфа-активность регистрируется в затылочных областях головного мозга в расслабленном, но бодрствующем состоянии.

Таблица 4.1
Частотные диапазоны ЭЭГ и функции, которые с ними ассоциированы

Название и пример	Описание
Дельта	<p>Дельта-ритм — медленноволновая активность, характерная для глубокого, бессознательного сна. Частота ее меньше 4 Гц, и похожие частотные составляющие ЭЭГ присутствуют при эпилептических припадках и потерии сознания, а также в некоторых коматозных состояниях. Именно поэтому считается, что дельта-ритм отражает активность мозга человека, находящегося в бессознательном состоянии. Активность дельта-диапазона имеет тенденцию быть самой высокоамплитудной и низкочастотной активностью мозга. Дельта-волны усиливаются одновременно с уменьшением осознания происходящего в окружающей действительности.</p> 
Тета	<p>Тета-активность имеет частоту 3,5–7,5 Гц. Предположительно тета-волны возникают в результате синхронной активности большого числа нейронов. Тета-ритм наблюдается во время некоторых стадий сна и в состояниях спокойной концентрации, например медитации. Также отмечено его появление при выполнении некоторых задач на кратковременную память и во время извлечения информации из памяти.</p> <p>Тета-волны, вероятно, участвуют во взаимодействии гиппокампа и коры в процессах запоминания и извлечения памятного следа.</p> 
Альфа	<p>Частота альфа-волн составляет 7,5–13 Гц и возникает в результате синхронной и когерентной (по фазе) электрической активности большой группы нейронов в головном мозге человека. Их также называют ритмом Бергера в память об открывателе ЭЭГ.</p> <p>Альфа-активность преимущественно возникает в затылочных областях мозга во время спокойного бодрствования с закрытыми глазами. И наоборот, альфа-активность подавляется при открывании глаз, а также при дремотных состояниях и сне.</p> 
Бета	<p>Бета-ритм — «быстрая» нерегулярная низкоамплитудная электрическая активность мозга (12–25 Гц). Бета-волны, как правило, ассоциируют с нормальным сознательным бодрствованием, часто активным, работающим состоянием или усиленным мышлением и активной концентрацией внимания. Ритмическая бета-активность с доминированием определенной частоты может свидетельствовать о различных патологиях и наркотических эффектах.</p> <p>Бета-ритм обычно регистрируется в обоих полушариях, симметрично распространен и наиболее яично выделяется во фронтальных отделах головного мозга. Он может отсутствовать или его амплитуда может быть снижена в поврежденных корковых областях.</p> 
Гамма	<p>Гамма-активность в целом имеет частотный диапазон 26–70 Гц с пиком мощности приблизительно при 40 Гц. Считается, что гамма-волны отражают процессы активного обмена информацией между корковыми и подкорковыми областями. Они регистрируются в состоянии активного бодрствования и во время БДГ-сна (сна с быстрыми движениями глаз). Обратите внимание, что гамма- и бета-активности могут перекрываться.</p> 

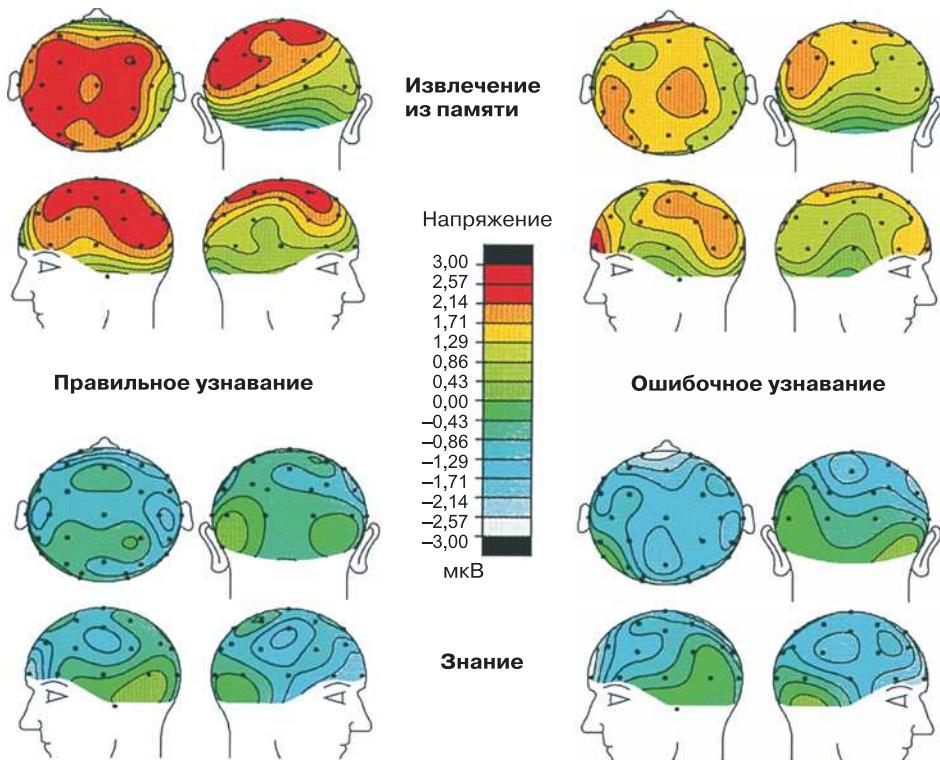


Рис. 4.18. Вызванные потенциалы часто изображают на топографических картах с усреднением напряженности по поверхности кожи головы. Красные цвета отображают более высокое напряжение. В этом случае эксплицитное извлечение сознательной информации из памяти вызывает более выраженные ПСС, чем «ощущение знания» для того же воспоминания. Активность мозга не может быть четко локализована при помощи ППС, по сравнению с результатами ПЭТ и фМРТ. (Источник: Düzel *et al.*, 1997.)

Как уже было упомянуто, временная разрешающая способность ЭЭГ имеет порядок миллисекунд, однако его пространственная разрешающая способность довольно мала. Достаточно сложно локализовать электрический источник ЭЭГ сигнала. Данная задача немного упрощается при увеличении числа электродов и использовании сложных аналитических методов. Однако, несмотря на это, ЭЭГ дает нам очень мало информации о мозговых структурах, расположенных глубоко под корой головного мозга. А так как такие подкорковые структуры, как таламус, чрезвычайно важны, у ЭЭГ существуют некие ограничения.

Исходно ЭЭГ использовали для определения мозговых ответов во время сна и дремотного состояния (рис. 4.15). Такое новое усовершенствование, как высокоплотное размещение электродов, позволяет ученым более детально измерять деятельность мозга.

Важным моментом регистрации ЭЭГ является измерение вызванных потенциалов (ВП), которые возникают в ответ на предъявление специфического стимула. Для улучшения соотношения сигнала к шуму эти ответы усредняются по многим пробам.

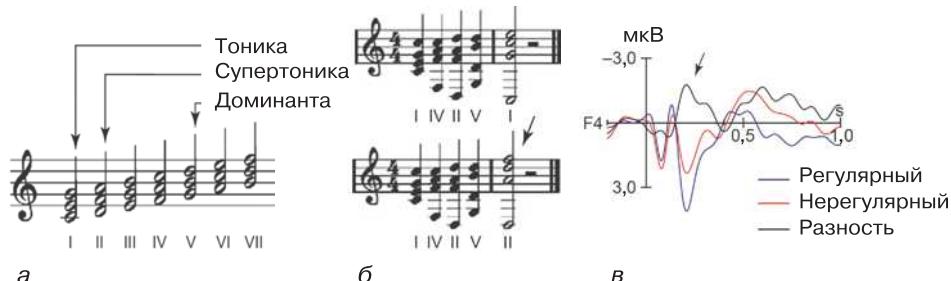


Рис. 4.19. Вызванные потенциалы на музыку. Регулярная музыкальная последовательность воспринимается как более приятная и демонстрирует более выраженные вызванные потенциалы (см. стрелку на рис. (в)). Нерегулярная музыкальная последовательность вызывает совершенно другой ответ. (Источник: Koelsch and Siebel, 2005.)

Например, зрительные ВП регистрируют для исследования динамики обработки зрительного стимула (рис. 4.18). ВП зависят от многих факторов, имеющих большое значение для когнитивной деятельности человека, такой как способность слышать свое имя или восприятие музыки (рис. 4.19). При помощи ЭЭГ можно выявить определенные паттерны, характерные для стадий сна и бодрствования, патологические паттерны заболеваний, например эпилепсии, и даже выявить области мозга, которые активируются в ответ на прослушивание музыки. Современная технология, магнитоэнцефалография (МЭГ), имеет большое сходство с ЭЭГ и позволяет по-новому визуализировать процессы, происходящие в мозге.

2.4. Магнитоэнцефалография

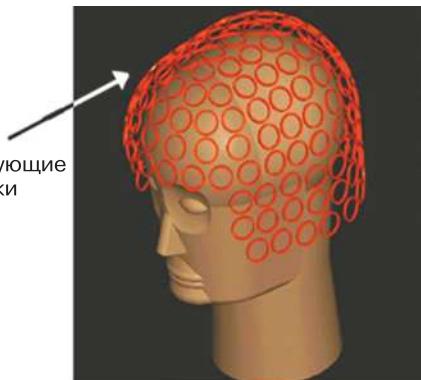
Магнитоэнцефалография (МЭГ) позволяет измерить магнитное поле, которое возникает в результате электрической активности в мозге (рис. 4.20). Пространственное разрешение этого метода для некоторых областей коры головного мозга в настоящее время достигает нескольких миллиметров, в то время как его временное разрешение составляет миллисекунды (рис. 4.21).

Из-за физических свойств магнитного поля МЭГ высокочувствительна к дендритным входам, которые расположены под прямыми углами к поверхностям извилин (складкам коры), и намного меньше зависит от нежелезащих структур. МЭГ обладает великолепным временным разрешением, а ее пространственная разрешающая способность лучше, чем у ЭЭГ.

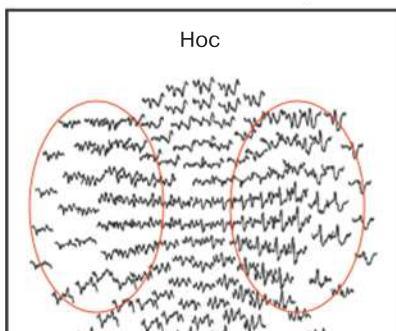
Как и при использовании других методов измерения активности мозга результаты МЭГ должны быть совмещены со структурным изображением живого мозга. В МЭГ используется процесс определения источника магнитных полей (MSI, от англ. *magnetic source imaging*), позволяющий при регистрации совмещать источники магнитной активности мозга со снимками анатомических структур, полученных при помощи МРТ. Таким образом, метод определения источника магнитных полей имеет высокую пространственную разрешающую способность МРТ и высокое временное разрешение МЭГ. Его используют перед операциями на головном мозге для точного определения жизненно важных областей мозга, которые нельзя затрагивать во время хирургического вмешательства.



Регистрирующие катушки



148-канальный регистрирующий луч



Контурная карта магнитных полей

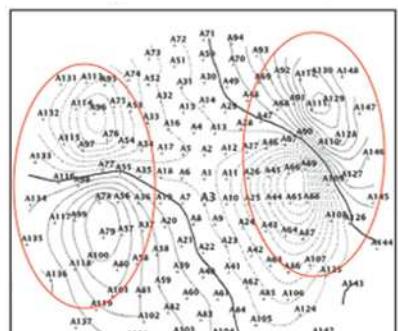


Рис. 4.20. МЭГ бесшумна и неинвазивна. МЭГ-исследования легко переносятся маленькими детьми, если они могут некоторое время находиться в малоподвижном состоянии. Картинки внизу рисунка демонстрируют векторы магнитных полей на поверхности головы объекта. (Источник: 4D Neuroimaging, Сан Диего.)

Преимуществом МЭГ служит ее полная беззвучность и отсутствие любых повреждающих воздействий при использовании. Как мы убедимся далее, МРТ достаточно шумный метод, а использование глубинных электродов, разумеется, требует проведения хирургической операции. Все это делает МЭГ очень перспективным методом для использования при работе с детьми и чувствительными людьми.

2.5. Вмешательство в работу мозга

Мы обсудили технологии, которые позволяют без повреждающего воздействия регистрировать мозговые сигналы. К сожалению, пока невозможно каким-нибудь безопасным способом вызывать нейронную активность. Такой метод был бы особенно полезным при изучении взаимосвязи между вызванной нейронной активностью и когнитивной деятельностью.

Ранние работы по прямой электрической стимуляции головного мозга принадлежали Уайлдеру Пенфилду, нейрохирургу из Монреальского неврологического института (рис. 4.22 и 4.23). Пенфилд и его коллеги занимались лечением людей, страдающих некупируемой эпилепсией. Во время операции

Частотно-временные характеристики
активности в слуховой коре левого полушария

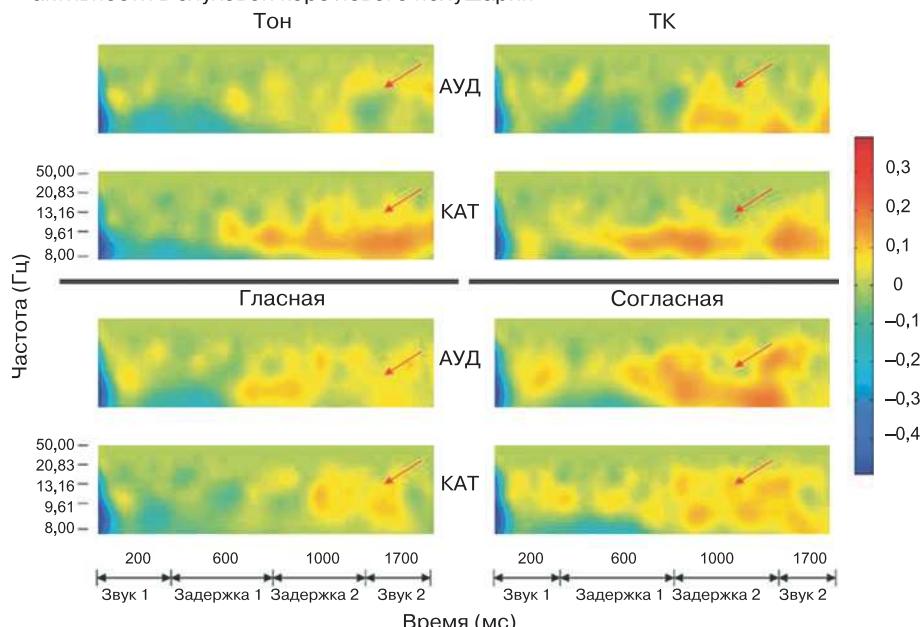


Рис. 4.21. Пример применения вейвлет-анализа для данных МЭГ при предъявлении речевых и неречевых звуков. Неречевые звуки состоят из стационарных тонов, тональный контур (ТК) которых включает динамические изменения; речевые же звуки включают стационарные гласные и согласные звуки в динамическом состоянии. Используя вейвлет-анализ, откладывая по оси x время, а по оси y — частоту и кодируя уровень активности цветом, авторы исследовали нейронную активность на различающиеся стимулы и задания (АУД, испытуемым необходимо определить, являются ли предъявленные звуки идентичными; КАТ, испытуемым надо определить, принадлежат ли два звука одной категории). Полученный в результате высокий уровень активности в альфа-диапазоне (8–13 Гц) показан красным цветом на вейвлет-диаграммах.



Рис. 4.22. Уайлдер Пенфилд (Wilder Penfield). Пенфилд с коллегами разработали в 1950-х гг. нейрохирургическую операцию на открытом мозге для неподдающейся лечению эпилепсии. (Источник: Adelman and Smith, 2004.)

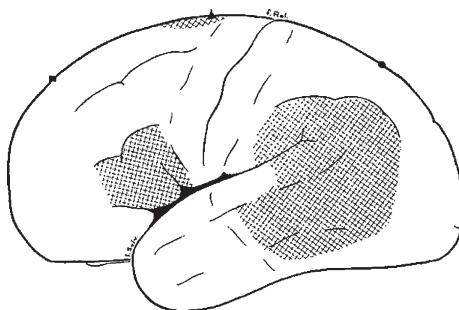


Рис. 4.23. Принадлежащая Пенфилду карта областей мозга, электрическая стимуляция которых вызывает нарушения речи. Пенфилд и Робертс обнаружили, что электрическое раздражение указанных областей нарушает воспроизведение или понимание речи. Обратите внимание, насколько точно соотносятся эти области мозга с классическими областями Брука и Вернике, которые были открыты веком ранее. (Источник: Adelman and Smith, 2004.)

на открытом мозге пациенты оставались в бодрствующем состоянии и были способны реагировать на происходящие события, так как при данном хирургическом вмешательстве применяется только локальная анестезия. В самом мозге отсутствуют болевые рецепторы, поэтому кору головного мозга можно стимулировать и проводить на ней операции без общего наркоза. Это жизненно необходимое условие операции, потому что хирургам требуется картировать функционально важные области мозга. И очаг эпилептической активности, вызывающий генерализованные судороги, таким образом может быть удален с минимальными побочными эффектами.

2.5.1. Безопасный способ вмешательства в работу мозга: транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС)

В настоящее время существует возможность моделировать повреждения мозга на здоровых объектах. Без оперативного вмешательства в мозг испытуемого мы можем очень локально изменять уровень мозговой активности. Кратковременные магнитные импульсы, приложенные к черепу, могут либо подавить, либо возбудить активность в маленькой области коры. Например, если мы будем стимулировать представительство руки в двигательной области коры, рука испытуемого неожиданно будет двигаться и поворачиваться. Прикладывание тормозных импульсов к этой же области вызовет у испытуемого трудности в движении рукой. Этот метод носит название *транскраниальной магнитной стимуляции* (ТМС) или, как называет этот метод его ведущий разработчик, «вмешательство в работу мозга» (Cowey and Walsh, 2001). Метод ТМС (рис. 4.26) кажется вполне безопасным. Благодаря применению ТМС мы теперь можем проверять гипотезы о вкладе определенных областей головного мозга в высшие когнитивные процессы. А так как ТМС работает с миллисекундной шкалой времени, становится возможным изучать, как разворачиваются процессы переработки информации.

Ряд авторов (Overgaard *et al.*, 2004) использовали ТМС для исследования зрительного восприятия. Испытуемому предъявляли простые геометрические фигуры: треугольники, квадраты и круги — трех разных цветов (красные, зеленые и синие). Зрительные стимулы предъявляли в одном из трех возможных местоположений на экране. Время экспозиции фигур было достаточное для восприятия изображений всеми испытуемыми. Исследователи прикладывали при помощи ТМС тормозный импульс к средневисочной области головного мозга обоих полушарий, что приблизительно соответствует на черепе точке немногого фронтальнее уха. Если импульс подавали через 120 мс

после предъявления стимула, то у испытуемых наблюдалось значительное снижение восприятия стимула. Люди не могли четко воспринимать изображенные фигуры, вместо этого у них появлялось только смутное ощущение о том, было что-то показано или нет.

Интерес вызывает тот факт, что, если испытуемых просили угадать предъявляемые фигуры, все продемонстрировали нормальные результаты. Однако никто не давал отчета о наличии стимула. Несмотря на это, восприятие стимула происходило (бессознательно), что подтверждается точным обнаружением. О субъективном восприятии слов ничего не сообщалось.

А теперь давайте обратимся к методам изучения мозга, которые используют технологии пространственного картирования для одновременного исследования анатомии и функций мозга.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Беседа с Майклом Д. Раггом: Корреляты сознания, выявляемые с помощью нейровизуализации

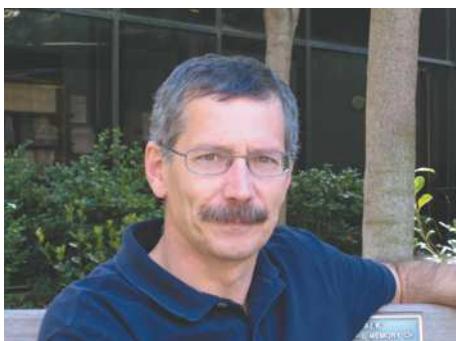


Рис. 4.24. Майкл Д. Рагг (Michael D. Rugg, PhD), кафедра нейробиологии и поведения и кафедра когнитивной нейронауки, университет Калифорнии, Ирвайн

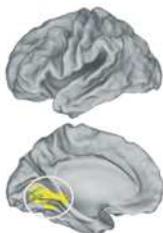
Развивающееся направление когнитивной нейронауки предоставляет нам потрясающие новые и постоянно меняющиеся способы исследования нейронных коррелятов человеческого мышления и когнитивной деятельности (рис. 4.25). Ведущим лидером в этой области является доктор Майкл Рагг, профессор кафедры нейробиологии и поведения, а также директор центра нейробиологии обучения и памяти в университете Калифорнии в Ирвайне. Мы побеседовали с доктором Раггом и узнали о том, как его подход к изучению нейронных коррелятов памяти у человека изменился за последнее десятилетие и в каком направлении, по его мнению, он изменится в будущем. Ниже приведены основные моменты этого интервью. (*МПР* — мозг, познание разум: редакторы Бернард Дж. Баарс и Николь М. Гейдж; *MR*: Майкл Рагг).

МПР: Давайте начнем с истории: как, будучи когнитивным нейробиологом, Вы изменили ваш подход к исследованиям за последние десять лет?

MR: Для меня, как мне кажется, он совпадает с возможностями методов нейровизуализации, которые позволяют напрямую идентифицировать нейронные популяции и нейронные цепи, возникающие при выполнении разных когнитивных задач. Когда я впервые стал работать в направлении, которое сейчас носит название когнитивной нейронауки, оно развивалось в основном людьми, стремящимися с помощью методов измерения активности мозга разделить когнитивные процессы. В то время единственным доступным методом было измерение ЭЭГ, поэтому возник достаточно большой уклон в сторону простого использования полученных измерений



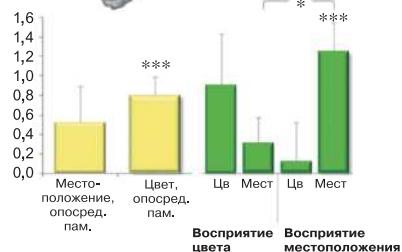
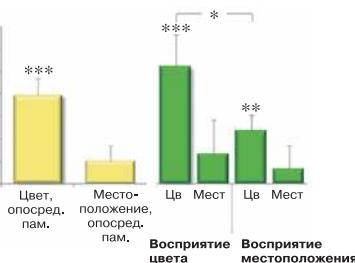
Цвет



Местоположение



Вычисленные параметры



Гиппокамп

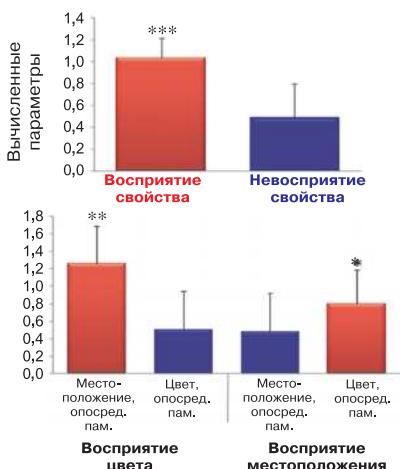


Рис. 4.25. Пример экспериментальной схемы, использовавшейся в фМРТ-экспериментах доктора Рагга по изучению памяти. В этих экспериментах исследовали роль внимания к цвету и местоположению объектов во время задачи на память. *Верхний рисунок:* экспериментальная парадигма. *Слева:* материалы для запоминания с применением цветовых подсказок и подсказок местоположения во время сканирования испытуемых в обучающей фазе эксперимента. *Справа:* материалы для запоминания, использовавшиеся в тестовой фазе, когда были убраны указатели цвета и местоположения. *Средний рисунок:* эффекты на память, вытекающие из свойство-специфичности. *Слева:* эффекты на память специфичные к цвету (отмечены желтым) показаны на стандартизованном изображении мозга. Часть этих эффектов дополнительно модулировалась вниманием к цвету (наложение зеленого). *Справа:* эффекты на память специфичные к местоположению (отмечены желтым), а также показаны области мозга, модулируемые вниманием к местоположению (зеленые). *Нижний рисунок:* средняя височная доля кодирует воспринявшую контекстную информацию. *Слева:* область правого гиппокампа демонстрирует эффекты памяти на контекстную информацию, которая была селективно воспринята (независимо от свойства), и отсутствие значимых эффектов в ответ на невоспринявшую информацию. *Справа:* на графиках указаны различия в опытах с восприятием и не восприятием информации, а также графики с разделением на цвет и местоположение. (*Источник:* Uncapher and Rugg, 2009.)

нейронной активности для выделения различных когнитивных процессов. Логика такова: если у вас есть два экспериментальных условия, которые вызывают сильно различающуюся активность мозга, имеющую к тому же разную мозговую основу, то это служит убедительным доказательством (при определенных допущениях) того, что вы разделили две различные когнитивные деятельности.

После появления сначала ПЭТ, затем фМРТ стало возможным рассмотреть все это логически, но сейчас есть гораздо больше информации о том, где в головном мозге расположены участки, вызывающие разные паттерны активации. Поэтому ученые больше начинают размышлять о роли разных областей мозга в том или ином гипотетическом когнитивном процессе: вместо того чтобы использовать данные об активности мозга как (более или менее подходящую) замену или дополнение к времени реакции или количеству ошибок или другим поведенческим измерениям, эти данные сейчас стали действительно самостоятельным источником информации. Вы сейчас можете спросить: почему некоторые варианты информационно-поисковых операций вовлекают разные части теменной коры, ответственные за другие процессы? Какую роль выполняет теменная кора, вследствие чего она оказывается задействованной только в определенных процессах, и какую теоретическую информацию это дает нам о строении нейронных сетей, вовлеченных в различные когнитивные процессы?

МПР: Исследование таких сложных нервных процессов, как память, ставит перед ученым сложную задачу разработки экспериментов, которые позволили бы разобрать на еле уловимые, но очень важные составляющие сложную систему. Каков ваш подход к этой проблеме?

МР: Мне кажется, одно стало четко понятно: нельзя изучать память или нейронные корреляты памяти без логической, четко сформулированной предэкспериментальной теории об организации памяти и без представления, как ваш эксперимент повлияет на разные процессы памяти. В других областях исследования когнитивной деятельности все примерно так же, но при изучении памяти становится очевидным, что нельзя поместить испытуемого в сканнер и сказать: «Я буду изучать

память». Необходимо иметь четко сформулированную логическую когнитивную или функциональную теорию памяти, которая бы направляла ваши эксперименты и помогала интерпретации. Один из самых значительных споров в области когнитивной нейронауки памяти — вовсе не спор о данных, так как с полученными данными соглашаются все. Дело в интерпретации этих данных, и интерпретации дают люди, имеющие разные предэкспериментальные положения о строении памяти, о методах исследования и о том, каковы должны быть критерии для разделения разных процессов памяти с точки зрения поведения. Несколько лабораторий могут иметь одинаковый набор экспериментальных данных, но интерпретация их будет значительно различаться: таким образом, разные интерпретации основаны не на нейронауке, а на экспериментальной психологии.

МПР: Давайте заглянем теперь в будущее. Какие вы видите изменения в подходах по изучению когнитивной нейронауки, а именно человеческой памяти?

МР: Мне кажется, все идет к усложнению поведенческих задач, а также к более глубокому осмысливанию теоретических посылок различия обнаруженных данных и к появлению попыток рассмотреть их с нескольких точек зрения. Еще стало совершенно очевидно, и это исходит с методологической стороны, что уже неэффективны попытки охарактеризовать активность, связанную с памятью, в таких обширных терминах, как «гиппокамп» и «не гиппокамп», «энторинальная кора» и «парагиппокампальная кора» и другие. Причина тому — высокая дифференциация этих структур и, вероятно, было бы огромным упрощением думать, что если две задачи затрагивают, например, гиппокамп, они должны в некотором роде иметь какой-то общий когнитивный процесс низкого уровня. Сейчас с помощью МРТ у нас есть возможность получать с высоким разрешением функциональную нейровизуализацию гиппокампа на уровне паттернов активности гиппокампальных полей. Например, есть люди, которые утверждают, что разделяют активность зубчатой извилины и поля СА1 против СА3. Можно ли утверждать, что при этом вовлекается гиппокамп и, следовательно, выполняется одна и та же процедура? Другими словами, если можно так выразиться, уровень разрешающей способности для разделения нейронных коррелятов когнитивной деятельности все более повышается. Именно это изменит представление людей о «нейронных нарушениях взаимосвязи» и «когнитивных разобщениях».

3.0. фМРТ И ПЭТ: непрямое измерение нейронной активности

При помощи ЭЭГ и МЭГ активность мозга измеряют почти напрямую. Другие методы нейровизуализации используют непрямое измерение активности мозга, например кровоток или локальный уровень кислорода. В настоящее время наиболее широко используемым методом является фМРТ (функциональная магнитно-резонансная томография) (рис. 4.27), и в особенности тот ее вид, который позволяет измерять уровень кислорода в локальном кровотоке, — BOLD (от англ. *blood-oxygen level dependent activity*) (рис. 4.28 и 4.29).

Когда нейроны разряжаются, они поглощают кислород и глюкозу и выделяют метаболические продукты обмена. Активная область мозга использует запас кислорода в локальном кровотоке, и по мере того, как кислород поглощается, мы регистрируем небольшое снижение сигнала BOLD. В течение долей секунды данное снижение локального уровня кислорода вызывает приток богатой кислородом крови в эту область. В такой момент мы регистрируем восстанов-

Транскраниальная магнитная стимулляция (ТМС)

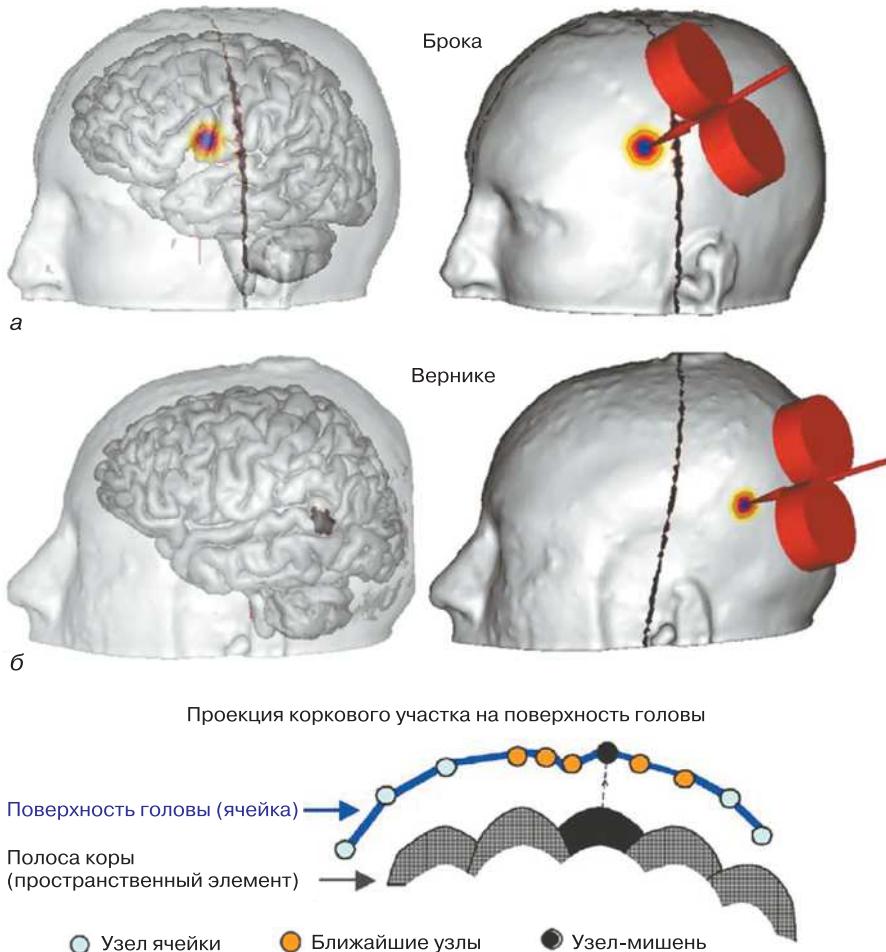


Рис. 4.26. Магнитная стимулляция мозга осуществляется без хирургического вмешательства. Стимулляция мозга может быть проведена без операции. В данном проиллюстрированном примере ее применяют относительно зон Брока и Вернике в левом полушарии головного мозга испытуемого. ТМС является безопасной процедурой при средних значениях интенсивности воздействия и частоты. Она позволяет проверять причинно-следственные гипотезы в экспериментах на мозге, что является значительным методологическим преимуществом. (Источник: Andoh *et al.*, 2006.)

ление сигнала. Однако компенсаторный механизм зашкаливает, вызывая гораздо больший прилив кислорода, чем требуется, поэтому мы наблюдаем увеличение сигнала выше начального уровня. И наконец, когда неиспользованный кислород вымывается из исследуемой области, мы регистрируем возвращение сигнала BOLD к начальному уровню.



Рис. 4.27. Вид установки для МРТ. Большинство фМРТ регистрируют испытуемого в положении лежа. Даже современные модели аппаратов МРТ создают достаточно большое количество шума при включении и выключении электромагнитной катушки. Для предъявления зрительных стимулов может применяться небольшой экран, наушники — для предъявления слуховых стимулов. Из-за того что устройство генерирует мощное магнитное поле, в экспериментальную комнату нельзя вносить никакие металлические предметы, например шариковые ручки и даже скрепки. (*Источник:* Sharma and Sharma, 2004.)

Таким образом, по мере того как меняется BOLD-сигнал вслед за изменением уровня кислорода в кровотоке, мы можем непрямым способом регистрировать активацию нервной ткани. Время возникновения сигнала BOLD равно примерно 6 с после предъявления стимула. Взаимосвязь нейронной активации и BOLD продемонстрирована на рис. 4.28 и 4.29.

Позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ) была разработана намного раньше, чем МРТ и фМРТ, и обеспечивает измерение метаболической активности мозга (рис. 4.30). ПЭТ в настоящее время применяют намного реже, так как данная методика является очень дорогостоящей и требует наличия циклотрона. Так же при использовании этого метода испытуемому необходимо вводить

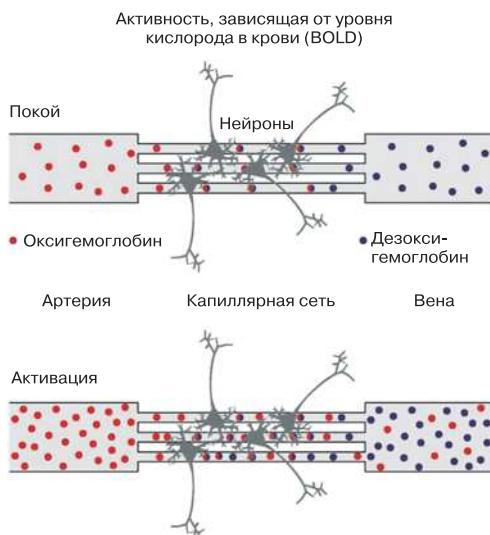


Рис. 4.28. Основа функциональной МРТ (фМРТ). Одним из самых популярных методов визуализации работы мозга, вероятнее всего, является фМРТ, которая менее дорогостояща по сравнению с ПЭТ и обеспечивает хорошую локализацию активности мозга. фМРТ является методом непрямой регистрации локальной нейронной активности, что и показано на рисунке. Повышение активности нейронов ведет к увеличению потребления кислорода нейронами и окружающими клетками, что приводит к дополнительному притоку крови, несущей кислород, к этой области. Это можно измерить при помощи методики BOLD — измерения активности, зависящей от уровня кислорода в крови. Так как нейроны начинают разряжаться несколькими секундами ранее, чем возрастет активность BOLD, существует временная задержка у фМРТ. (*Источник:* Dogil *et al.*, 2002.)

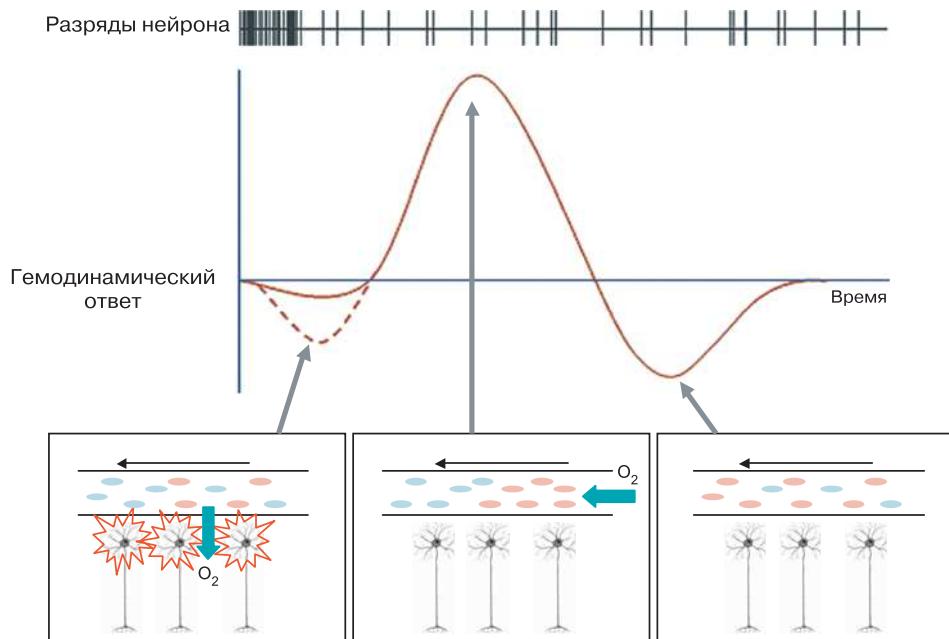


Рис. 4.29. Обычный BOLD-ответ в нейронной популяции. Верхняя линия демонстрирует вспышку разрядов группы нейронов в какой-то области мозга. Через несколько секунд активный участок мозга полностью израсходует свой непосредственный запас питательных веществ — кислорода и глюкозы. Таким образом, кривая BOLD прогибается для отражения потери кислорода. В следующий момент времени изгиб вверх кривой BOLD свидетельствует о новой волне приносимых кровью питательных элементов к активированному региону мозга. Эта волна пришедшего кислорода быстро используется нейронами, постоянно требующими энергии, и поэтому кривая снова падает к минимальному уровню. В конце концов, обеспечение питательными веществами участка мозга приходит в равновесие с их потреблением, и кривая выходит на исходный уровень. BOLD-ответ также называют «гемодинамическим», так как он отражает быстрые и точные изменения локального кровотока

радиоактивную метку. В области немедицинского исследования МРТ и фМРТ применяются намного шире (рис. 4.31). Несмотря на это, ПЭТ все равно имеет большое значение, так как разные метки могут быть присоединены к разным молекулам. Таким образом, может быть определен нейрохимический состав рецепторов.

На сегодняшний день при использовании только одного метода невозможно одновременно иметь и высокую пространственную разрешающую способность, и высокое временное разрешение. Однако возможен компромисс. Такие методы, как фМРТ и ПЭТ, указывают нам, где в мозге происходят определенные процессы. ЭЭГ, МЭГ и регистрация одиночных нейронов показывают миллисекундные изменения активности. В любом исследовании встает важный вопрос, почему авторы использовали именно этот метод и что они с помощью его наблюдали — или пропустили. В идеале необходимо использовать разные методы, которые позволяют получить перекрывающиеся результаты.

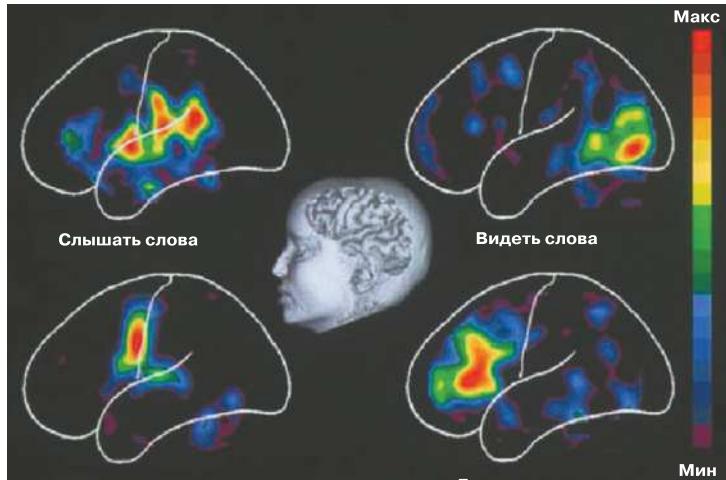


Рис. 4.30. Классическое ПЭТ-исследование: сравнение активности зрительных и слуховых областей мозга. Ранние изображения, полученные при помощи ПЭТ, показывают различия при произнесении речи, чтении, слуховом восприятии и внутреннем воспроизведением слов (Posner и Raichle, 1994). Обратите внимание на активацию зрительных, слуховых и соматосенсорных областей мозга. Очертания мозга (белая линия) нарисованы приблизительно. На более современных изображениях функциональная активность мозга накладывается на структурные МРТ-изображения мозга испытуемого. (*Источник:* Posner and Raichle, 1994.)

ФМРТ демонстрирует активность мозга

Левая рука – Прикосновение

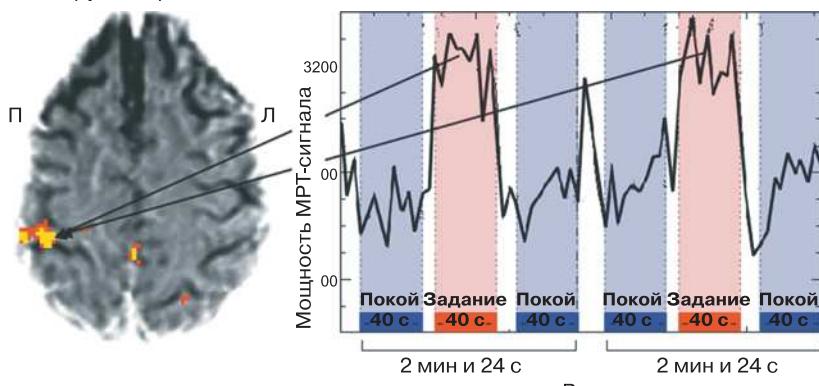


Рис. 4.31. Как происходит циклическое включение и выключение BOLD-сигнала. Физические характеристики метода измерения BOLD требуют периодического включения и выключения магнитного поля для регистрации радиочастотных колебаний в связи с изменением спина у атомов кислорода. Так как когнитивные задачи требуют секунд или долей секунды, стандартным приемом будет чередование состояний покоя и выполнения задания с периодом примерно полминуты или около того (в данном случае фаза длится 40 с). Это обеспечивает наличие контрольных данных. Слева функциональный сигнал (BOLD) наложен на структурное изображение мозга (полученное с помощью МРТ). Изображение мозга получено при совмещении активностей мозга при выполнении задачи и усреднении относительно фоновой активности. (*Источник:* Robinson, 2004.)

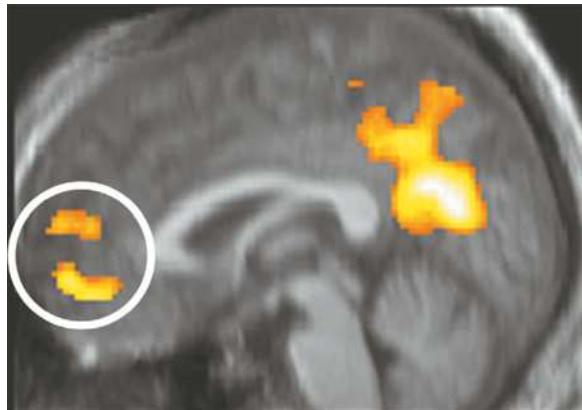


Рис. 4.32. фМРТ BOLD-сигнал при болевой чувствительности в левой части туловища. При стимулировании левой руки до появления умеренных болевых ощущений BOLD-сигнал регистрируется в правополушарной карте тела (соматосенсорной коре, не показана), а также возникает в отмеченных областях вдоль средней линии правого полушария. Болевые пути хорошо известны, и восприятие умеренной боли помогает проверять точность методик визуализации активности мозга. (*Источник:* Valet *et al.*, 2004.)

3.1. Области интереса

Лавирование в мозге — непростая задача. А еще более трудной задачей является выяснение того, какие роли играют разные области мозга в высших когнитивных процессах, таких как речь, внимание и зрение. Одним из выходов будет первоначальное выделение определенной области интереса (ОИ) и прогнозирование ожидаемой активности в ОИ.

3.1.1. Регистрация функциональной активности во время структурного сканирования

Первым делом необходимо изучить анатомическую структуру живого мозга, выявить различные области, связи и уровни организации. Структурная МРТ позволяет нам картировать строение мозга, включая аксонные (белое вещество) связи между различными регионами мозга. МРТ показывает только структуру, но не функциональные особенности.

На рис. 4.32 (*справа*) мы можем наблюдать два желтых «световых пятна», отражающих увеличение активности на фМРТ. Цвет в данном методе используется в качестве маркировки уровня активности. Для того чтобы локализовать местоположение световых пятен, нам необходимо наложить функциональное изображение на изображение, полученное при помощи структурной МРТ, которая имеет большую пространственную разрешающую способность. Во время *совместной регистрации* функциональные и структурные изображения совмещаются. Совместная регистрация гарантирует, что два изображения в итоге будут точно совмещены в одинаковой размерности. Имея большее пространственное разрешение, мы можем решать вопросы об анатомической специфичности.

Другой подход заключается в маркировании области интереса (ОИ) только на структурном изображении для проведения статистического анализа.

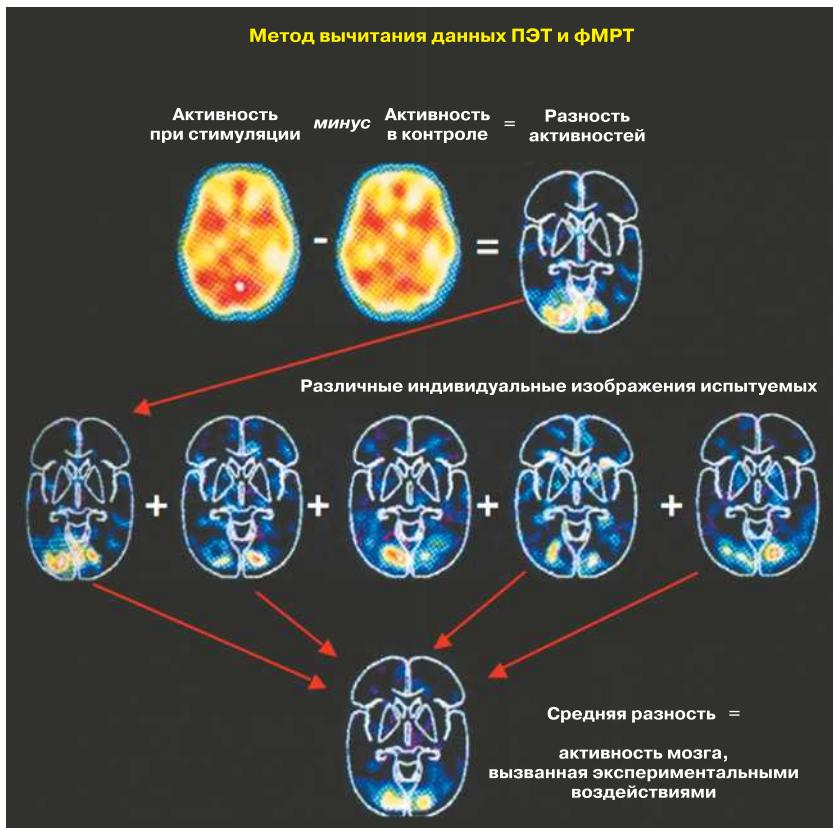


Рис. 4.33. Метод вычитания данных ПЭТ и фМРТ. Мозг постоянно находится в состоянии динамической активности. Для того чтобы избавиться от фоновой активности, BOLD- или ПЭТ-сигналы при выполнении задач вычитываются шаг за шагом из активности мозга, измеренной при наиболее сходной контрольной ситуации. Индивидуальные различия в полученных изображениях затем усредняют для получения среднегрупповых. (Источник: Posner and Raichle, 1997.)

Современные магнитно-резонансные томографы (рис. 4.27) с более мощным магнитным полем позволяют исследовать клеточную организацию живого мозга и сравнивать мозг разных групп людей (например, людей, страдающих шизофренией, и здоровых испытуемых). Различные уровни коры имеют либо локальные, либо удаленные связи, поэтому данный вид информации очень полезен для понимания взаимодействия разных областей мозга.

Из-за того что мозг постоянно активен, до сих пор вызывает значительное затруднение выделение мимолетной, связанной с заданием активности. Одним из широко распространенных методов является вычитание между двумя фМРТ-изображениями, различающимися по условиям, например, сравнение мозговых ответов в задаче на понимание арабских чисел (1, 2, 3, ...) и ответов в такой же задаче, но в которой числа были прописными (один, два, три, ...) (рис. 4.33). Вычитание используется потому, что оно позволяет исключить большую часть «нерелевантной» мозговой активности, которая в противном случае за-

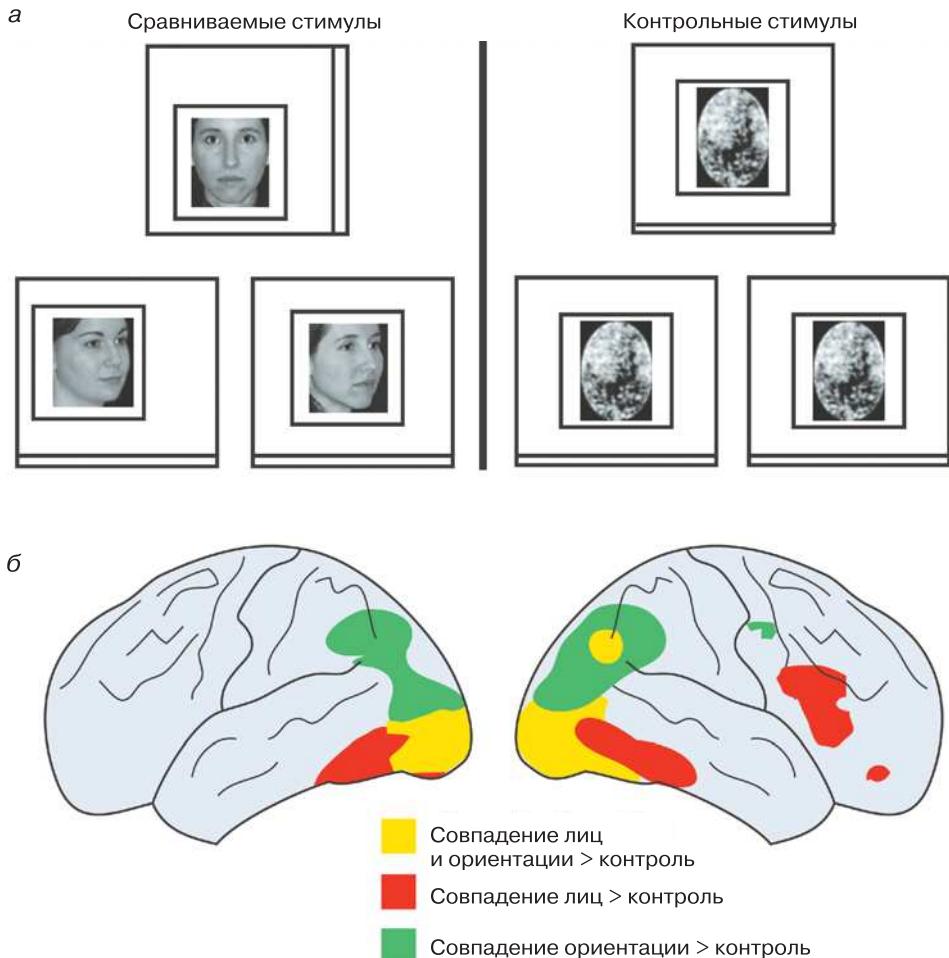


Рис. 4.34. Типичный зрительный эксперимент с использованием фМРТ. Обратите внимание на то, что предъявляемые лица очень точно подобраны с точки зрения похожести. Предъявляемые лица сравнивают с другими зрительными стимулами той же пространственной ориентации. В исследовании используется методика сличения, поэтому испытуемым необходимо концентрировать внимание и нажимать на кнопку при появлении совпадающего стимула. В ответ на предъявление лиц результаты демонстрируют более высокий BOLD-сигнал в красной области, выше — в зеленой области для пространственного положения и высокий в светло-зеленой области при сличении одновременно лица и пространственной ориентации по сравнению с контролем. (*Источник:* Squire et al., 2003.)

глушила бы интересующий нас сигнал. Это очень похоже на сравнение спокойной и неспокойной поверхностей моря до и после того, как проплыл кит. Если необходимо увидеть волны, вызванные движением кита, можно произвести вычитание одной записи волн из другой. Важна именно *разница* между двумя состояниями (см. рис. 4.33, 4.34).

Вычитание двух условий может, однако, иметь и нежелательное последствие. Во время таких состояний нередко происходят другие важные процессы. Кроме того, различия между экспериментальными и контрольными условиями могут варьировать, может существовать перекрестное взаимодействие между независимыми переменными и т. д. В качестве другого подхода служат *параметрические вариации*, при которых изменение каждого важного параметра и его взаимодействия могут быть разделены статистически. Например, если мы изучаем рабочую память (РП) вместо того, чтобы вычитать мозговую активность во время процессов рабочей памяти из активности без нее, можно исследовать, как постепенное увеличение загрузки рабочей памяти отражается на нейронной активации. А так как статистические проверки должны быть выполнены для каждой области интереса в каждый момент времени, получается очень большой объем данных.

3.2. Мозг в состоянии покоя не молчит: внутренние процессы мозга

Когда ученые стали изучать разные когнитивные функции, основным подходом при исследовании был сравнительный, разностной подход. В данных работах нервная активация во время выполнения когнитивной задачи, такой как произнесение речи, сравнивалась с состоянием, при котором испытуемых просили расслабиться и «ничего не делать». Такое сопоставление активности с отдыхом выявляло значительные основные эффекты. Сотни сравнительных исследований были проведены для картирования областей мозга, ответственных за когнитивные функции.

И все же существует скрытое допущение в этих работах. Что бы вы делали, если бы вас попросили спокойно лежать и «отдыхать»? Будет ли ваш разум как белый чистый лист? Очень большое число фактов указывает на то, что люди в таких ситуациях начинают возвращаться к своим повседневным мыслям, образам и чувствам. В это время вы можете думать о том, что произошло днем ранее; или о том, что надо будет сделать позже; или даже немного помечтать. У вас, скорее всего, возникнут внутренняя речь, зрительные образы, эпизодические воспоминания и тому подобное. Для мозга эта деятельность не будет «отдыхом». Экспериментальное сравнение будет происходить между двумя состояниями активности. Одно из этих состояний будет вызываться требованием экспериментальной задачи, тогда как другое будет отражать собственные мысли, надежды, чувства, образы, внутреннюю речь и т. д. испытуемого. В некоторых случаях спонтанная активность может рассказать гораздо больше о естественном состоянии человеческой когнитивной деятельности, чем специальные экспериментальные задания. Хотя, конечно, оба варианта чрезвычайно важны.

В специальной литературе возросло количество работ, посвященных изучению состояния «покоя», т. е. состояния, при котором испытуемого не просят выполнять определенной деятельности (рис. 4.35).

Использование МРТ как для получения точных анатомических изображений, так и для функционального картирования областей мозга без преувеличений внесло революционные изменения в область когнитивной нейробиологии. Современные и усовершенствованные способы использования фМРТ представлены в следующем разделе.

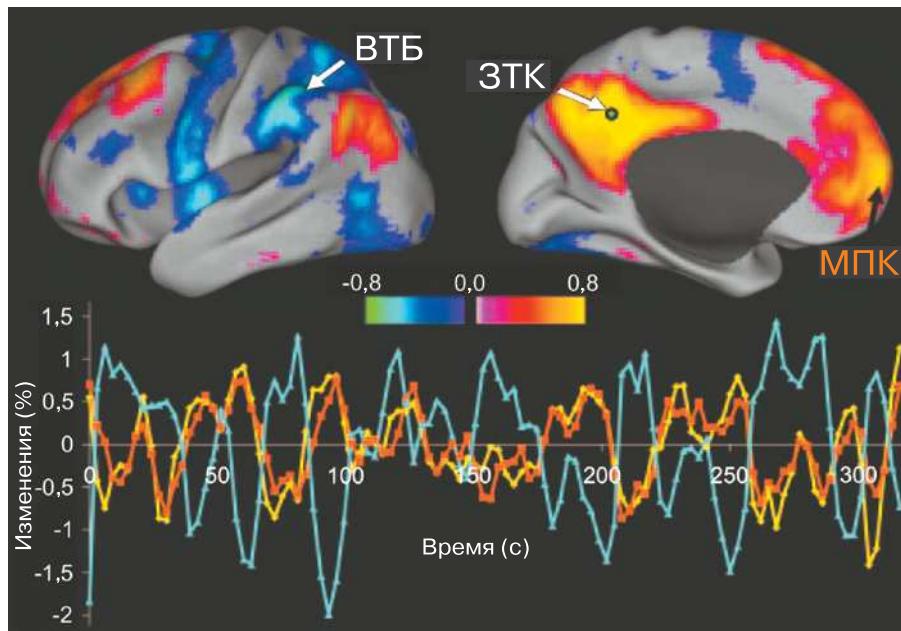


Рис. 4.35. Мозг находится в постоянно активном состоянии. Это изображение фМРТ демонстрирует фоновую активность в обоих полушариях, левом (*слева*) и правом (медиальная поверхность, *справа*). Нижний график показывает активность мозга за 300 с. Несмотря на то, что не связанная с выполнением заданий активность сильно отличается от активности во время решения типичных экспериментальных задач, нам известно, что люди постоянно думают, воображают, чувствуют, воспринимают, запоминают и разговаривают сами с собой, даже в том случае, когда им не дается определенного задания. (Источник: Fox *et al.*, 2005.)

3.3. Эмпирическое определение когнитивных функций: уникальный способ

Выдающиеся научные открытия делают в результате сочетания технологий визуализации работы мозга и изобретательности гения. Очень много творческих способностей требуется для выбора функциональной переменной. Каким образом можно лучше всего понять зрение? А селективное внимание и сознательную когнитивную деятельность? Для ответов на эти вопросы было потрачено немало времени и сил.

Вот несколько примеров. Все знают, что таксисты способны хорошо ориентироваться в городе. Они не только знают, как добраться из пункта А в пункт Б, но и могут это сделать наиболее рационально. Такая способность перемещаться по сложной системе дорог опирается на нашу способность к пространственному восприятию. Исследования показали, что важную роль в навигации и запоминании мест и маршрутов играет гиппокамп, часть медиальной височной доли. Уже несколько десятков лет известно, что крысы с разрушенным гиппокампом катастрофически плохо выполняют тесты на пространственную память. Птицы и другие животные, которые закапывают или прячут пищу, имеют

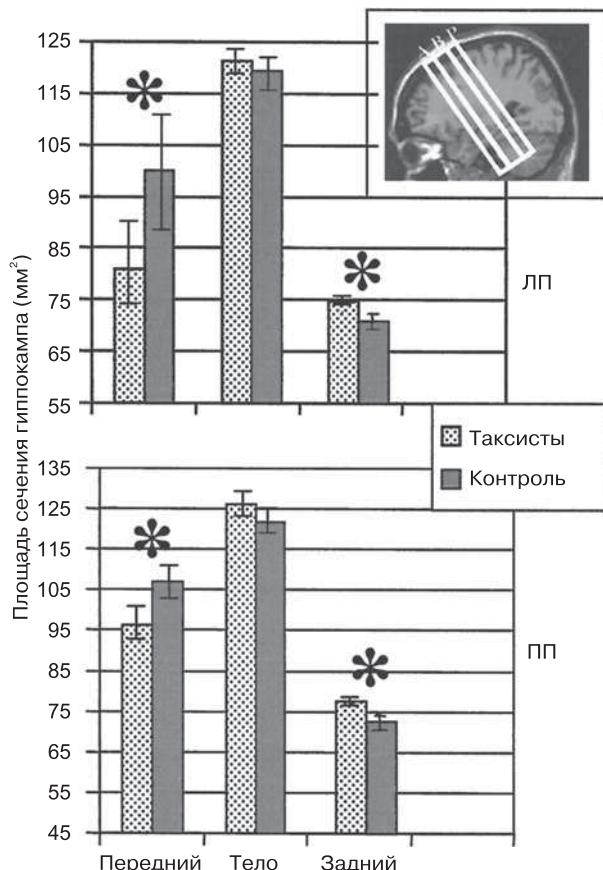


Рис. 4.36. Размер гиппокампа у таксистов Лондона. Лондонские таксисты имеют значительно отличающуюся в размере область мозга, отвечающую за пространственную ориентацию, т. е. гиппокамп. (Источник: Maguire *et al.*, 2000.)

более развитый гиппокамп по сравнению с животными, не способными этого делать. Когда мы думаем о таксистах, возникает один вопрос: имеют ли таксисты более развитые участки мозга, отвечающие за пространственное ориентирование, по сравнению с обычными людьми? В действительности было обнаружено, что задняя часть гиппокампа у таксистов больше по размеру, чем у людей с другой профессией (рис. 4.36). Вы можете спросить, а что если люди с большим гиппокампом выбирают себе профессию таксиста, а не наоборот? Имеется исследование, показывающее, что размер гиппокампа зависит от того, как долго человек проработал таксистом. Другими словами, чем дольше человек работает в качестве водителя такси (и постоянно использует свои способности к ориентированию в пространстве), тем больше становится соответствующая часть гиппокампа.

Обратите внимание, насколько творческим было исследование, проведенное у таксистов. Как правило, намного легче отобрать случайную группу испытуемых (обычно студентов!), которые бы отображали всю человеческую популяцию. Но факт остается фактом: существуют разница в возрасте, индивидуальные способности и таланты и другие когнитивные различия между «усредненной» группой испытуемых. Лондонские таксисты являются выдающимися профессионалами (от них требуется пройти экзамен по знанию плана

застройки города), и их можно сравнивать с любой контрольной группой. Одним важным дополнением служит то, что абсолютный размер структур мозга может изменяться в ходе определенного опыта (Maguire *et al.*, 2000). Это заявление в настоящее время подтверждено и для других областей мозга. Таким образом, исследование, проведенное на таксистах, служит великолепным примером изобретательного подбора сравниваемых условий, что привело к получению нового понимания.

4.0. Новые способы определения взаимосвязи областей мозга: визуализация распределения тензора

Пучки волокон белого вещества составляют обширную внутреннюю систему проводящих путей коры. Можно выявить эти волокна, используя метод МРТ, называемый *визуализацией распределения тензора* (ВРТ). ВРТ использует поток жидкости в белом веществе для определения относительного направления трактов белого вещества. Эта информация позволяет нам изучать паттерны взаимосвязи между двумя полушариями и между четырьмя долями мозга (более подробную информацию об этом методе см. в Приложении). ВРТ помогает нам понять систему связей здорового мозга, а также выявить эти паттерны у пациентов с заболеваниями нервной системы, которые вызывают повреждения белого вещества, например множественный рассеянный склероз (МС).

Самым большим пучком проводящих волокон в мозге является мозолистое тело (см. гл. 5), которое соединяет два полушария, но имеются также и другие волокна, соединяющие области мозга внутри полушарий. Посмотрите на рисунок в начале главы. На нем изображено распространение цветных волокон, которые расходятся от мозолистого тела во все области коры. Ученые, которые выполнили рисунок, закодировали в цвете волокна, соединяющие разные области коры, от зеленых волокон в лобных отделах до желтых — в затылочной доли. Другое изображение обширного пучка волокон белого вещества показано на рис. 4.37; в средне-сагittalном разрезе (по линии центра) изображены волокна, направляющиеся вверх от спинного мозга до коры, а также волокна,

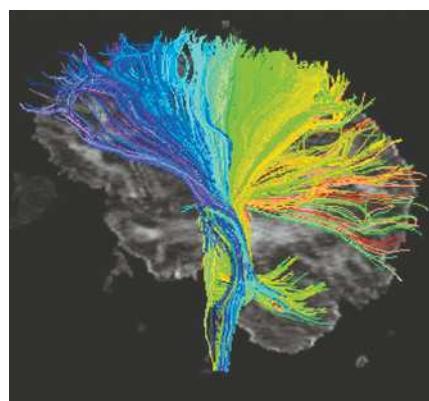


Рис. 4.37. Изображение проводящих путей белого вещества, которые напоминают по своему виду фонтан. Эти великолепные пучки нервных трактов получены с помощью технологии магнитной визуализации, под названием «диффузионная трактография», которая позволяет получить изображение трактов белого (миelinизированного) вещества. Вертикальные проводящие пути, которые идут от коры головного мозга (особенно расположенные фронтально, они обозначены синим цветом) вниз к спинному мозгу, а также вверх от спинного мозга в заднюю половину коры головного мозга (обозначены желтым и зеленым цветом). Данные массивные тяжи белого вещества занимают большую часть объема головного мозга. (Источник: Maria Lazar, с разрешения.)

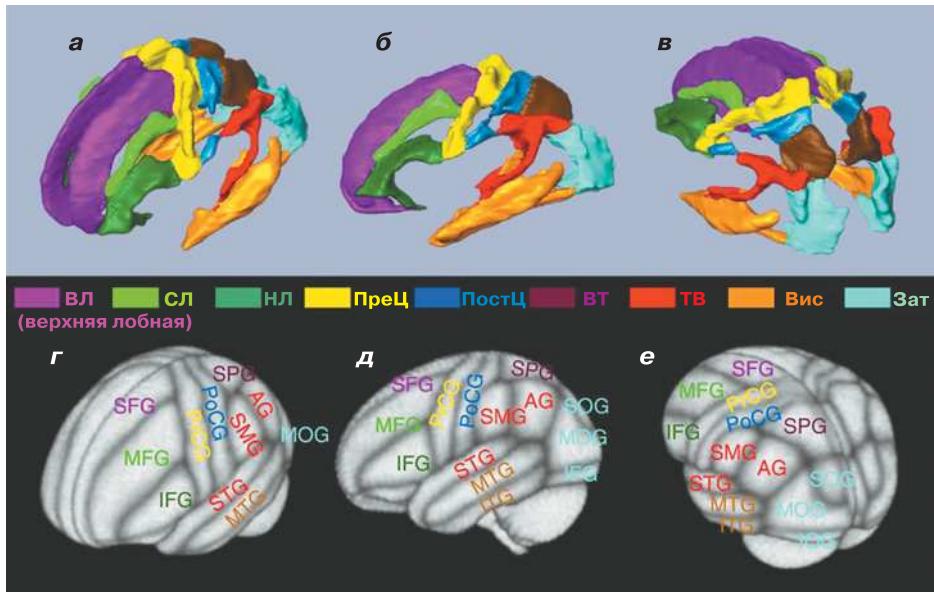


Рис. 4.38. Диффузионная трактография позволяет получить изображения мозолистого тела и других крупных проводящих путей из белого вещества. Обратите внимание, что на рисунке представлен срез мозга, у которого правое полушарие изображено полностью. На рисунке видны волокна зеленого цвета, проектирующиеся вверх, а также желтые волокна, идущие назад. Разными цветами на компьютере закодированы различные направления проводящих путей. С-образная структура на рисунке (*б*) — это мозолистое тело (*corpus callosum*), которое для невооруженного глаза выглядит белым. Мозолистое тело состоит примерно из 100 млн волокон проводящих путей, соединяющих два полушария. Миллионы нервных клеток левого полушария связаны с соответствующими точками в правом полушарии. (Источник: Huang *et al.*, 2005.)

идущие вниз от коры до спинного мозга. Эти пучки волокон составляют вертикальную «транспортную магистраль», которая начинается и заканчивается в коре и обеспечивает соединительные пути во всей центральной нервной системе. Какова связь между волокнами белого вещества и корковой анатомией? Результаты недавних исследований по выявлению связи между белым и серым веществом показаны на рис. 4.38. Построенные карты периферического белого вещества представлены в верхней части рисунка, а соответствующие им области серого вещества — в нижней части рисунка. Обратите внимание, что на рис. 4.38 показана одна и та же информация, но с трех различных сторон: вид спереди (*a*, *г*), вид с латеральной стороны (*б*, *д*) и сзади, с затылочного конца (*в*, *е*).

5.0. Сознательные события против бессознательных

Сознательная когнитивная деятельность является новым объектом исследования когнитивной нейронауки. Она включает попытки понять различия между сознательными и бессознательными событиями в мозге. В последние одно или два десятилетия ученые использовали множество экспериментальных парадигм

для того, чтобы сравнить эти два состояния. Одним из важных примеров этого является бинокулярное соревнование, когда поток из двух разных зрительных стимулов подается в оба глаза таким образом, что только один из поступающих стимулов осознается. Поведенчески человек может дать отчет только об одном зрительном потоке (см. гл. 6). Тесты на бинокулярное соревнование схожим образом работают и на макаках (Logothetis, 1998), и волна возрастающего интереса к осознанию зрительной информации может быть перенаправлена к классическим работам о бинокулярном соревновании у макак с использованием регистрации одиночных нейронов на разных уровнях зрительной обработки (Sheinberg and Logothetis, 1997); о бинокулярном соревновании читайте также гл. 6.

6.0. Корреляция и причинная связь

Как правило, данные о работе мозга соотносят с наблюдениями поведенческих проявлений. Можно предъявлять зрительные изображения на экране и просить испытуемого либо читать вслух, либо медитировать. Таким образом обычно наблюдают корреляцию между поведением и мозговой активностью. При использовании методов с высоким пространственным разрешением, таких как фМРТ, при выполнении разных задач наблюдается усиление или уменьшение сигнала BOLD, свидетельствующего о том, что некоторые области мозга находятся в более активном состоянии, чем другие (см. рис. 4.31).

Для примера можно рассмотреть «счетную задачу Струпа», когда испытуемых просят считать количество слов, предъявляемых на экране компьютера. В некоторых случаях слово, например «собака», демонстрируется три раза. В этом случае испытуемый должен сказать «три», и это не доставляет трудностей. Однако мы можем создать конфликт между числом изображенных слов и собственно словами. Если мы будем предъявлять слово «один» четыре раза, у постоянно читающих людей (таких как студенты колледжа) будет наблюдаться стремление сказать «один», в то время как правильным ответом было бы «четыре». Это задание очень похоже на цветовую задачу Струпа (см. гл. 2). Испытуемым требуется больше времени для того, чтобы правильно ответить, так как им необходимо подавить автоматическое стремление просто считывать слова с экрана.

Во время двух вариантов подсчета слов была зарегистрирована BOLD-активность (Zheng, Rajapakse, 2006) (рис. 4.39). В то время как многие области мозга были активированы при обоих условиях, фронтальные отделы мозга были более активны при конфликтных условиях. В настоящее время аналогичные результаты можно многократно воспроизвести в таких конфликтных задачах. Одной из главных функций префронтальной коры является подавление естественных склонностей при конфликтных ситуациях, например, автоматически возникающего желания просто читать слова в противоположность стремлению выполнять указания экспериментатора. Следовательно, у нас имеются корреляции между (а) активацией фронтальных отделов, (б) более длительными латентными периодами реакций, (в) субъективным восприятием затраченных усилий, (г) увеличением числа ошибок при конфликтных условиях. Эти результаты очень значительны, так как существует большое число жизненных ситуаций, в которых требуется регулировать противоречивые действия.

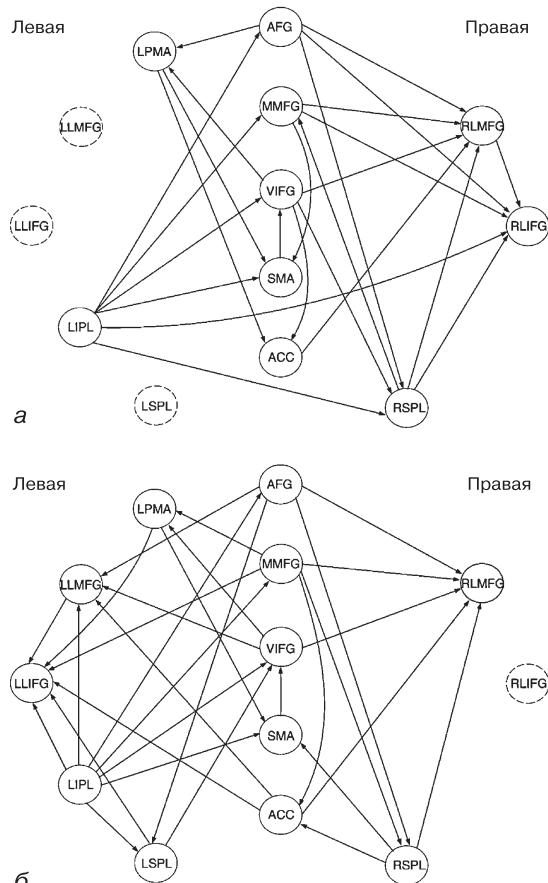


Рис. 4.39. Причинная взаимосвязь между областями мозга, участвующими в тесте Струпа. Активность мозга при простом подсчете без интерференции показана на верхнем рисунке (*а*), а активность счета с интерференцией продемонстрирована на нижнем рисунке (*б*). Каждый круг отражает область мозга. Как видно из рисунка (*б*), интерференция ведет к вовлечению более обширной области, чем для контрольной ситуации (*а*). Такое изменение в причинной взаимосвязи между областями мозга регистрируется несмотря на то, что многие из этих областей задействованы в выполнении обеих задач. Обратите внимание, что некоторые связи исчезают при переходе от выполнения контрольной задачи к задаче с интерференцией. (Источник: Zheng and Rajapakse, 2006.)

Однако в настоящее время мы не имеем возможности проверять *причинно-следственные* предположения. Например, нам известно, что решение какой-либо задачи требует зрительного распознавания слов, подготовки ответной реакции с выбором между двумя возможными вариантами ответа; в ходе выполнения задания возможно также обнаружение конфликта, возникновение необходимости блокировки проиннесения неправильного ответа, выбора правильного ответа и т. д. Для анализа причинно-следственных связей применяется подход, названный *динамическим причинно-следственным моделированием* (ДПСМ). Метод ДПСМ был применен для исследования мозговой активности, при решении обоих вариантов задачи на подсчет слов (Zheng, Rajapakse, 2006). Как можно видеть из рис. 4.39, по результатам ДПСМ каждая задача сопровождается различным активационным паттерном. И хотя многие области мозга активны во время выполнения обеих задач, их относительные связи и вклад различались. Особенно интересен тот факт, что конфликтные условия требуют более обширной активации головного мозга по сравнению с контрольными условиями. Этот факт подтверждается для условий, требующих мысленных усилий (Duncan and Owen, 2000).

6.1. Для чего необходимо множество методик при исследовании функций мозга

Согласно некоторым заголовкам в прессе, ученые, изучающие мозг, недавно обнаружили в нем области, ответственные за проявление хитрости и лжи. Такого рода заголовки — результат исследований, аналогичных показанному на рис. 4.40. На рисунке продемонстрированы различия в изображениях областей мозга, полученных на фМРТ и имеющих различную BOLD-активность во время того, когда люди говорят правду (зеленые) и когда они вынуждены врать.

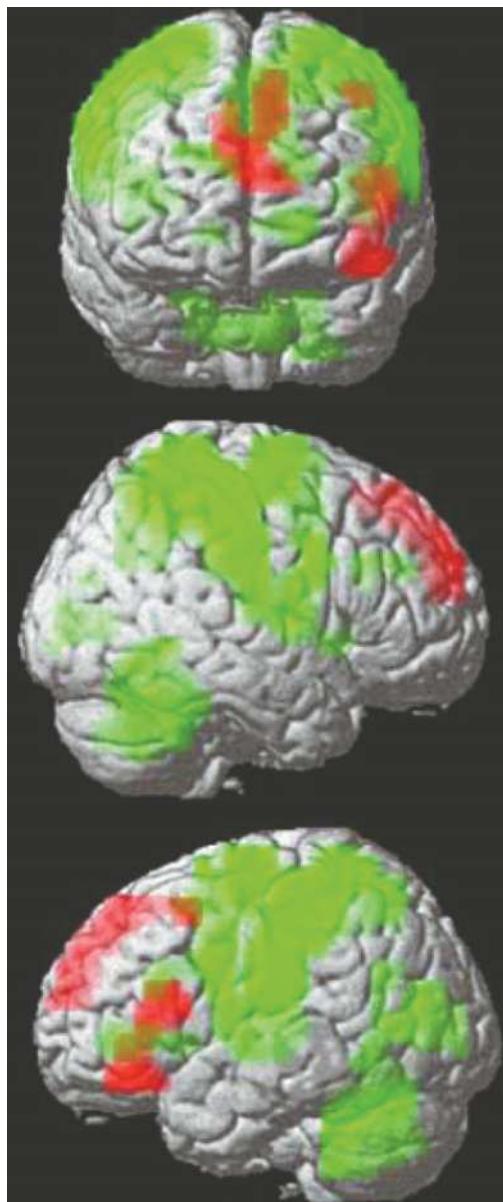


Рис. 4.40. Действительно ли изображены области коры отвечающие за правду и ложь? На фМРТ-изображениях можно отличить области мозга, которые имели большую BOLD-активацию в случае произнесения правды (зеленые), и корковые области, задействованные при произнесении лжи (красные). Можно ли считать соответствующие регионы коры головного мозга областями правды (зеленые) и лжи (красные)? Почему да или почему нет? (Источник: Davatzikos *et al.*, 2005.)

В такого рода экспериментах обычно используют игральные карты и испытуемых просят «лгать» относительно того, какая карта находится у них в руках.

Одной из основных целей когнитивной нейронауки является соотнесение функций со структурами, т. е. определение того, выполняет ли какая-нибудь область мозга специфическую работу. Результаты и выводы такого исследования должны тщательно проверяться. Популярная пресса может быть не настолько аккуратна в выводах, как того требуют научные исследования. Вы верите, что области мозга зеленого цвета на рис. 4.40 действительно являются областями «говорящими правду»?

6.2. Повреждения мозга и следствия этих повреждений

Случаи с мозговыми повреждениями нередко помогают получить информацию об областях, которые необходимы для определенных когнитивных процессов. Полль Брука обнаружил пациентов, которые не могут говорить и у которых одновременно с этим наблюдались повреждения левой лобной доли. Однако у них относительно сохранилась возможность понимать речь. В это же время Карл Вернике сделал открытие, что при повреждениях различных областей левого полушария нарушалось понимание речи, тогда как способность говорить оставалась нетронутой. Сегодня данную пару взаимодополняющих симптомов мы называем *двойным расстройством*.

Повреждения мозга можно рассматривать только с точки зрения корреляции их с нарушением функций, так как мы не можем воспроизвести определенные повреждения и исследовать их последствия на людях. Несмотря на это, после многочисленных дискуссий и споров сегодня не осталось сомнения в том, что одной из основных функций поля Брука является воспроизведение речи, а главной функцией поля Вернике служит понимание речи (рис. 4.41). Разрушения в области поля Брука могут привести к *дизартрии*, состоянию, когда контроль над движениями рта и языка нарушен, а воспроизведение речи не страдает. Таким образом, нам известны три вида повреждений мозга, которые ведут соответственно к трем нарушениям речевой функции: одна область мозга важна для понимания смысла речи; другая необходима для воспроизведения речи; а третья требуется для управления моторными функциями при произнесении слов.

Травмы головного мозга у людей возникают в результате множества причин, от автомобильных аварий до инсультов. Случайные повреждения, как правило, не возникают в изначально определенных границах мозговых областей. Для того чтобы соотнести структуры мозга и их функции, необходимо иметь более точную информацию о том, где возникло повреждение. Для этого проводятся различные исследования на животных, в основном на крысах и обезьянах. Однако речь является чисто человеческим свойством, поэтому невозможно провести прямые параллели с повреждениями мозга у других видов. (Хотя, как было написано выше, в настоящий момент существует способ безопасного вмешательства в работу определенных областей мозга с помощью ТМС.)

Значительные результаты принесли многолетние исследования локальных повреждений областей мозга у обезьян и крыс. Например, производились очень небольшие разрушения в разных областях медиальной височной доли (МВД) у макак (Buckley, Gaffan, 2006). Очень специфическое повреждение *периринальной* коры (расположенной около «обонятельной коры») вызывало у

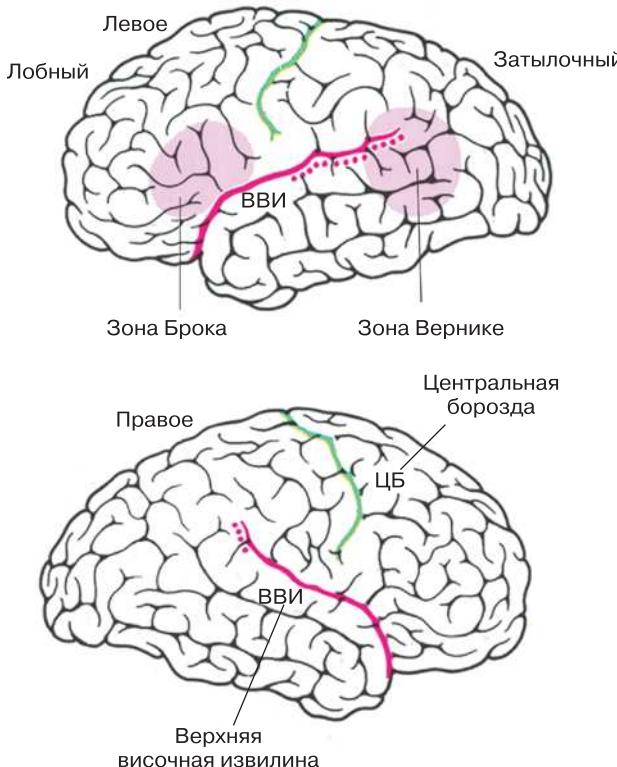


Рис. 4.41. Разрушение речевых зон. Разрушение либо зоны Брока, либо зоны Вернике вызывает очень серьезное нарушение речевой функции. Обратите внимание, что в правом полушарии отсутствуют зоны Брока и Вернике, несмотря на то что оно также традиционно считается вовлеченным в восприятие речи и языка. (Источник: Standing et al., 2005.)

обезьян увеличение числа ошибок в задачах на дискриминацию зрительных стимулов. При разрушении соседних областей такого эффекта не наблюдалось. Чем более сложной была дискриминационная задача, чем более похожими были предъявляемые стимулы, тем больше ошибок совершили животные с описанным повреждением. Однако с простыми задачами на различие зрительных стимулов, например различение цвета, формы и ориентации, такие животныеправлялись нормально. Из этого можно сделать вывод, что периринальная кора выполняет *причинную* роль в обработке сложных зрительных стимулов, таких как лица. Большое число исследований, проведенных на людях, подтверждают данное положение. Исследования на животных очень часто исполняют роль пионерных исследований, которые позволяют ученым находить новые идеи для дальнейших экспериментов, которые впоследствии проверяются и подтверждаются в работах на людях.

Сравнение поврежденного и здорового головного мозга является мощным источником фактов для понимания основополагающих нервных процессов.

7.0. Заключение

Технологии для исследования мозга позволяют измерять активность как единичных нейронов, так и больших корковых областей, а также структуру головного мозга, динамику активности и связей. Изобретение методов нейровизуализации работы мозга изменило технологию исследования человеческого сознания. Постоянно идет изобретение новых и усовершенствование старых методов. Одним из современных достижений является регистрация нескольких параметров с помощью разных методов в одном исследовании, что позволяет дополнять результаты электромагнитных измерений данными непрямого измерения активности мозга.

8.0. Задания и упражнения к главе 4

8.1. Контрольные задания и графические упражнения

1. Назовите отличия между изображенными на рис. 4.42 сканами мозга и приведите объяснение применения метода вычитания для каждого изображения.
2. Дайте определение термину BOLD-ответ. Расшифруйте аббревиатуру BOLD.
3. Сколько составляет задержка во времени между нейронной активностью и BOLD-ответом? А между нейронной активностью и ЭЭГ-ответом?
4. Перечислите все за и против использования методики единичной регистрации нейронов в головном мозге.
5. Какие проблемы могут возникнуть при сравнении активности головного мозга при выполнении когнитивной задачи с активностью в покое?
6. Какую информацию о лжи и областях коры головного мозга мы можем получить из рис. 4.40?
7. Какой объем нервной ткани на основе данных диффузионной трактографии вовлечен в формирование связей между корковыми нейронами (приблизительно)?
8. Опишите четыре основных типа ритмов электрической активности головного мозга. С какими функциями эти ритмы обычно соотносят (см. табл. 4.1)?

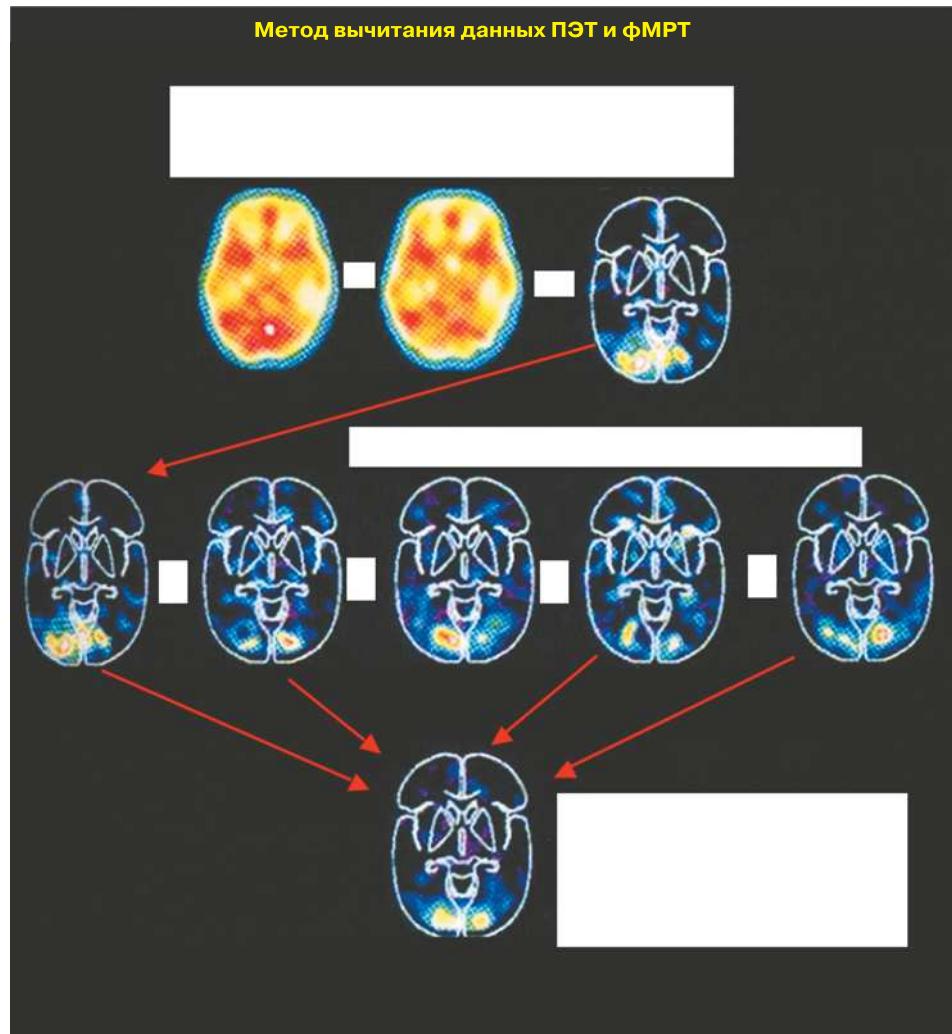
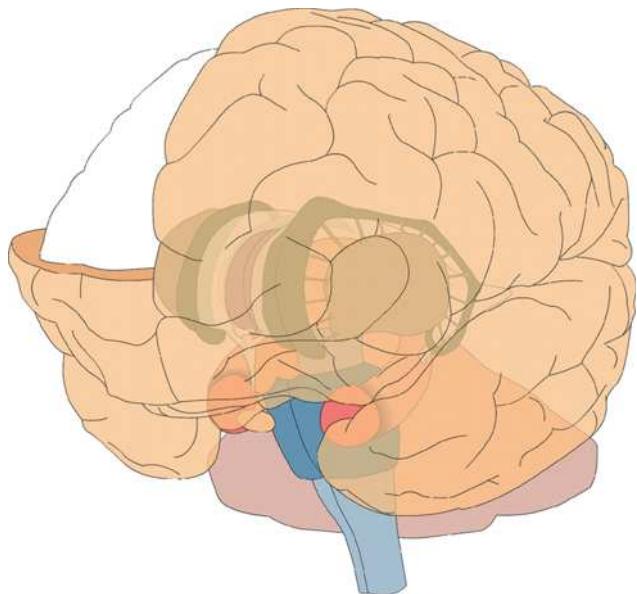


Рис. 4.42. Воспроизведение рис. 4.33 без подписей для использования в графических упражнениях

Мозг заключен внутри черепной коробки и представляет собой переднюю, наиболее развитую часть центральной нервной системы.

Генри Грей (1918)



Если посмотреть сквозь серый внешний слой коры головного мозга, можно увидеть скопление белого вещества. В центре расположена группа больших ядер, включающая базальные ганглии, гиппокамп, мицелин и две яйцевидные структуры в самом центре, едва видимые на этом рисунке, — таламус. Таламус покоятся на нижележащем стволе головного мозга (темно- и светло-голубом). Вы также можете видеть пинкитарную железу (гипофиз) впереди (бежевый цвет) и мозжечок позади головного мозга (розовый цвет).

В этой главе мы последовательно разберем и реконструируем эти структуры по отдельности, начиная с нижних отделов мозга.

Глава 5

Мозг

Содержание

1.0. Введение	201
1.1. Нервная система	202
1.2. География мозга	203
2.0. Развитие мозга начинается с нижних отделов	210
2.1. В строении мозга находят отражение эволюция и индивидуальное развитие	210
2.2. Развитие мозга от основания до вершины	210
3.0. От вопроса «где?» до вопроса «что?»: функциональная роль областей мозга	217
3.1. Полушария головного мозга: разделение на левую–правую половины	218
3.2. Исходящие и входящие сигналы: подразделение в направлении спереди назад	222
3.3. Основные доли: видимые и скрытые участки	226
3.4. Обширные взаимосвязи между корой и таламусом	233
3.5. Подчиненные участки подкорковых слоев	236
4.0. Заключение	239
5.0. Задания и упражнения к главе 5	240
5.1. Контрольные задания	240
5.2. Графические упражнения	240

1.0. Введение

Наш мозг является нашим самым важным эволюционным достижением. Другие млекопитающие крупных размеров имеют большую мышечную массу или развивают более высокую скорость, а люди имеют исключительно большой и пластичный мозг, приспособленный для отличных зрения и слуха, речевых и социальных навыков, для управления моторикой рук и для гибкого контроля над действиями. Человеческий мозг делает возможным развитие культуры и техники.

В этой главе мы рассмотрим строение мозга, а в следующих осветим его функции, то, как он, на наш взгляд, работает. Важно понимать, что анатомия мозга не является статичной и неизменной областью знаний; постоянно обнаруживаются новые и важные факты. На микроскопическом и наноскопическом уровнях были найдены целые новые классы нейронов, синапсов, систем связи и нейромедиаторов. Несмотря на то что знания о мозге постоянно расширяются, мы сконцентрируемся на основах.

Когнитивная нейробиология неизбежно сосредоточивает свое внимание на коре головного мозга, функции которой, как полагают, включают «высший

уровень» обработки информации. Кора является только внешней и видимой частью огромного мозга, который развивался в процессе эволюции в течение сотен миллионов лет. Слово «кора» пришло в голову первым анатомам по аналогии с корой дерева. В то время как кора больших полушарий необходима для выполнения познавательных функций, она постоянно взаимодействует с основными «подчиненными» органами, в частности с таламусом, базальными ганглиями, мозжечком, гиппокампом и лимбической областью. Самые тесные связи образованы между корой и таламусом, и поэтому их часто объединяют в таламокортикальную систему. В этой центральной системе мозга движение сигналов может легко осуществляться по всем направлениям, как полет воздушных судов над Землей.

Основные доли коры сравнимы с континентами Земли, каждый со своими популяционными центрами, естественными ресурсами и торговыми отношениями с другими регионами. Несмотря на то что области коры часто специализированы, они также тесно объединены с другими областями через похожие на паутину связи, которые простираются по всей коре, и связанными с ней структурами. Этот внешний слой называется серым веществом из-за того, что так выглядит. Он является внешней «кожей» для белого вещества больших полушарий, которое заполняет их, как мякоть плод. Однако это только видимость. В действительности серое вещество содержит клеточные тела десятков миллиардов нейронов, которые посыпают даже большее количество аксонов во все направления, и покрыты поддерживающими миелиновыми клетками, заполненными белыми молекулами липидов. Эта белая миелиновая оболочка отростков нейронов коры такая плотная, что из-за нее связи между корковыми нейронами окрашены в белый цвет для невооруженного глаза.

1.1. Нервная система

Мозг является частью нервной системы, пронизывающей тело человека. Две ее главные части — это центральная нервная система (ЦНС), которая включает головной и спинной мозг, и периферическая нервная система (ПНС), которая содержит автономную и периферическую чувствительную и двигательную системы (рис. 5.1). ЦНС и ПНС совместно образуют динамичную и обширную систему передачи информации через все части организма, с центром в головном мозге, который получает данные через спинной мозг. В этой главе мы будем говорить об одной части ЦНС — о головном мозге (рис. 5.2).

В данной главе мы сконцентрируемся на двух сенсорных системах в мозге, обеспечивающих вход сигналов, — зрительной и слуховой системах. Хотя существуют и другие сенсорные системы, такие как обонятельная (запах) и соматосенсорная (ощущение), зрительная и слуховая системы наиболее изучены из всех систем в головном мозге человека. Мы также сконцентрируемся на двух системах исходящих сигналов: речи и управлении моторикой, в связи с тем что они были предметом большинства исследований. В этой главе о мозге мы опишем анатомию мозга в целом и его областей в частности, а также выделим функции, которые они выполняют. Начнем мы с обсуждения многоуровневого анализа, на который можем опираться при описании мозга: от обширных областей, таких как полушария головного мозга и доли коры, до систем меньшего масштаба, таких как топография корковых слоев.

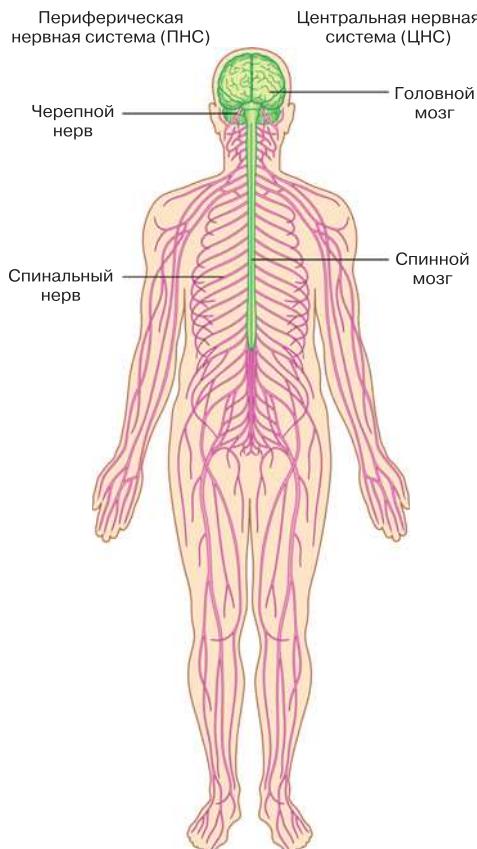


Рис. 5.1. Центральная и периферическая нервная система. (Источник: Standring, 2005.)

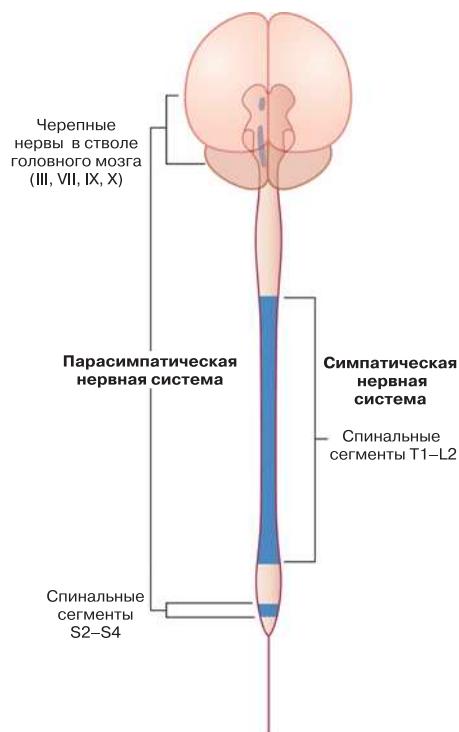


Рис. 5.2. Центральная нервная система включает спинной мозг и головной мозг. (Источник: Standring, 2005.)

1.2. География мозга

Давайте начнем с рассмотрения крупных областей мозга и в процессе работы перейдем к более подробному анализу. Для начала укажем достаточно очевидную вещь, что мозг находится в голове человека, как изображено на рис. 5.3.

Мы можем рассматривать мозг в терминах различных географических уровней — от континентов до стран, областей и городов. Таким образом, мы имеем несколько уровней детализации. Первые выделенные географические области — это два полушария головного мозга, которые полностью разделены, но соединены посредством сложной связывающей структуры, которая называется мозолистым телом. Позже в этой главе мы опишем большие полушария головного мозга более подробно: вопрос, почему у нас в головном мозге имеется два обособленных полушария, давно интересовал ученых, а также философов.

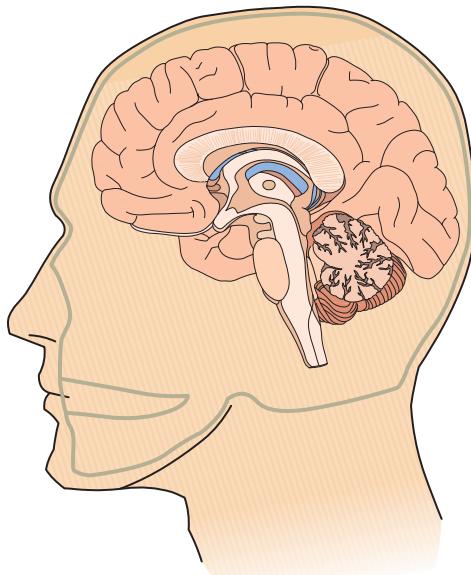


Рис. 5.3. Местоположение головного мозга, правое полушарие показано с медиальной стороны

На следующем уровне находятся доли коры головного мозга (рис. 5.4): в каждом полушарии имеется четыре доли. Спереди, в передней части мозга (расположенной слева на рис. 5.4), можно увидеть *лобную долю*. Непосредственно за лобной долей, на верхней стороне мозга выделяется *теменная доля*. Внизу от теменной доли и по соседству с лобной долей находится *височная*

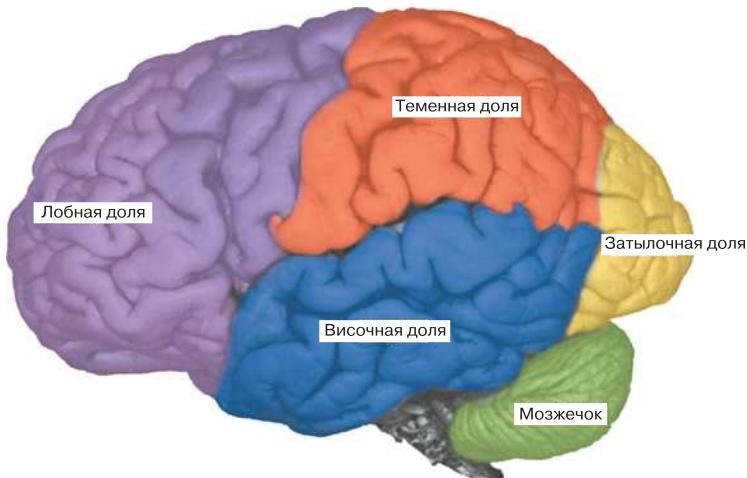


Рис. 5.4. При взгляде на головной мозг с латеральной стороны мы можем увидеть четыре основные доли коры. На данном рисунке показан вид левого полушария: лобная доля расположена в передней части головного мозга; теменная доля позади от лобной доли на верхней стороне мозга; височная доля позади от лобной доли и снизу от теменной доли; затылочная доля позади как теменной, так и височной долей. Прямо под затылочной долей находится мозжечок, который не является частью коры, но видим при взгляде на мозг с большинства сторон. (Источник: Squire et al., 2003.)

доли. Сзади располагается затылочная доля. Позднее в этой главе мы опишем анатомические особенности и когнитивные функции этих долей. Мы можем различить невооруженным глазом основные доли с поверхностью, покрытой выпукростями и вогнутостями, извилинами и бороздами. Некоторые из них настолько важны, что мы назовем их опознавательными знаками — нам нужно их знать, чтобы понять все остальное. На рис. 5.5 показаны некоторые главные ориентиры, которыми давно пользовались ученые, изучавшие мозг, для идентификации его областей. Эти ориентиры широко используются в настоящее время при обсуждении результатов исследований мозга.

Цитоархитектонические поля Бродмана — более детальный уровень описания головного мозга. При тщательном изучении с помощью микроскопа поверхностных слоев коры головного мозга можно увидеть локальные различия во внешнем виде клеток в различных слоях и их связях. Такие тонкие отличия были впервые описаны Корбинианом Бродманом в 1909 г. и в связи с этим известны как поля Бродмана, каждое из которых имеет свой собственный номер (на рис. 5.6 показан вид сбоку цитоархитектонических полей Бродмана левого полушария, на рис. 5.7 медиальный вид (медиальный сагиттальный) полей Бродмана правого полушария). Сейчас выделяют около 100 цитоархитектонических полей Бродмана, и таким образом, можно принять эту цифру как грубую оценку количества специализированных областей коры головного мозга. Поля Бродмана предопределяют функциональную специализацию коры, например зрительные и слуховые поля, двигательную кору и поля, отвечающие за речевые и познавательные функции. По существу, они являются почтовыми индексами мозга. Их размеры колеблются от нескольких квадратных сантиметров (первичная зрительная кора, например, имеет размер кредитной карточки) до небольшого участка поля Бродмана 5 на вершине соматосенсорной зоны коры.

Заметьте, что на рис. 5.6, где мозг повернут влево, соседние поля Бродмана окрашены для того, чтобы показать их основные функции, включая зрительную, слуховую, обонятельную, двигательную, центр Брука (центр речи) и центр Вернике (восприятие речи и понимание). На этот рисунок мы будем ссылаться на протяжении всей книги.

Мы можем сосредоточиться и на более конкретных деталях, исследуя гиперколонки, колонки и отдельные нейроны. На этом детальном уровне разрешения в настоящее время эталоном являются координаты Талайраха (Talairach, Tournoux, 1988), которые используются при функциональной нейровизуализации мозга. Систему Талайраха можно сравнить с координатами на карте мира, которые появляются на GPS-устройстве (устройстве по выводу координат глобальной системы позиционирования). Они указывают «адреса улиц» в головном мозге.

Обратимся к рис. 4.3. Тонкие красные линии показывают оси трехмерной системы координат. В верхнем левом углу мы видим изображение медиальной стороны правого полушария, направленного влево (ориентир — небольшой рисунок головы). На этом изображении горизонтальная красная линия всегда проходит между эпифизом (невидимым нам) и небольшим поперечным срезом передней комиссуры — одним из крошечных мостов из белых волокон, который проходит между двумя частями мозга. Нуловая отметка трехмерной системы координат (0, 0, 0) всегда находится впереди этих двух точек. Это позволяет с

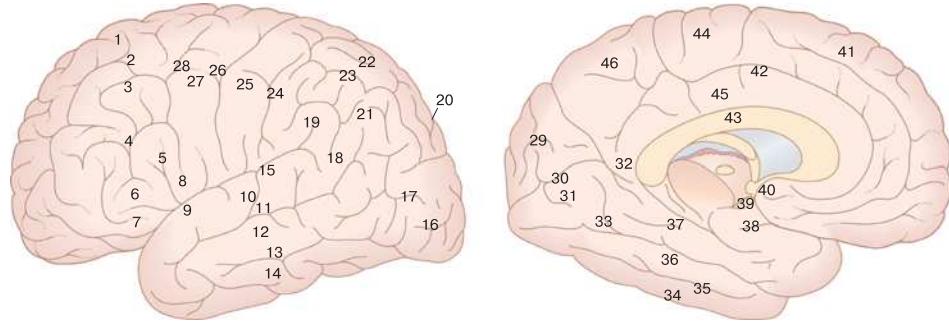


Рис. 5.5. Некоторые важные ориентиры головного мозга на левом полушарии, вид сбоку (слева) и вид с медиальной стороны (справа). (Источник: Standring, 2005.)

1 — верхняя лобная извилина (*gyrus frontalis superior*); 2 — верхняя лобная борозда (*sulcus frontalis superior*); 3 — средняя лобная извилина (*gyrus frontalis medius*); 4 — нижняя лобная извилина (*gyrus frontalis inferior*); 5 — восходящая ветвь латеральной борозды (*ramus ascensione*); 6 — треугольная часть (*pars triangularis*); 7 — глазничная часть (*pars orbitalis*); 8 — покрышечная часть (*pars opercularis*); 9 — латеральная борозда (*sulcus lateralis*); 10 — верхняя височная извилина (*gyrus temporalis superior*); 11 — верхняя височная борозда (*sulcus temporalis superior*); 12 — средняя височная извилина (*gyrus temporalis medius*); 13 — нижняя височная борозда (*sulcus temporalis inferior*); 14 — нижняя височная извилина (*gyrus temporalis inferior*); 15 — задняя ветвь (*ramus posterior*); 16 — полулунная борозда (*sulcus lunatus*); 17 — боковая затылочная борозда (*sulcus occipitalis lateralis*); 18 — угловая извилина (*gyrus angularis*); 19 — надкраевая извилина (*gyrus supramarginalis*); 20 — теменно-затылочная борозда (*sulcus parieto-occipitalis*); 21 — нижняя теменная долька (*lobulus parietalis inferior*); 22 — верхняя теменная долька (*lobulus parietalis superior*); 23 — внутритеменная борозда (*sulcus intraparietalis*); 24 — постцентральная борозда (*sulcus postcentralis*); 25 — постцентральная извилина (*gyrus postcentralis*); 26 — центральная борозда (*sulcus centralis*); 27 — прецентральная извилина (*gyrus precentralis*); 28 — прецентральная борозда (*sulcus precentralis*); 29 — клин (*cuneus*); 30 — шпорная борозда (*sulcus calcarinus*); 31 — язычная извилина (*gyrus lingualis*); 32 — перешеек поясной извилины (*isthmus gyri cinguli*); 33 — коллатеральная борозда (*sulcus collateralis*); 34 — боковая затылочно-височная извилина (*gyrus occipitotemporalis lateralis*); 35 — затылочно-височная борозда (*sulcus occipitotemporalis*); 36 — медиальная затылочно-височная извилина (*gyrus occipitotemporalis medialis*); 37 — парагиппокампальная извилина (*gyrus parahippocampalis*); 38 — носовая борозда (*sulcus rhinalis*); 39 — крючок (*uncus*); 40 — подмозолистое поле (*area subcallosa*); 41 — средняя лобная извилина (*gyrus frontalis medius*); 42 — поясная борозда (*sulcus cinguli*); 43 — мозолистое тело (*corpus callosum*); 44 — поясная извилина (*gyrus cinguli*); 45 — парацентральная долька (*lobulus paracentralis*); 46 — предклинье (*precuneus*).

большой надежностью определять все три координаты. Можно отметить три стандартных проекции мозга: медиальная (сагиттальная), горизонтальная или осевая, и коронарная (венечная). Такой способ демонстрации позволяет любой точке головного мозга иметь точное обозначение в виде координат трех измерений. Человеческий мозг, так же как и человеческие лица, очень изменчив, система Талайраха позволяет математически «втиснуть в обувную коробку» индивидуальные различия в строении мозга, так что их можно сопоставить по единой схеме.

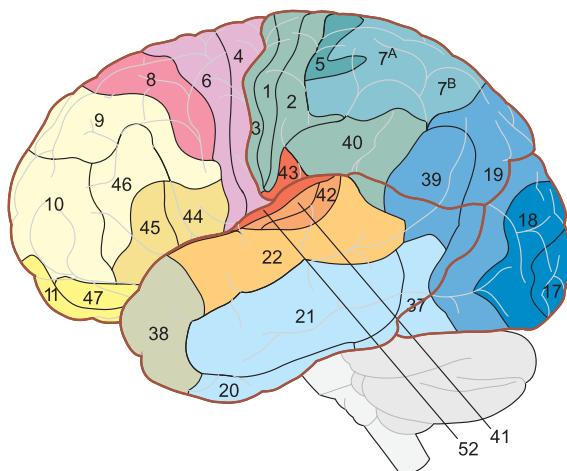


Рис. 5.6. Распределение полей Бродмана в левом полушарии, вид сбоку. Поля 41 и 52 указаны линиями. Некоторые области, такие как островок и слуховая область, спрятаны за височной долей

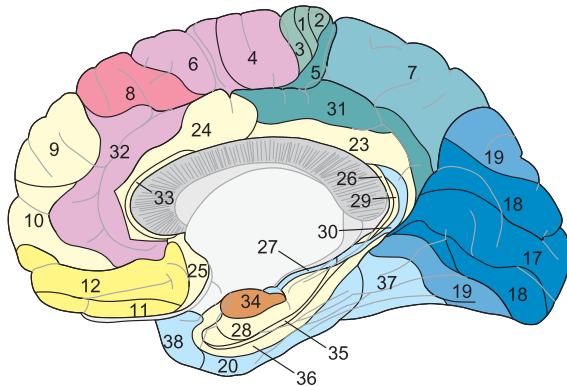


Рис. 5.7. Распределение полей Бродмана в правом полушарии, сагиттальный срез, вид с медиальной стороны

Продолжим наше описание строения мозга, обратив внимание на тонкую структуру коры головного мозга. Видимая наружная поверхность головного мозга покрыта обширным тонким «плащом» толщиной только в шесть клеточных слоев (рис. 5.8), который называется корой головного мозга (аналогично, кора дерева). Этот слой называется серым веществом из-за того, как мы его видим невооруженным глазом. Не любая кора имеет шесть слоев, а только развитая кора головного мозга млекопитающих, поэтому она иногда называется «неокортексом». Еще раньше возникшие области коры также можно найти у рептилий, у ящерицы, например, такие как лимбическая кора, о которой мы будем говорить позднее в этой главе. В этой области коры головного мозга имеется 5 слоев, и иногда ее упоминают как «древнюю кору» (палеокортекс).

Шесть горизонтальных слоев коры головного мозга образуют *кортикальные колонки*, вертикальные цилиндрические срезы (рис. 5.8). Они часто содержат тесно связанные нейроны, такие как зрительные клетки, которые реагируют на определенную ориентацию световой полоски только в одной части зрительного поля. Колонки можно объединить в *гиперколонки*, которые могут быть частью еще больших скоплений. Таким образом, кора головного мозга имеет как горизонтальную структуру, образованную шестью слоями клеток, так и вертикаль-

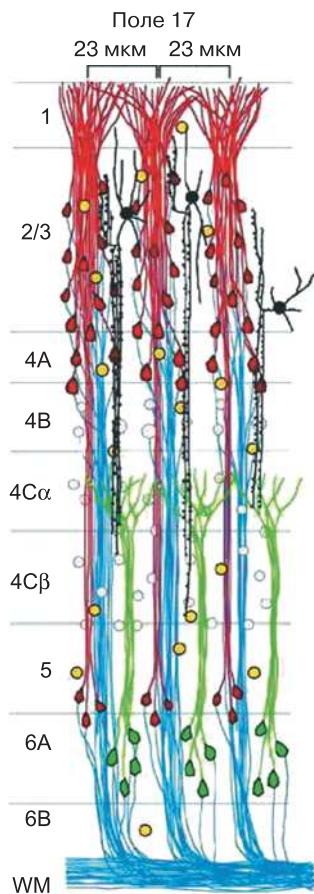


Рис. 5.8. Шесть основных слоев коры головного мозга, поперечный разрез. На рисунке показаны три колонки поля 17, также называемого VI, или первичным зрительным проекционным полем коры. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

ную — колонки, гиперколонки и в конечном счете целые специализированные области. В качестве модельной при изучении зрения на животных часто используют зрительную кору макаки. Зрительная кора человека выглядит довольно схоже. Нужно заметить, что эти шесть слоев нумеруются (римскими цифрами), начиная сверху, где находится слой I, и дальше вниз до слоя VI (рис. 5.9).

Аналогия с географией полезна, но мозг, как и мир, динамичен. Строятся новые улицы, а старые передвигаются или перестраиваются. Дома и их жители появляются и исчезают. Примерно до последнего десятилетия существовало мнение, что во взрослом мозге нейроны не изменяются, но сейчас мы знаем множество способов того, как нейроны продолжают расти, мигрировать, образовывать или разрывать связи, умирать даже в здоровом мозге взрослого человека. Мозг никогда не застывает в статичном, похожем на камень, состоянии.

Эти стороны вопроса динамики мозга можно увидеть даже на уровне шести слоев коры головного мозга. Давайте еще раз посмотрим на шесть слоев коры головного мозга, но, с другой точки зрения, при этом используем схематический рисунок слоев, а также их входящих и исходящих путей (рис. 5.9). Заметьте, что некоторые нейроны коры посыпают свои аксоны к таламусу, в то время как другие получают входящий сигнал от нейронов таламуса. Миллионы нерв-

ных клеток коры идут к противоположному контраполатеральному полушарию, в то время как множество других посыпают свои аксоны в то же полушарие (ипсилатеральная сторона). Однако самые тесные связи существуют с соседними нейронами. I слой коры головного мозга состоит в основном из дендритов (входящие волокна), которые так тесно уложены и соединены между собой, что этот слой иногда называют «фиброзная сеть», слой переплетенных дендритов. Нейроны на этом рисунке (рис. 5.9) названы «пирамидными», потому что их тела выглядят как микроскопические пирамиды. Они заключены в матрикс из глиальных клеток, который здесь не показан. Эта структура связей в коре головного мозга претерпевает наибольшие изменения во время развития человека, а также в течение всей жизни (см. также обсуждение этого в гл. 15).

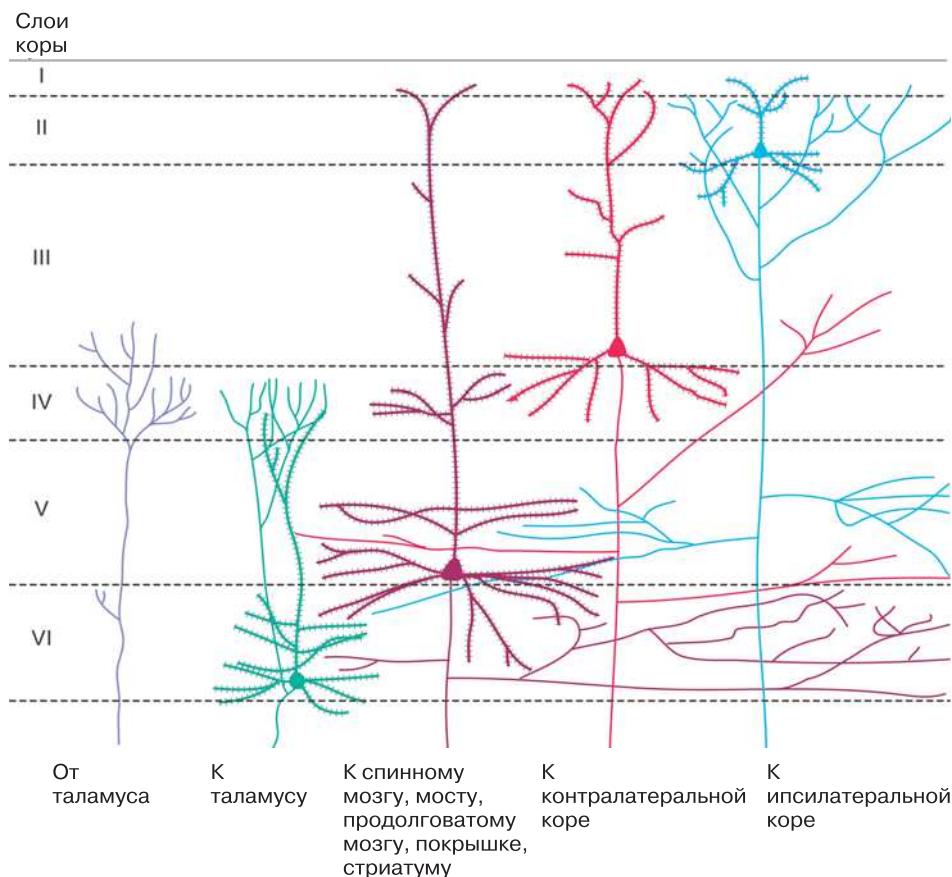


Рис. 5.9. Схематический рисунок шести слоев серого вещества коры головного мозга. Заметьте, что некоторые корковые нейроны посыпают свои аксоны к таламусу, в то время как другие получают входящий сигнал от нейронов таламуса. Ипсилатеральный — с той же стороны коры (того же полушария); контраполатеральный — с противоположной стороны (противоположного полушария)

2.0. Развитие мозга начинается с нижних отделов

2.1. В строении мозга находят отражение эволюция и индивидуальное развитие

Обычно мы рассматриваем мозг с внешней стороны, так что кора головного мозга является наиболее заметной структурой. Однако мозг растет и изменяется по направлению изнутри наружу, как дерево, которое берет начало из одного семени, далее превращаясь в тоненький росток, а затем быстро вырастая в трех направлениях: вверх, вперед и наружу от оси роста. Эта точка зрения приложима как для филогенеза — о развитии видов, так и для онтогенеза — о развитии мозга человека, начиная от стадии плода и далее.

Взрослый мозг воспроизводит эту схему роста и развития. Например, это означает, что более нижележащие области, такие как стволовая часть мозга, в основном более древние, чем вышележащие области, такие как лобная кора. Основные жизненно важные функции, такие как дыхание, контролируются нервными центрами в нижележащих частях ствола головного мозга, в то время как обширная префронтальная кора человека является более поздним добавлением к основной схеме мозга млекопитающего. Она расположена дальше вверх и вперед от оси мозга (рис. 5.11). Таким образом, частичное повреждение префронтальной коры имеет небольшое влияние на основные функции жизнедеятельности (рис. 5.12), но оно может ухудшить такие сложные способности, как принятие решений, самоконтроль, и даже влиять на личность.

2.2. Развитие мозга от основания до вершины

Так как в процессе сотен миллионов лет эволюции мозг развивается путем наложения новых слоев на поверхность более старых, таким образом более молодые слои скрывают более древние. Особенно это справедливо в отношении быстро развивающегося неокортика приматов и человека, который называют «новой корой» из-за того, что он возник позже в эволюции и имеет шесть слоев по сравнению с четырьмя или пятью слоями мозга рептилий и ранних млекопитающих. Таким образом, развитие мозга в эволюции напоминает рост гриба. Осевая часть нервной системы, спинной и головной мозг, образуется из крошечных скоплений клеток, затем вырастает в тонкую цилиндрическую трубочку, затем утолщается по направлению к центру и образует спинной мозг, покрытый сверху образованием, напоминающим по форме гриб. Вначале головной мозг эмбриона при развитии принимает S-образную форму, а затем новая кора покрывает более ранние области.

Мы можем проследить структуру головного мозга от основания до вершины, чтобы показать то, что в норме спрятано под «шляпкой гриба». Рекомендуем вам зарисовать эти последовательные уровни огромного «здания» мозга (рис. 5.10).

В отличие от большинства других млекопитающих люди встали вертикально и, таким образом, повернули свои глаза и кору под прямым углом вперед по отношению к телу. Вот почему верхнюю поверхность головного мозга человека называют как «дорсальной», что означает «по направлению к спине», так и «верхней», что означает по направлению вверх. Противоположная поверхность называется «вентральной», «по направлению к животу», а также «нижней».

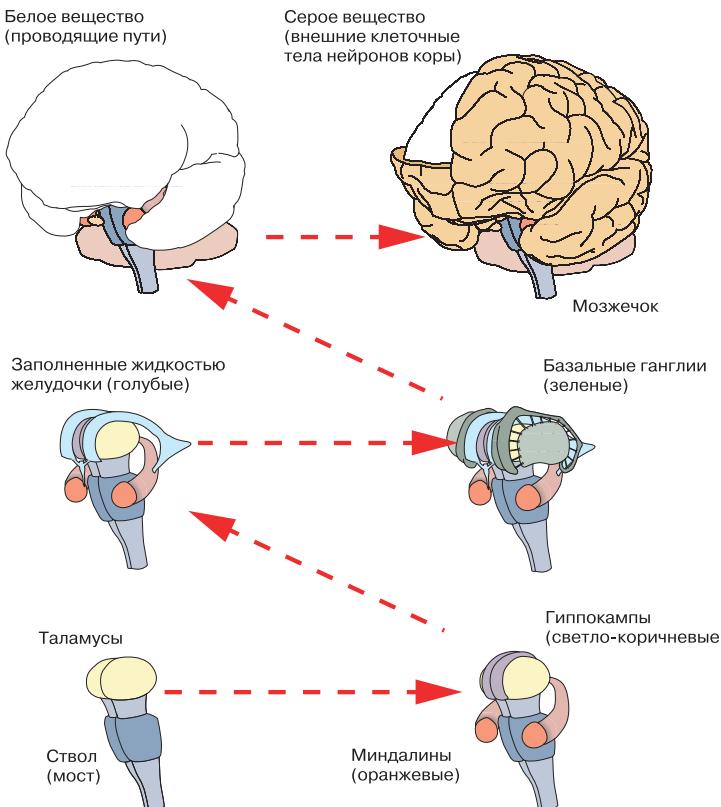


Рис. 5.10. Рост мозга от основания до вершины. Если вы сможете запомнить эти основные структуры, у вас будет твердый фундамент для понимания строения головного мозга. Обратите внимание, как мозг достраивается над стволом мозга, на вершине которого лежат таламусы, основные центры переключения входящих сигналов. Гиппокамп и миндалины на самом деле располагаются внутри каждой из височных долей. Светло-голубые желудочки с цереброспинальной жидкостью не имеют нейронов, но обеспечивают собственную циркуляторную систему головного мозга. Базальные ганглии можно рассматривать как центр исходящих сигналов. Огромное количество сигналов идет также обратно к коре головного мозга

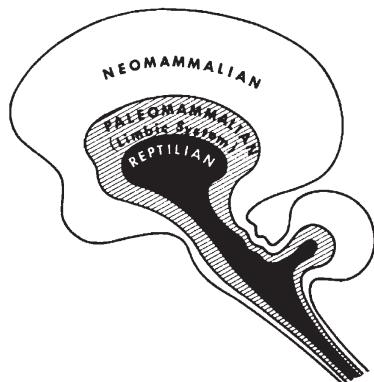


Рис. 5.11. Схема эволюции мозга млекопитающих. Передний мозг развивается и расширяется вдоль линий трех основных нервных структур, которые анатомически и биохимически отражают общность с рептилиями, ранними млекопитающими и поздними млекопитающими. (Источник: MacLean, 1967.)

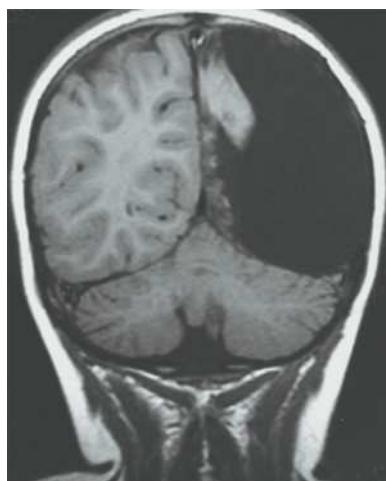


Рис. 5.12. Действительно ли нам необходима кора? Сканированное изображение структуры мозга (МРТ) семилетней девочки, которой удалили хирургическим путем левое полушарие головного мозга в возрасте 3 лет по причине энцефалита Расмуссена. Такие хирургические операции могут спасти жизнь детей, если они выполнены достаточно рано. Так как мозг в таком возрасте очень пластичен, способность к речи переместилась в правое полушарие. Однако заметьте, что ее ствол головного мозга и таламус были не затронуты. Ствол головного мозга ответственен за жизненно важные функции и не может быть удален. Девочка может играть и говорить и имеет легкие нарушения двигательной функции справа. (Источник: Borgstein, Grotendorst, 2002.)

Для того чтобы избежать путаницы, необходимо освоить двойную терминологию, которой пользуются при описании головного мозга человека. В этом разделе мы будем «выращивать» мозг, начиная от основания, более ранних областей мозга, и наславая один слой за другим до тех пор, пока не достигнем самой новой части головного мозга — неокортекса. Начнем со *ствола головного мозга и моста* (рис. 5.16), которые являются основанием или «старейшими» частями мозга.

Ствол головного мозга (рис. 5.13) является продолжением спинного мозга. Его верхняя часть, мост, имеет нервные волокна, которые соединяют две половины мозжечка. Ствол головного мозга и мост формируют основной путь от спинного мозга к головному. Здесь регулируются некоторые основные функции, такие как контроль частоты дыхания и сокращений сердца.

Далее идет *таламус*, на самом деле это таламусы, так как их имеется два — по одному с каждой стороны (рис. 5.14). Два яйцевидных таламуса образуют верхнюю часть ствола головного мозга. Таламус является основным центром передачи сигналов в головном мозге. Он также тесно связан с каждым полушарием головного мозга.

Непосредственно снизу и впереди от таламуса находится группа ядер, которая называется *гипоталамусом*. Он связан с гипофизом, который часто называют «главной железой» организма (рис. 5.15). Вместе гипоталамус и гипофиз образуют чрезвычайно важный нейрогуморальный комплекс. Гипоталамус контролирует физиологический гомеостаз. Когда нейроны гипоталамуса регистрируют отклонение от нормального уровня кислорода в крови, они запускают усиление дыхания, вдох, который вы можете сделать после напряженного чтения при сидении в зажатом положении. Гипоталамус также выполняет ключевые функции в эмоциональной сфере.

На вершине таламуса находятся, как всадник на лошади, два *гиппокампа*, по одному с каждой стороны (рис. 5.10, 5.17). Каждый гиппокамп, как мы увидим позже, удобно устроился внутри височной доли с каждой стороны. Важно отметить двойную структуру двух гиппокампов. Как мы уже говорили, гиппо-

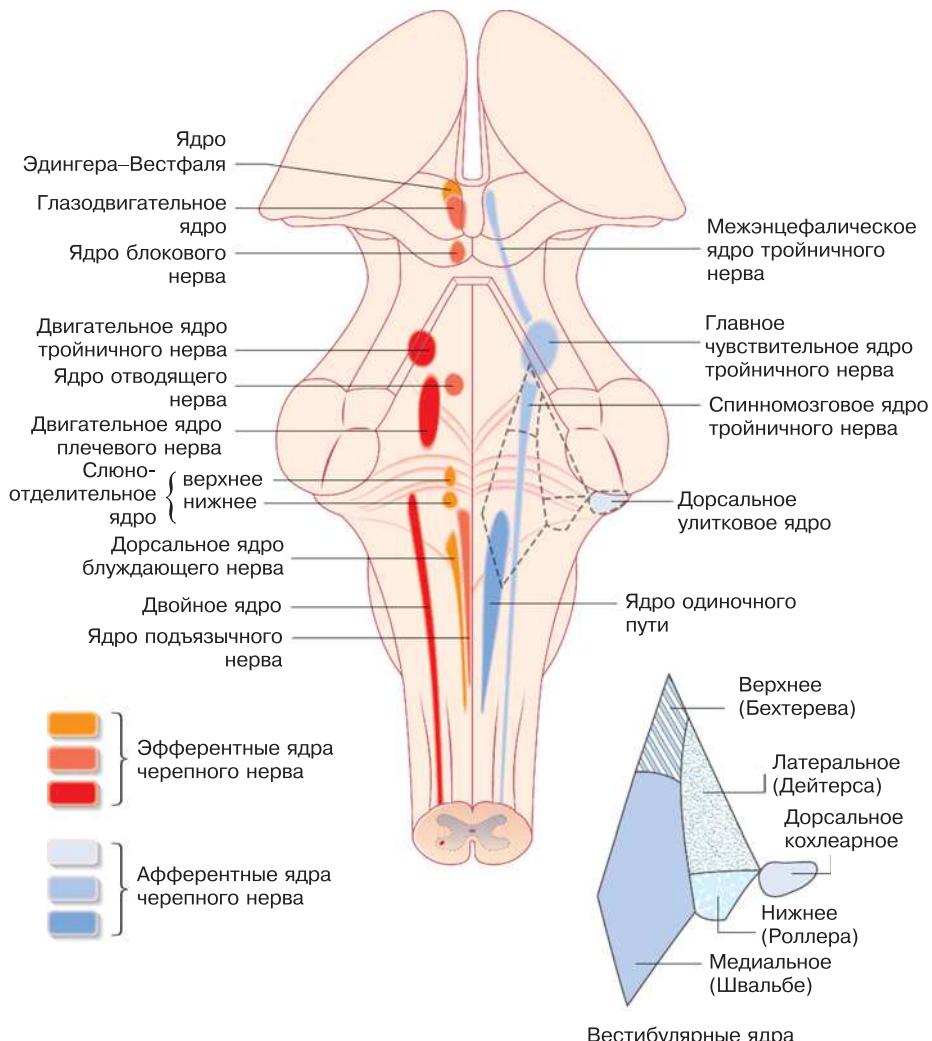


Рис. 5.13. Детальная анатомия ствола головного мозга и моста. Заметим, что здесь расположены все основные входящие и исходящие пути головного мозга, как идущие вниз к спинному мозгу, так и выходящие через узкие отверстия в черепе. Зрение, слух, обоняние и вкус используют черепно-мозговые нервы как основные пути. То же делают болевая и осязательная чувствительность в пределах головы. Мозговой ствол также контролирует такие жизненно важные функции, как дыхание и скорость сердечных сокращений. (Афферентный — входящий в кору; эфферентный — исходящий из коры.) (Источник: Standring, 2005.)

камп играет важную роль в передаче опытной информации в долговременную память, а также в извлечении эпизодических воспоминаний. Он также имеет отношение к пространственной ориентации.

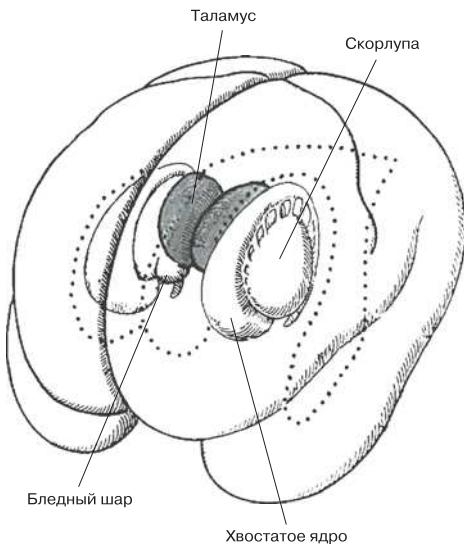


Рис. 5.14. Таламус, выделяющийся в центре каждого полушария, а также базальные ганглии, выглядящие как «щит и петля», с наружной стороны от каждой половины таламуса. (Источник: Ohye, 2002.)

Недалеко от каждой петли гиппокампа находится миндалевидная структура, называемая *миндалиной*, которая играет главную роль в эмоциях и эмоциональных ассоциациях (рис. 5.18).

Следующий уровень сверху вводит нас в заблуждение. Эта структура выглядит как относящаяся к нервной системе, но на самом деле ею не является. Это *четыре желудочка*, из которых можно выделить правый и левый (рис. 5.10). Желудочки представляют собой небольшие полости, содержащие циркулирующую жидкость, которая отделена от кровотока. Эта специализированная циркуляторная система мозга опускается в спинной мозг (имеется в виду в продолговатый мозг. — Прим. перев.) через крошечный канал, называемый



Рис. 5.16. Мы начинаем «растить» мозг от ствола головного мозга и моста. (Источник: Baars, Fu.)

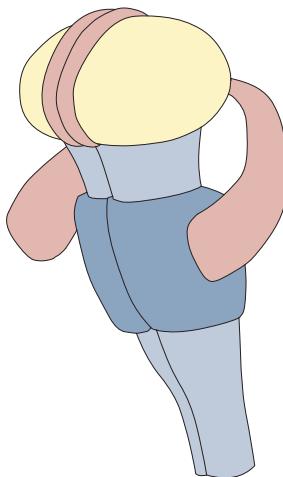


Рис. 5.17. Схематический рисунок гиппокампа. (Источник: Baars, Fu.)

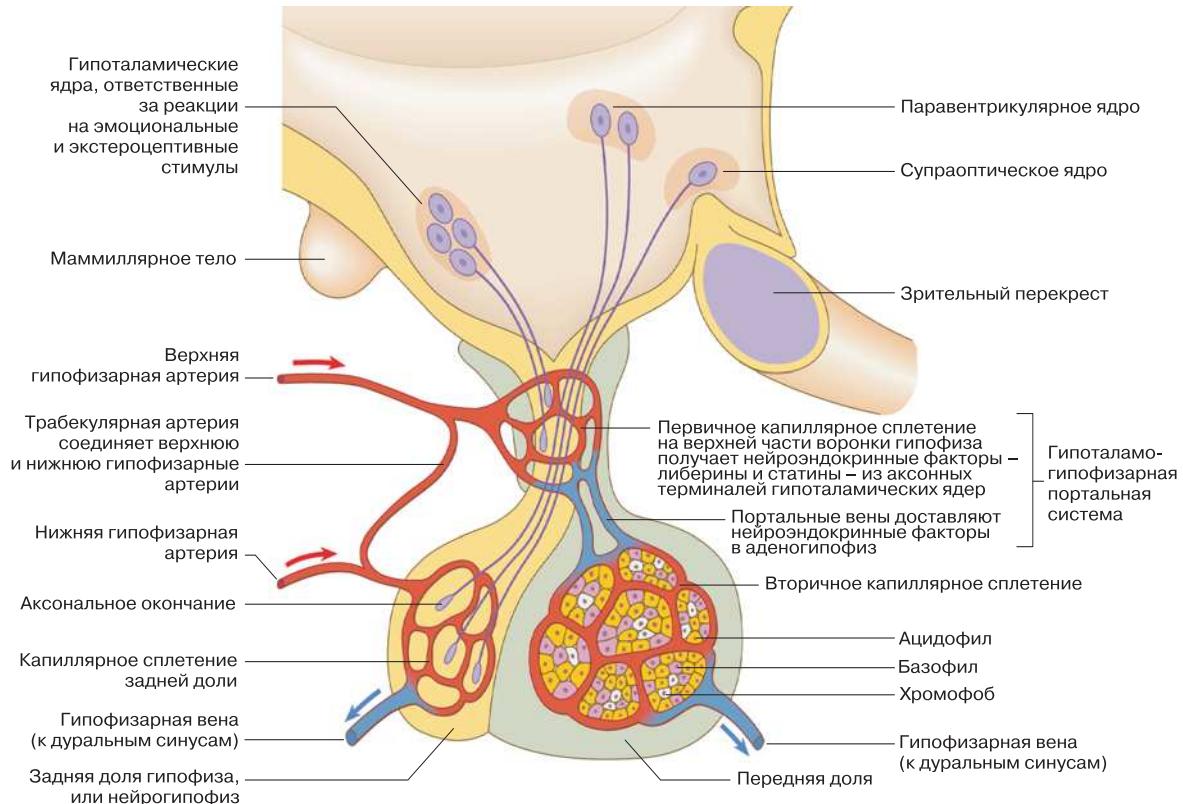


Рис. 5.15. Гипоталамус (выделен темно-голубой линией) образован группой ядер, расположенных как раз ниже и впереди от каждой из половин таламуса. Гипоталамус важен для регулирования физиологических и эмоциональных процессов, тесно связан с гипофизом. (Источник: Standring et al., Gray's Anatomy, 2008, рис. 21.11.)

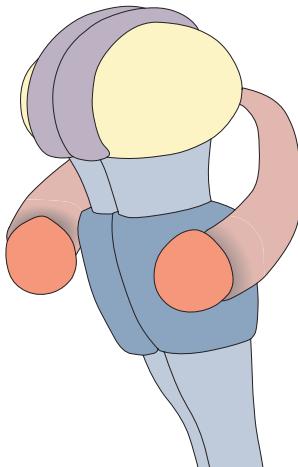


Рис. 5.18. Миндалины находятся как раз впереди кончика каждой половины гиппокампа. (*Источник:* Baars, Fu.)

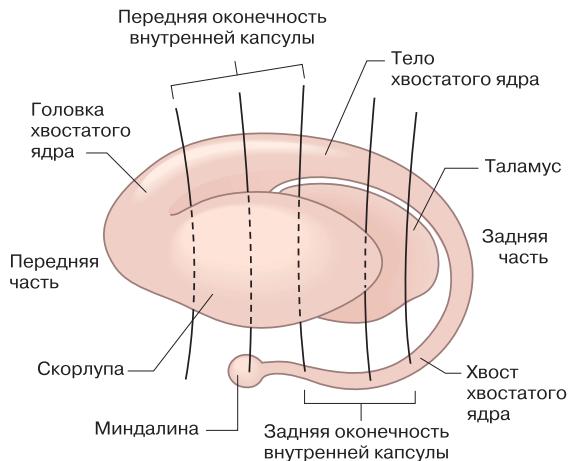


Рис. 5.19. Вид базальных ганглиев сбоку с «щитом и петлей», образованных скорлупой и хвостатым ядром соответственно. (*Источник:* Standring, 2005.)

сильвиевым водопроводом, а жидкость системы желудочков соответственно называется цереброспинальной (спинномозговой) жидкостью. Недавно, к большому удивлению многих ученых, было обнаружено, что в стенках желудочка находятся стволовые клетки нейронов. Долгое время полагали, что нейроны во время жизни не могут замещаться новыми клетками, но определенные области, такие как гиппокамп и обонятельная поверхность, заменяют свои клетки так же, как это делают остальные части тела. Полагают, что стволовые клетки желудочков являются источником таких новых нейронов.

Следующими идут *базальные ганглии*, если говорить дословно — группа ядер, находящаяся в основании мозга (рис. 5.19). Они находятся снаружи от каждой половины таламуса. Изящная щитовидная структура с каналами, расходящимися наружу, называется скорлупой. Около каждой из них образует петлю другое искусное образование, которое называется хвостатым ядром. Эта структура из «щита и петли» в целом важна для моторного контроля и познания. Обратите внимание, что базальные ганглии расположены снаружи от таламуса.

Наконец, поверх нижележащих уровней ствола головного мозга — таламуса, гиппокампа и миндалин, желудочков и базальных ганглиев — мы можем водрузить два полушария (рис. 5.20). Поэтому не нужно удивляться, что при удалении коры вы увидите глубоко утопленные более древние структуры головного мозга, появившиеся в образовавшемся углублении.

Как заключение процесса «выращивания» мозга мы покажем вид основания мозга, чтобы продемонстрировать некоторые области мозга, которые в противном случае будет трудно увидеть (рис. 5.21). Здесь вы заметите, например, зрительный нерв, соединяющий глаза с корой головного мозга.

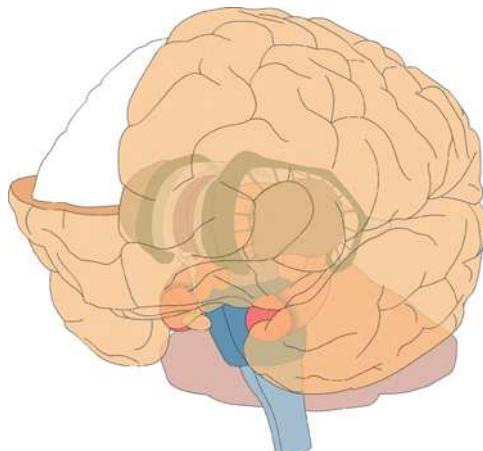


Рис. 5.20. Полушария мозга возвышаются над стволом головного мозга и другими подкорковыми структурами. (Источник: Baars, Fu.)

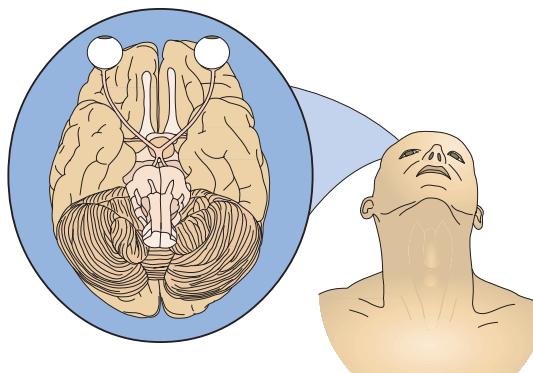


Рис. 5.21. Вид мозга снизу, показывающий среднюю височную долю и зрительные тракты. (Источник: Baars, Fu.)

Итак, вы увидели мозг, «растущий» от древних областей до новой коры в двух полушариях. Давайте сейчас посмотрим на функциональную значимость этих областей головного мозга в когнитивной деятельности человека. В этом обсуждении мы будем придерживаться нисходящего направления, начиная от двух полушарий и продвигаясь через основные доли, а затем к подкорковым «спутникам» мозга.

3.0. От вопроса «где?» до вопроса «что?»: функциональная роль областей мозга

Мы уже обсуждали много уровняй анализа, с помощью которых можно понять структуру головного мозга, и показали, где расположены основные области головного мозга. Сейчас мы опять пройдем головной мозг, начиная от новой коры и заканчивая стволом головного мозга, и обсудим функциональную роль, которую эти отделы играют в когнитивной деятельности человека.

3.1. Полушария головного мозга: разделение на левую–правую половины

Две зеркальные половины коры головного мозга веками озадачивают людей. Почему существуют два полушария? Если у нас только один разум, то почему мы имеем два полушария? Сэр Чарлз Шеррингтон (Sherrington, 1947) писал:

Собственная личность едина... Она рассматривает себя как одно, другие относятся к ней как к единой. К ней обращаются как к единой, по имени, на которое она отвечает. Закон и Государство записывают ее как одну. И они отождествляют ее с телом, которое и она, и они (все) считают принадлежащим полностью личности. Короче, принимаемое без возражений и неоспоримое утверждение состоит в том, что личность является единой. Логика грамматики это поддерживает местоимением в единственном числе. Все ее многообразие сливается в ее единство.

Философ Рене Декарт, например, был потрясен двойной природой головного мозга. Так как он верил в то, что душа должна быть единым целым, он искал по крайней мере одну структуру мозга, которая бы была непарной, и в результате решил, что это маленькая шишковидная железа (эпифиз) позади ствола головного мозга. Здесь, как он полагал, и находится душа — приблизительно то, что мы обозначаем субъективным опытом. К несчастью для Декарта, когда микроскопы стали достаточно мощными, чтобы изучить крошечный эпифиз подробно, оказалось, что он также состоит из двух симметричных половинок, почти зеркальных друг по отношению к другу.

Как же два полушария «общаются» друг с другом? Ответ заключается в существовании тракта, состоящего из волокон, который идет от переднего до заднего конца головного мозга и связывает два полушария.

3.1.1. Мозолистое тело

Полушария большого мозга полностью обособлены и разъединены длинной бороздой, которая идет между двумя полушариями от передней до задней части головного мозга. Связь между полушариями обеспечивает *мозолистое тело*, большая арка из белого вещества (рис. 5.22). Количество волокон, идущих между двумя полушариями, оценивается больше, чем 100 млн. В мозолистом теле

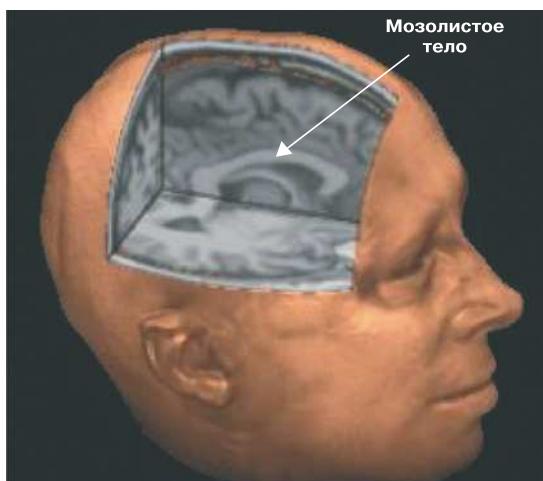


Рис. 5.22. Магнитно-резонансное изображение, сделанное в трех измерениях, с вырезанной частью, показывающей местоположение мозолистого тела: свода из белых волокон, простирающегося горизонтально от передней до задней части головного мозга и формирующего соединение с помощью волокон между двумя полушариями. (Источник: Mark Dow, Университет Орегона, с разрешения.)

находятся волокна, которые в определенном порядке проходят между полушариями: области передней части соединяются с подобными областями головного мозга в лобной доле, а области в задней части соединяются со сходными областями головного мозга в затылочной доле.

Роль двух полушарий в когнитивной, умственной деятельности была объектом интенсивного изучения, и мы до сих пор обнаруживаем тонкие и не такие тонкие отличия в том, какое участие зеркальные полушария принимают в восприятии, речи, мышлении и сознании. Имеются некоторые довольно хорошо известные различия в двух полушариях, такие как перекрест волокон. Многие виды обработки сенсорных и двигательных сигналов требуют перехода входящей (чувствительной) и исходящей (двигательной) информации с левой стороны на правую, и наоборот (рис. 5.23).

Например, каждый зрительный нерв, приходя из сетчатки, расщепляется на медиальную половину (по каждую сторону от носа), которая переходит на противоположную сторону головного мозга, и латеральную (височную) половину, которая направляется к той же стороне (ипсолатерально). Только обонятельный нерв, который является очень древней сенсорной системой, по пути к коре остается на той же стороне мозга. Пути исходящего коркового контроля моторики рук также перекрещиваются, при этом левое полушарие управляет

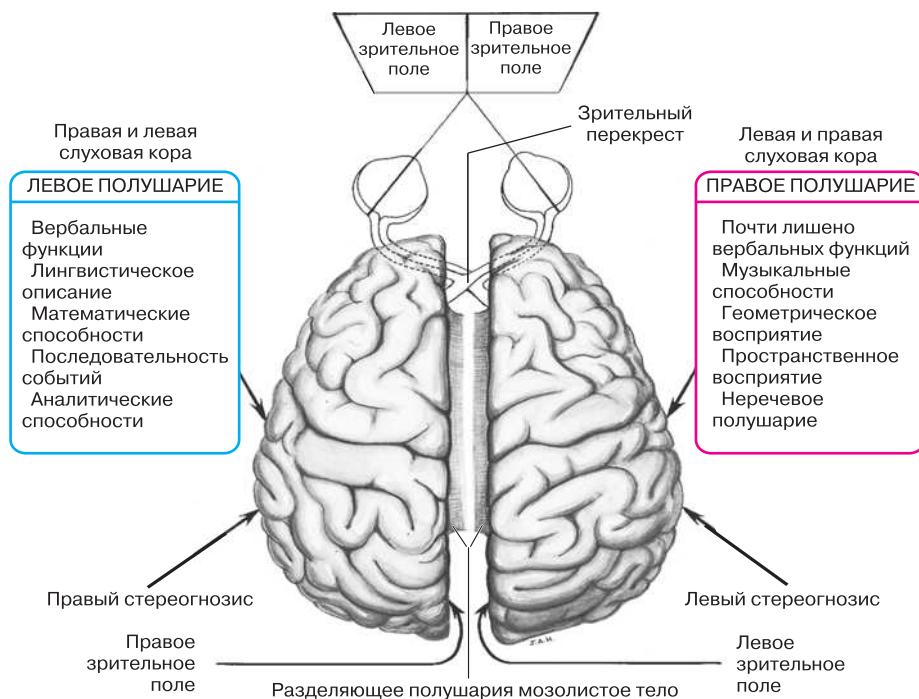


Рис. 5.23. Вид двух полушарий сверху. Схематический рисунок двух половин коры мозга, показывающий некоторые основные функции правого и левого полушарий. Обратите внимание на массивный мост мозолистого тела, соединяющий две стороны. Глаза наверху направляются вдоль сходящихся линий для того, чтобы сделать стереоскопическое восприятие глубины возможным. (Источник: Standring, 2005.)

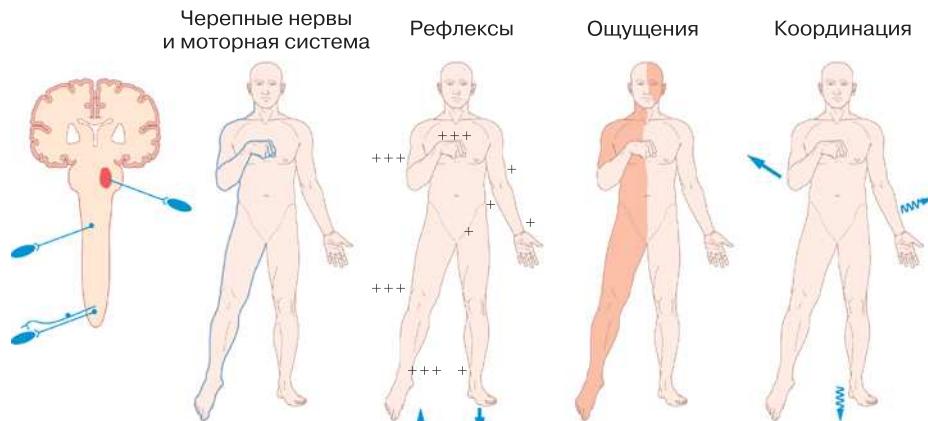


Рис. 5.24. Модель контроля коры над областями тела. Обратите внимание, что сенсорные пути и корковые пути контроля двигательных функций пересекаются в головном мозге. Простые рефлексы не пересекаются, а координация требует взаимодействия между обеими сторонами. (Источник: Standring, 2005.)

правой рукой, а правое контролирует левую руку (рис. 5.24). В то время как левое и правое полушария имеют несколько различающиеся функции, мозолистое тело имеет около 100 млн волокон, постоянно переходящих туда и обратно для интегрирования информации с обеих сторон. Промежуток времени, за который два полушария обработают одну и ту же задачу, может быть очень коротким — 10 мс или одна сотая доля секунды (Handy *et al.*, 2003). Таким образом, когда великий информационный тракт, мозолистое тело, не поврежден, разница в функционировании полушарий не очень очевидна. Но когда он перерезан и используется надлежащий экспериментальный контроль для разделения входящих сигналов от правой и левой половин зрительного поля каждого глаза, неожиданно становятся заметны основные различия между полушариями.

Вопрос о воспринимаемом единстве мира продолжает волновать ученых. Наиболее замечательным открытием в этом отношении было обнаружение того, что мозолистое тело может быть разрезано у людей без изменения воспринимаемого единства мира и самого себя. Действительно, многие годы такие каллозэктомии (разделение или рассечение мозолистого тела) проводились, чтобы улучшить состояние при неконтролируемой эпилепсии (рис. 5.26). Полное разделение мозолистого тела называется каллозотомией; в настоящее время более часто проводят частичное рассечение только тех областей двух полушарий, от которых при приступе эпилепсии распространяется активность. Такое частичное иссечение называется каллозэктомией. Доктора и их пациенты верили, что рассечение около 100 млн волокон в мозолистом теле не приведет вообще к заметному эффекту! Это яркая иллюстрация способности мозга приспосабливаться к довольно серьезным повреждениям — дополнять отсутствующие детали мира, который мы ощущаем, например, посредством движений глаз. Однако более глубокие исследования показали, что полное рассечение мозолистого тела имеет неуловимые, однако длительные эффекты, и таким образом, предпочтительным считается частичное рассечение мозолистого тела.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Синестезия



Рис. 5.25. Дэвид Иглмэн (David Eagleman, PhD), факультет неврологии, медицинский колледж Бэйлора, Хьюстон, штат Техас, США

Представьте мир пурпурных вторников, вкусов, которые имеют форму, и волнистых симфоний зеленого цвета. Из сотни людей один, во всем остальном обычный человек ощущает мир так. Такое состояние называется *синестезия* — слияние различных форм чувствительного опыта. Например, голос или звук в музыке не только слышится, но также видится, имеет вкус или ощущается как прикосновение. Синестезия — это слияние различных сенсорных ощущений: прикосновение к наядочной бумаге может вызвать ощущение звука фа-диез в музыке, симфония может слышаться в синих и золотых красках, а представление о феврале будет восприниматься как расположение над чьим-то правым плечом. Большинство *синестетов* (людей с синестезией) не знают, что их ощущения в любом случае необычны.

Существует много вариантов синестезии, и если вы имеете один из них, у вас высокая вероятность иметь также другой или третий вид. Восприятие дней недели в цвете является наиболее распространенным типом синестезии, за которым следуют цветные буквы и цифры. Другие нередко встречающиеся типы также включают ощущения вкуса слов, цветное восприятие на слух, линии чисел, воспринимаемые в трех измерениях и персонификацию букв и цифр.

Синестетическое восприятие непроизвольно, автоматично и обычно постоянно во времени. Более того, при таком восприятии, часто врожденном, появляется ощущение простого цвета, формы или структуры, а не результата мыслительной ассоциации. Синестетики не говорят: «Эта музыка заставляет меня чувствовать себя как ваза цветов на ресторанным столике». Это с ними как раз происходит.

Вероятно, синестезия является результатом увеличенных перекрестных связей между сенсорными областями мозга, подобно соседним странам с проникаемыми границами. Синестезия завораживала как непрофессионалов, так и ученых своим богатством объединения чувств, но только в настоящее время стало, наконец, понятно функционирование мозга при изучении этих удивительных людей.

Хотя синестезия исследовалась в экспериментах по поведению и с помощью обработки нейроизображений, ее генетическая основа остается неизвестной. Наша лабораторная группа выяснила, что синестезия является идеальным состоянием для генетического анализа по трем причинам: (1) синестезия встречается в семейных группах и, по-видимому, наследуется; (2) синестетическое восприятие является результатом возрастающего количества перекрестного обмена сигналами между областями нейронов, что предполагает набор генов-кандидатов; и (3) комплекс тестов, разработанных в нашей лаборатории, позволяет уверенно выявлять действи-

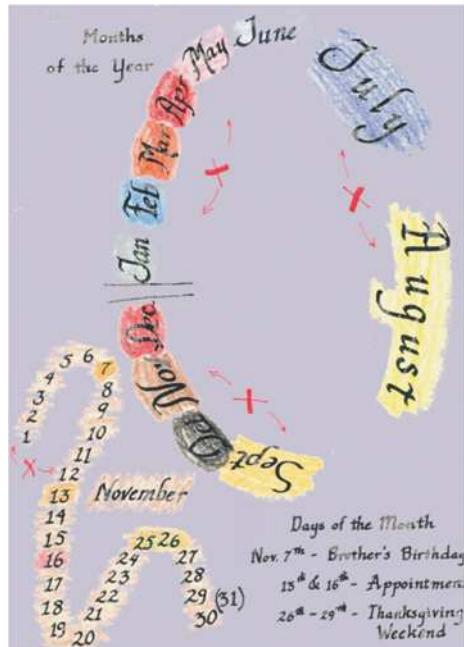


Рис. 5.26. При обычной форме синестезии месяцы и дни месяца могут иметь как цвета, так и специфическое размещение в пространстве. (Источник: Cytowic, Eagleman, 2009: Wednesday is Indigo Glue: Discovering the Brain of Synesthesia. Cambridge: MIT Press)

ли простое любопытство. Другие факты свидетельствуют, что мы в какой-то степени все можем быть синестетиками, но большинство из нас не осознает сращение сенсорных сигналов, которые имеются в наших головах.

тельную синестезию для проведения исследований, а не только людей со свободными ассоциациями.

Таким образом, мы проводим широко-масштабное исследование, называемое анализом семейных связей, чтобы картировать гены, которые связаны с цветовой синестезией. К настоящему времени разработана система тестов, которые безусловно определяют синестетов и отличают их от контрольной группы. Эти тесты выложены открыто для научного сообщества (www.synesthete.org). Несколько семей с много-кратными синестезиями предоставили свои родословные, и мы получили образцы ДНК от более чем 100 людей в этих семьях. Полногеномное исследование выявляет наиболее вероятную генетическую область, ответственную за синестезию в этих семьях. Понимание генетических основ синестезии вносит вклад в понимание, каким образом в норме обеспечивается связь в головном мозге. Это показывает, что возможны более чем один тип мозга и один тип мышления.

Синестезия присутствует у одного из нескольких сотен людей, что делает ее намного более распространенной, чем обычно полагают, и намного более важной с научной точки зрения, неже-

3.2. Исходящие и входящие сигналы: подразделение в направлении спереди назад

Кора является складчатым слоем серого вещества, который в расправленном виде имеет приблизительный размер 60×60 см. Чтобы уместиться внутри черепа, кора головного мозга собрана в складки (извилины и борозды). Кора имеет четыре доли, которые видны снаружи, и две большие области, которые не видны. Перед тем как обсуждать функции этих областей, взглянем на другой основной способ подразделения мозга: разделение коры головного мозга в лобно-затылочном направлении. Для того чтобы понять такое подразделение, вам понадобится умение определять местонахождение в головном мозге некоторых ориентиров. Попробуйте найти на рис. 5.27 центральную борозду, которая идет вертикально между лобной и височной долями. Для того чтобы

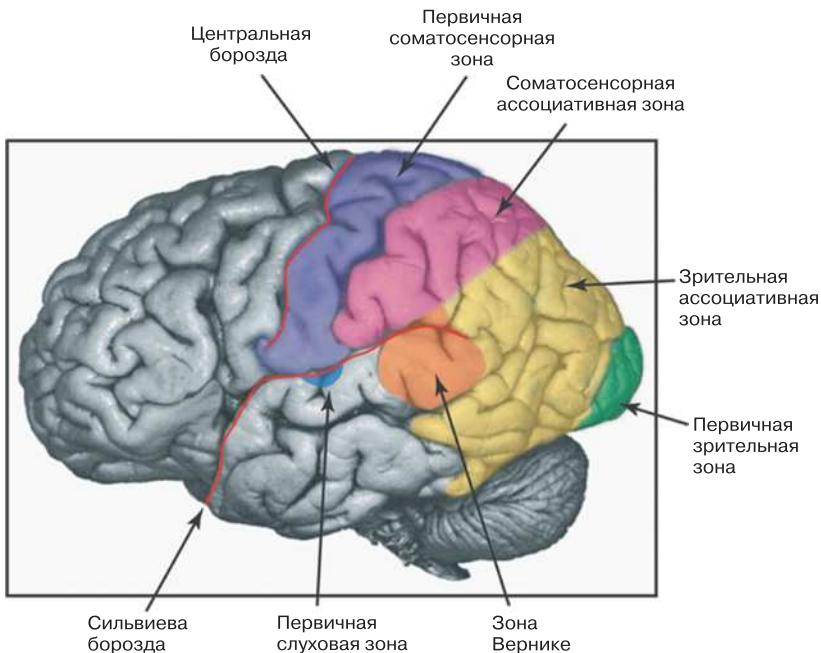


Рис. 5.27. Изображение функциональных областей некоторых сенсорных полей коры. Центральная борозда отделяет лобную долю от теменной. Сразу сзади от центральной борозды находится первичная соматосенсорная область. Сильвиева борозда также называется латеральной бороздой. (Источник: Squire *et al.*, 2008.)

определить ее местонахождение, найдите область, помеченную как «первичная соматосенсорная область». Центральная борозда как раз находится впереди от нее. Также нужно найти второй ориентир, Сильвиеву борозду (в русском языке более употребителен термин «латеральная борозда». — Прим. перев.). Она идет более или менее горизонтально от лобной доли по направлению назад, отделяя височную долю от теменной и лобной долей.

Сенсорные, или входящие, области коры расположены позади от центральной и латеральной борозд в теменной, височной и затылочной долях. Эти доли содержат зрительную кору, слуховую кору и соматосенсорную кору, в которых обрабатывается информация, приходящая от глаз, ушей и тела. Например, зрительная кора начинается в затылочной доле, но переходит на теменную и височную доли. Слуховая кора расположена в височной доле, но также простирается до теменной доли. Соматосенсорная область находится в теменной доле. Поля, отвечающие за вкус и обоняние, расположены в основании теменных долей. Эта обширная область, расположенная в задней части мозга, охватывающая три доли коры головного мозга, — не просто место обработки сенсорной информации. Она также является областью для обработки ассоциативных данных, где информация от разных чувств «связывается вместе» для обработки высшего порядка. Задумайтесь о том, как мы смотрим фильмы, — эти ассоциативные зоны помогут вам понять, как соотнести то, что вы слышите, с тем, что вы видите на экране. Большая часть процессов такого рода происходит в теменной

доле, и мы будем обсуждать эту важную структуру более подробно в следующем разделе. Самые большие ассоциативные области имеются у приматов, и самые большие из них — у людей.

Двигательные, или исходящие, области коры расположены в лобной доле, впереди от центральной и латеральной борозд. Взгляните опять на рис. 5.27 и найдите область, обозначенную «первичная соматосенсорная область» позади центральной борозды. Хотя она и не отмечена на рисунке, первичная двигательная область находится в лобной доле по ту сторону центральной борозды, как раз впереди от соматосенсорной области в теменной доле. Близкие физические связи между соматосенсорной и двигательной корой обуславливают тесное взаимодействие между чувствами осязания, давления и боли и двигательной или моторной системой. В сущности имеется сложная карта тела, которая построена похожим образом в соматосенсорной области, расположенной как раз позади от центральной борозды, и в соответствующей двигательной области, расположенной точно впереди. Такая сложная карта является изображением частей тела: разные области тела в этих областях коры представлены неодинаковым образом; некоторые области, такие как лицо и кисть руки, имеют довольно непропорционально большое представительство, а другие области, такие как центр спины, — непропорционально маленькое. Представьте, насколько чувствительнее ваши подушечки пальцев к прикосновению, давлению и боли, чем, например, поясница. Такая карта представлений в коре отражает эту отличающуюся чувствительность. Имеется две карты тела: одна в соматосенсорной коре, а очень похожая — в двигательной коре (рис. 5.28 и 5.29).

Эти две карты тела или гомункулуса («маленького человечка») были впервые открыты первым нейрохирургом Уайлдером Пенфилдом в монреальском университете в 1950–60-е гг. Группа Пенфилда первой стимулировала кору бодрствующих пациентов, что стало возможным потому, что поверхность коры головного мозга не содержит болевых рецепторов. Таким образом, местной анестезии, примененной в месте надреза, было достаточно, чтобы приглушить боль от удаления кожи головы, и хирурги могли электрически стимулировать обнаженную поверхность коры и спрашивать бодрствующих пациентов о том, что они чувствуют в результате стимуляции. Их открытия в значительной степени выдержали проверку временем. Исследования путем электрической стимуляции были необходимы по медицинским показаниям для того, чтобы узнать, в каком месте оперировать мозг, чтобы минимизировать повреждения функциональных областей пациентов. В случае соматосенсорного гомункулуса (соматической чувствительности) местная стимуляция пробуждает чувства прикосновения в соответствующей части тела. Стимуляция двигательного гомункулуса вызывает определенные движения тела, но интересно, что пациенты отрицают то, что они совершали эти движения сами. Когда Пенфилд спрашивал: «Двигаете ли вы своей рукой», в то время как стимулировал область руки, пациент мог сказать: «Нет, доктор, вы двигаете моей рукой». Однако если хирург передвигался, например, на сантиметр вперед к премоторному участку, стимуляция вызывала намерение движения собственным телом, сообщенное пациентом, чувства внешнего контроля движений при этом не возникало. В этом заключается существенная разница, к которой мы вернемся позднее.

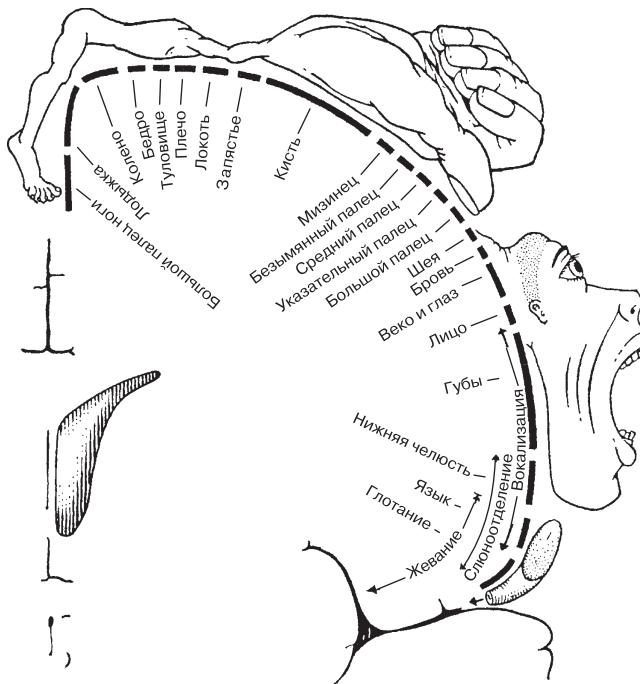


Рис. 5.28. Изображение соматосенсорного гомункулуса, демонстрирующее представительство областей тела в коре головного мозга. Обратите внимание, что некоторые области тела, такие как лицо, имеют диспропорционально большее представительство, чем другие области, такие как туловище. (Источник: Standring, 2005.)

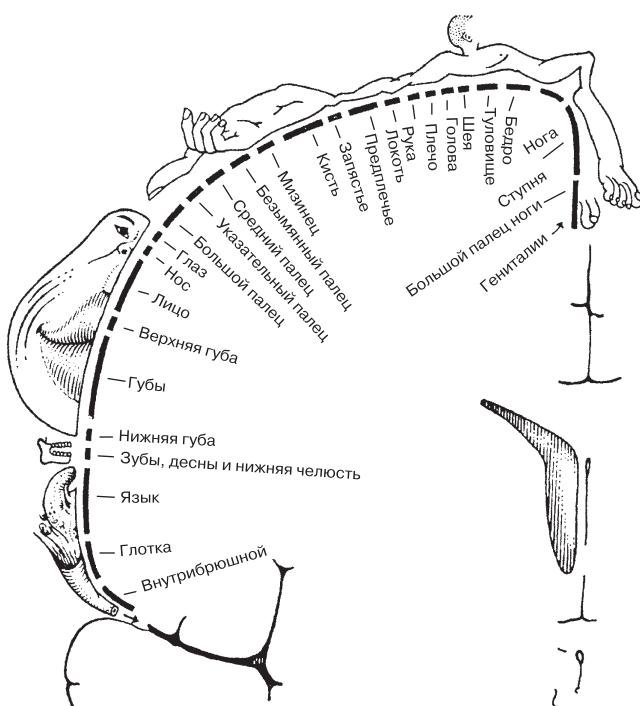


Рис. 5.29. Изображение двигательного гомункулуса, демонстрирующее представительство областей тела в моторной коре. Заметьте, что некоторые области, такие как лицо, имеют диспропорционально большее представительство, чем другие области, такие как туловище. (Источник: Standring, 2005.)

Необходимо подчеркнуть, что центральная борозда является важным ориентиром, который нужно знать. Она не только разделяет соматосенсорный и двигательный гомункулусы (можно сказать, проекции тела на чувствительную и двигательную область коры головного мозга), но, в более широком смысле, центральная борозда отделяет сенсорную половину коры (сзади) от лобной половины (впереди). Задняя часть коры содержит области проекций основных органов чувств: зрения, слуха, осязания, обоняния и вкуса. Напротив, передняя часть включает регуляцию действий, планирование, некоторые функции рабочей памяти, речь и им подобное. В известной степени задняя половина имеет дело с воспринимаемой действительностью, в то время как передняя половина пытается предсказать и контролировать будущее.

3.3. Основные доли: видимые и скрытые участки

Мы уже использовали для мозга аналогию с географией. В таком контексте основные доли головного мозга можно рассматривать в терминах географии как большие континенты. В то время как каждая из долей отделена от другой и имеет свои частные функции и анатомические особенности, каждая является также частью целого головного мозга и, таким образом, объединена и тесно связана с общей функцией головного мозга. Четыре «континента» мозга показаны на рис. 5.30 и включают лобную, теменную, височную и затылочную доли. В этом разделе обсуждаются их функциональные роли в когнитивной деятельности. Две других важных области, невидимые при осмотре мозга снаружи, также играют важную роль в познании, и мы их тоже опишем.

3.3.1. Лобная доля

Массивная лобная доля — место планирования действий и исходящих двигательных сигналов. Как уже упоминалось, двигательные области тесно связаны с соматосенсорной областью, которая имеет схожий гомункулус. Такие двигательные функции, которые присутствуют в мозге человека, подобным же образом организованы в мозге большинства млекопитающих. Но лобная доля у человека намного обширнее, чем у остальных приматов или любого другого существа. Какие еще функции выполняет лобная доля и каким образом ее роль является уникальной для человека?

Лобную долю называли «органом цивилизованности» (Luria, 1966). Области лобной доли, которые заслужили это название, находятся в основном в префронтальной коре. Префронтальная кора расположена на медиальной, латеральной и орбитальной поверхностях наиболее передней части лобной доли (рис. 5.31).

Префронтальная кора не является двигательной частью лобной коры. Обратите внимание, что префронтальная кора — наиболее передняя часть лобной коры. Термин «префронтальный» немного вводит в заблуждение, так как означает «впереди лобной коры». Явных маркеров границ для префронтальной области не существует, границы ее установлены по местоположению выростов таламуса. Тем не менее префронтальная доля, возможно, является наиболее «познавательной» частью мозга. Префронтальная кора — большая область коры, занимающая примерно одну треть от поверхности целой коры. В чем же специализируется префронтальная кора и почему эта часть мозга человека так уникальна?

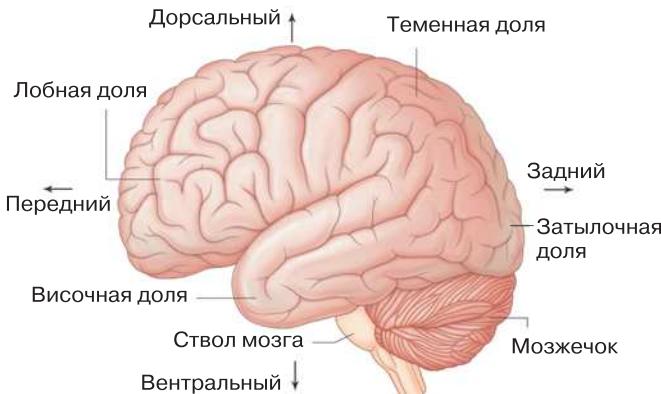


Рис. 5.30. Основные направления в мозге. Так как человеческий мозг повернут на 90° по отношению к спинному мозгу (что отличает нас от большинства млекопитающих и рептилий), у него имеется два способа разметки. Дорсальное направление также называется верхним, вентральное также называется нижним, ростральное приблизительно значит то же самое, что передний, а каудальное иногда называется задним. Для упрощения используйте обычные термины, такие как передний, задний, верхний и нижний. (Источник: Standring, 2005.)

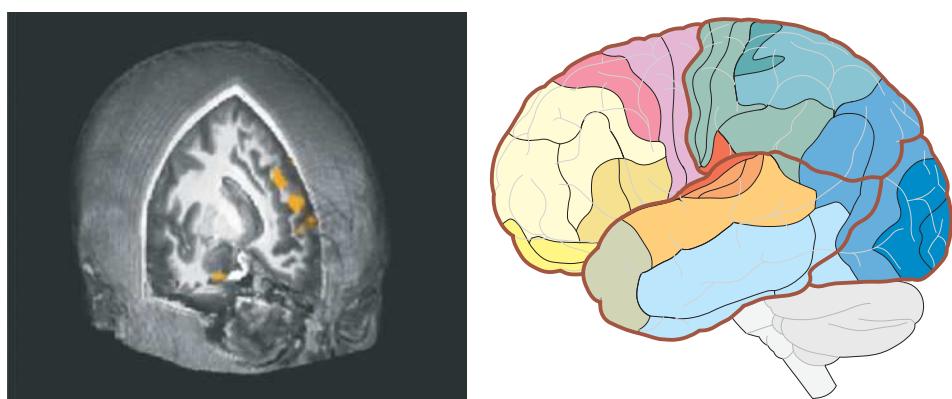


Рис. 5.31. Слева: карта активности, построенная на трехмерном магнитно-резонансном изображении, показывающая область медиальной префронтальной коры. Справа: как отыскать префронтальную кору. В целом лобная кора находится впереди от центральной борозды, вертикальной складки, которая идет от вершины коры вниз до височной доли. Найдите центральную извилину на этом рисунке. Две пурпурных извилины сразу впереди от центральной борозды называются моторной и премоторной корой. Красновато-пурпурное пятно впереди от них называется добавочной двигательной корой. Однако три закрашенных желтым цветом пятна в передней трети всей коры называются префронтальной корой, и ее часто считают наиболее «когнитивной» частью мозга. (Источник: Harenksi, Hamann, 2006.)

Префронтальная кора особенно необходима для:

- инициации движений;
- планирования;
- удержания необходимой информации в состоянии готовности для использования (одна из функций рабочей памяти);
- перестройки мышления от одной линии мышления к другой;
- отслеживания эффективности своих действий;
- определения и разрешения конфликтных планов действий;
- подавления неэффективных или обреченных на провал планов и действий.

Список показывает, какой важной для человеческой когнитивной деятельности является префронтальная кора. Многие анатомы полагают, что префронтальная кора является самой большой у человека и, таким образом, отличает наш вид от остальных приматов. К тому же префронтальная кора имеет области, отвечающие за эмоциональные и личностные действия, так же как и за социальное познание — знания, как себя нужно вести, например. На латеральной извилине, вклиниваясь между дорсолатеральной стороной префронтальной иентральной частями премоторной коры, находится центр Брока. Эта область служит посредником, связующим звеном абстрактных словесных выражений в языке, уникальной функции человека.

Лобная доля намного больше у человека, чем у других приматов, и она приобрела много новых функций и процессов, которые связаны с такими человеческими действиями, как речь, мышление и исполнительный контроль над процессами более высокого порядка. Вторая доля, которая также развивается намного больше у людей, — это теменная доля. Какие функции она выполняет, мы увидим в следующем разделе.

3.3.2. Теменная доля

Как мы отмечали ранее, передняя область теменной доли содержит соматосенсорную кору. Однако у людей теменная доля — это не только соматосенсорная область, почти как лобная доля — это не только двигательная часть. Одними из важных функций теменной доли являются многочисленные карты пространства тела. Что точно означают слова «карта тела»? Вообразите, что вы сидите на стуле за столом и глядите вниз на свои руки. Ваши глаза приносят сенсорные входящие сигналы к вашему мозгу о том, где находятся ваши руки по отношению к вашему телу, но имеются и другие сигналы, также показывающие вам, где находятся руки (вот поэтому вы знаете, где находятся ваши руки, даже если ваши глаза закрыты). Ваше воображаемое местоположение рук будет вашим собственным соответствием или эгоцентрическим соответствием. Теперь вообразите друга, сидящего напротив вас, и представьте, где находятся ваши руки с его точки зрения. Как вы это делаете? Это легко выполнять, и области теменной доли — именно то место, где происходит этот вид обработки сигналов (рис. 5.32).

Позади и внизу от соматосенсорной области находится зона, которую называют нижней теменной областью, или НТО. Ее функциональное значение до сих пор изучается, однако полагают, что это место интеграции информации от органов чувств.

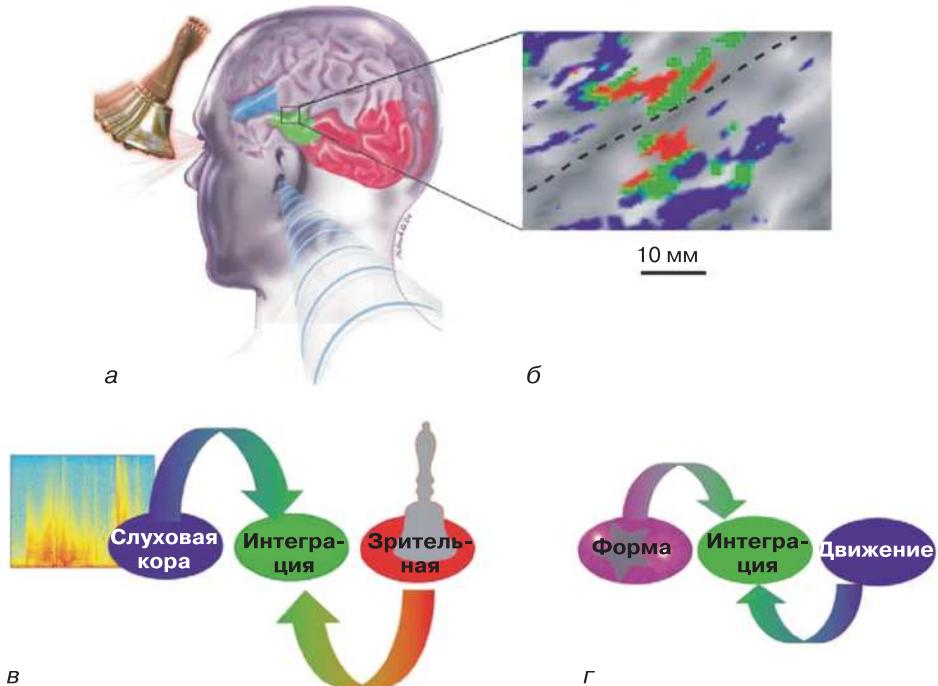


Рис. 5.32. Схематическое изображение некоторых мультисенсорных функций теменной коры (функций теменной коры, затрагивающих несколько органов чувств). Вид и звук колокольчика объединяются нейронами теменной коры, используя «карту» пространства, окружающего тело (эгоцентрическое пространство). (Источник: Beauchamp, 2005.)

3.3.3. Височная доля

Височная доля — область, где обрабатываются звуковые сигналы, и неудивительно, что это также область, где расположены системы восприятия речи на слух и понимания речи. Слуховая кора расположена на верхних участках височной области и внутри сильвиевой борозды. Как раз позади слуховой коры находится центр Вернике, центр понимания речи. Но височная доля не только область обработки звуковых сигналов и речи. Считается, что средние части височной доли содержат абстрактные образы для семантических знаний. Более нижние и задние части височной доли приводят в более тонкое соответствие зрительные объекты и включают веретенообразную извилину, ответственную за узнавание лиц людей.

3.3.4. Затылочная доля

В затылочной доле, самой задней области коры головного мозга, находится зрительная кора. Большая часть зрительной коры спрятана внутри шпорной борозды (*sulcus calcarinus*). Система зрительного анализатора занимает большую зону внутри затылочной доли, которая простирается вперед до теменной

и височной долей. Новые технологии предоставляют возможность сделать эти области коры плоскими, чтобы сдвинуть эти поля и дать возможность увидеть функциональные зрительные поля, которые в норме спрятаны внутри шпорной борозды и которые трудно увидеть на томограмме.

3.3.5. Островок и сильвиева борозда

Как большое дерево, кора головного мозга выросла и накрыла сверху обширные части самой себя, как мы можем увидеть, если математически выпрямим кору и растянем ее в плоскую поверхность. Две области, которые скрываются обширной корой, особенно важны: *островок* и *сильвиева борозда*. Если височную долю осторожно отделить от остальной коры, появляется новый спрятанный «мир». Эта область называется «центральная доля», или «островок», потому что она выглядит как отдельный островок коры (рис. 5.33 и 5.34). Островок не всегда описан в популярных работах о головном мозге, но он включает сотни миллионов нейронов и довольно обширное пространство поверхности коры головного мозга. Неврологические данные предполагают, что она включена в такие «инстинктивные чувства», как сознательные чувства отвращения и омерзения. Но островок настолько обширен, что, вероятно, у него множество функций. Вполне допустимо, что интерорецепция — ощущение внутренних органов, может быть одной из основных ролей этого тайного островка коры.

Один из исследователей предполагал, что у человека правый передний островок может служить основанием формирования субъективной картины материальной личности как чувствующего (сознательного) существа, т. е. эмоционального понимания» (Craig, 2005).

Сильвиева борозда — очень большая борозда, которая идет в приблизительно горизонтальном направлении от лобной доли между теменной и височной долями, и заканчивается около места объединения теменной, височной и затылочной долей. Анатомия борозды в значительной степени различается у разных людей, а также в разных полушариях. Внутри сильвиевой борозды на верхних стенках верхней височной извилины спрятана верхневисочная плоскость.

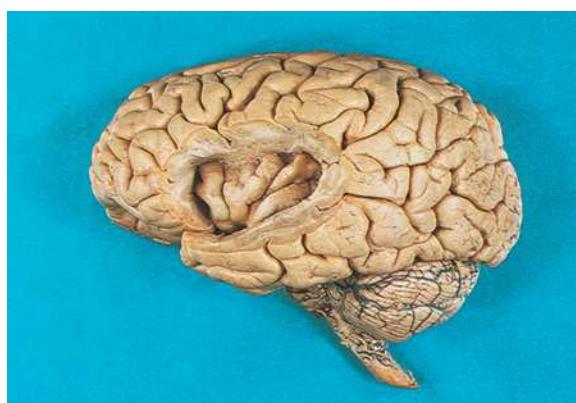


Рис. 5.33. Настоящий человеческий мозг с выделенным островком, который обычно спрятан внутри височной доли. (Источник: Standring, 2005.)

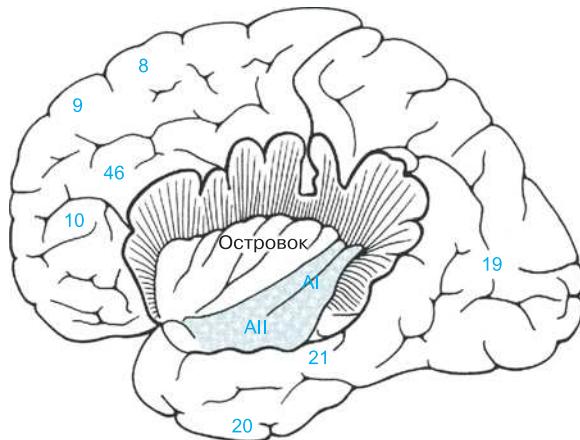


Рис. 5.34. Вид левого полушария с удаленным срезом, открывающим островок, который невидим при взгляде сбоку. «Островок» означает «остров» из-за его появления в тот момент, когда головной мозг разрезан. (Источник: Standring, 2005.)

Эта область называется плоскостью, потому что это отчасти плоский край коры, который вдается с боковой поверхности в срединные области. Верхневисочная плоскость является местоположением первичной и вторичной слуховой коры, а также части поля Вернике, важного для понимания речи. В более верхних областях сильвииевой борозды, расположенных рядом с теменной долей и противоположных верхневисочной плоскости, находится соматосенсорная кора, которая заворачивается вокруг и под верхней частью борозды.

3.3.6. Медиальная височная доля

Медиальная височная доля (МВД) является в сущности частью височной доли, но ее строение и функции поразительно отличаются, и обычно к ней относятся как к отдельной структуре. В МВД находятся гиппокамп и родственные ему области, которые связаны с функциями памяти (рис. 5.35), а также многие области, включая часть, называющуюся *лимбической областью*. Слово «лимбический» обозначает «граница», и соответственно ее названию ведется много споров о точных границах этой области. Время от времени можно встретить название «лимбическая система» для комплекса гиппокампа, миндалины и лимбической коры. Все эти термины находят свое применение, и очень важно знать, что именно имеется в виду.

Верхняя дуга (рис. 5.36) называется поясной извилиной (слово «cingulum» обозначает пояс или кушак, как в «подпруге»). Передняя половина этой области обычно активируется во время решения задач, которые включают конфликтующие стимулы или ответы, что является очень важной стороной функции управления. В классическом опыте Струпа (Stroope), например, имеется противоречие между цветом слов и значением тех же самых слов. Передняя половина

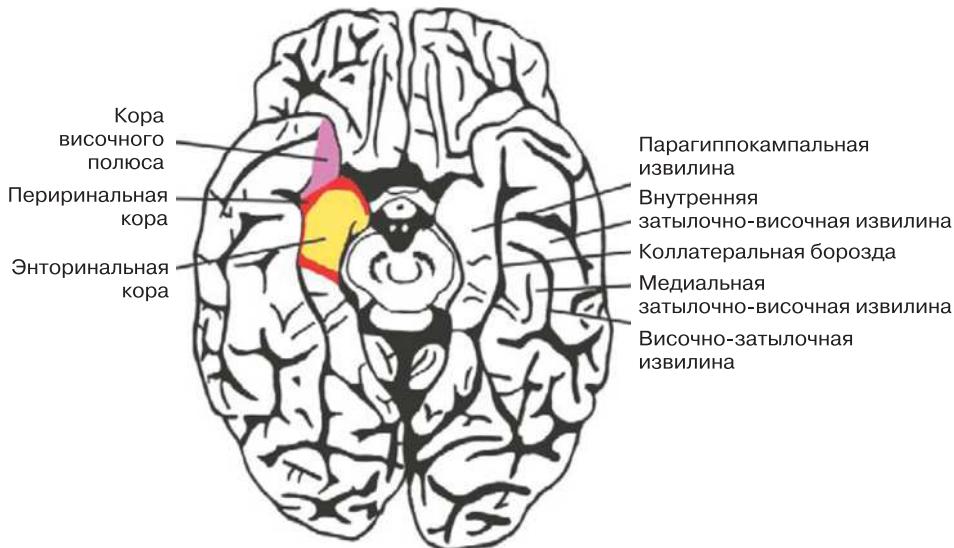


Рис. 5.35. Медиальная височная доля (МВД) — область, находящаяся по средней линии и видимая со стороны основания головного мозга. Это древний «обонятельный мозг», над которым сейчас располагается массивная «новая» кора высших млекопитающих. Таким образом, его трудно увидеть снаружи, но он до сих пор сохраняет многие необходимые функции, включая кодирование сознательных событий в эпизодические воспоминания. (*Источник:* Buckley, Gaffen, 2006.)

поясной извилины каким-то образом вовлечена в определение и разрешение таких конфликтующих стимулов.

Нижняя арка лимбической доли первоначально является частью обонятельного мозга, обонятельной корой, и поэтому называется периринальной корой (*peri* означает вокруг или около, а *rhinal* — обонятельный). Вспомните, что мы ранее установили, что не вся кора имеет шесть слоев, а только развитая кора млекопитающих, которая поэтому называется «новая кора», или неокортикс (новая кора, потому что она возникла только 200 млн лет назад). Более древние области коры имеются у рептилий, у ящериц, например такие, как лимбическая кора. Эта область имеет пять слоев, и иногда на нее ссылаются как на древнюю кору («палеокортикс»). Она часто связана с эмоциями и памятью, а в случае верхней арки лимбической системы — с принятием решений и анализом конкурирующих импульсов. В дополнение к тому, лимбическая кора тесно связана с гиппокампом и миндалиной, которые спрятаны внутри височной доли и, таким образом, невидимы при взгляде с медиальной стороны. Недавнее исследование показало очень тесную взаимосвязь между этими древними областями коры и кратковременной памятью, т. е. памятью об опыте, находящемся под контролем сознания. Это древний мозг рептилий, который, однако, до сих пор остается жизненно важным центром деятельности человека и других млекопитающих.

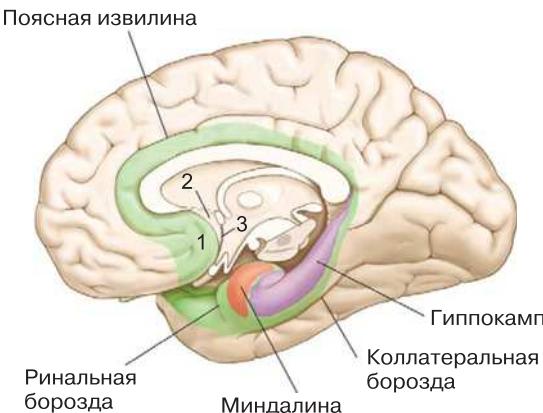


Рис. 5.36. Медиальная височная доля и поясная извилина (зеленая верхняя петля) видны на срезе мозга с медиальной стороны. Гиппокамп отмечен пурпурным цветом, а миндалина — оранжевым. Они практически вмурованы внутрь височной доли. (*Источник:* Heimer, Van Hoesen, 2006.)

3.4. Обширные взаимосвязи между корой и таламусом

В то время как можно рассматривать доли мозга как «континенты» мозга, процессы в них тем не менее сложным образом переплетены не только друг с другом, но также с подчиненными им подкорковыми областями. Миллиарды аксонов отходят от тел клеток серого вещества коры головного мозга: волокна для передачи исходящих сигналов нервной клетки и дендриты, которые обеспечивают входящие электрические сигналы к каждой клетке. Если белые клетки опоры, называющиеся миелиновыми клетками, оберывают каждое из этих волокон, для невооруженного глаза они выглядят как белая масса, и поэтому их называют белым веществом. В целом огромная структура коры головного мозга имеет во многом форму, похожую на стадион «Супердрум» (самая крупная крытая арена в США на 1975 г.), каждая из двух гигантских половин которого заполнена миллиардами проводов, идущих во все направления, центр которых находится в таламусе, который находится в середине каждого полушария (рис. 5.37). С каждой стороны две половины коры головного мозга вместе с центром переключения сигналов, расположенным в таламусе, составляют необыкновенную биологическую структуру.

О таламусе можно говорить как о ретрансляционной станции: почти все входящие сигналы останавливаются в таламусе на их пути к коре головного мозга, а почти все исходящие сигналы также останавливаются в таламусе на своем пути к мышцам и железам.

Волокна от клеток коры головного мозга распространяются по всем направлениям, идя горизонтально к соседним клеткам, собираясь в огромные пучки на своем пути к отдаленным участкам коры, сходясь на своем пути к нижележащим участкам в большом «транспортном распределителе», таламусе, от каждой

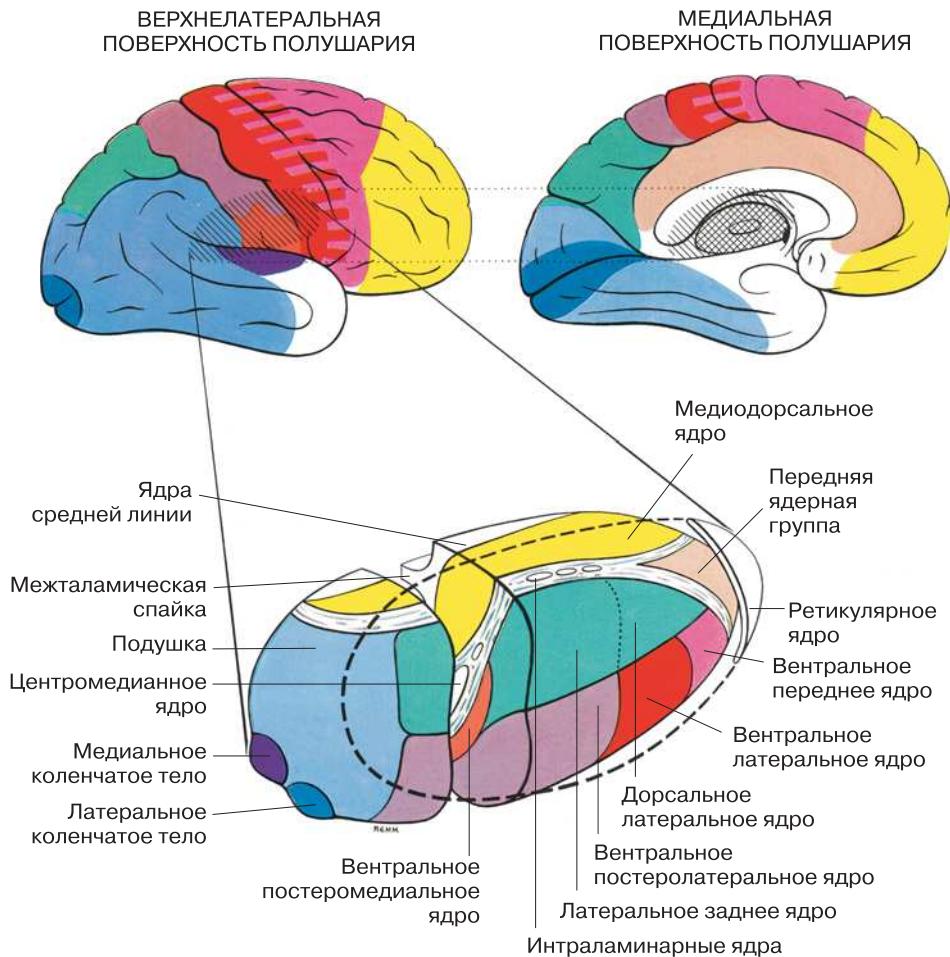


Рис. 5.37. Кора головного мозга и таламус: исключительно единая система. Схематический рисунок, показывающий карту связей с цветовым кодом от таламуса до областей коры. (Источник: Standring, 2005.)

половины коры головного мозга. В дополнение к этому, сотни миллионов аксонов идут в поперечном направлении от одного полушария до другого, создавая белые аксонные мосты, называемые комиссурами (рис. 5.38). Самое большое соединение из поперечных волокон называется мозолистым телом (*cerebellum callosum*). Если разрезать головной мозг прямо по средней линии, можно увидеть мозолистое тело в форме изогнутой белой дуги. Белый цвет, как говорилось раньше, появляется из-за миелина, окружающего корковые аксоны, которые образуют большой мост, соединяющий два полушария.

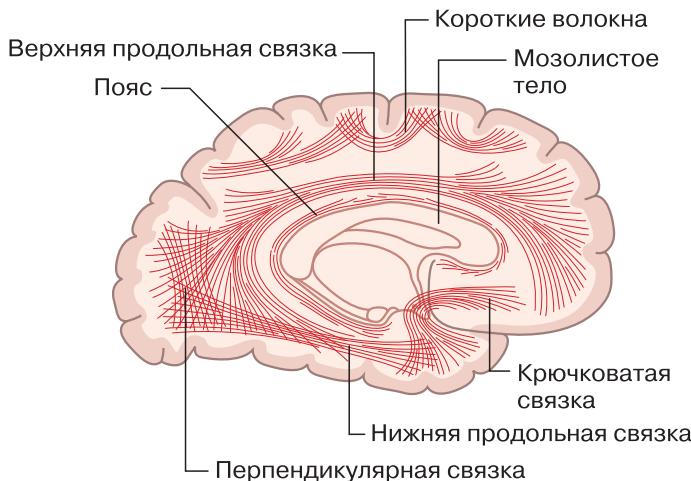


Рис. 5.38. Схематический рисунок связей в головном мозге, показывающий основные системы волокон. (Источник: Standring, 2005.)

В конце концов корковые сенсорные и моторные проводящие пути составляют основные входящие и исходящие пути головного мозга (рис. 5.39). Все эти пути идут от основания мозга. Сенсорные и двигательные пути можно разделить на две группы. Одна группа идет через небольшие отверстия в черепной коробке, верхней части черепа, и поэтому называется черепно-мозговыми

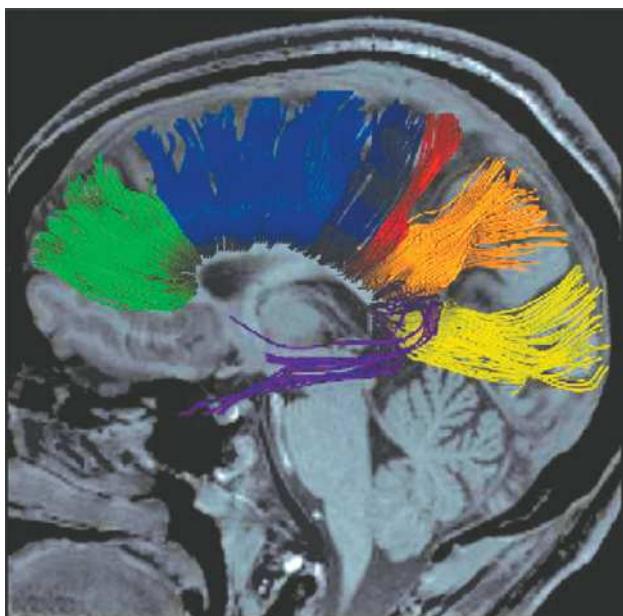


Рис. 5.39. Белые пучки миелинизированных аксонов идут по всем направлениям по сводам больших полушарий. (Источник: Mario Lazar, с разрешения.)

нервами. Они включают зрительный нерв, идущий от задней части глазниц, слуховой, обонятельный и языко-глоточный нервы, так же как нервы, проводящие осязание и болевое ощущение от области лица и ротовой полости; и двигательные нервы, обслуживающие выражение нашего лица, голосовой аппарат, рот, язык и так далее. Вторая группа путей идет в спинной мозг и контролирует функции нашего тела, как сознательные — движения туловища, рук и ног, так и вегетативные — кровяное давление и потоотделение. Со стороны входящих сигналов чувствительные нервы от тела дают нам всю информацию, как сознательную, так и бессознательную, которую мы получаем от тела. Так как эти проводящие пути являются сложными при детализации, их обзор помещен далее.

Традиционно между названиями соединяющихся участков головного мозга ставится буква «о» (это не общепринято для английского языка в отличие от русского), поэтому нужно говорить о таламо-кортикальных связях. Путь, идущий от коры к таламусу, называется кортико-таламическим, и верите вы или нет, движение по нейронам может даже быть кортико-таламо-кортикальным. Это покажется немного менее сложным, если вы будете думать об этом как о транспортном потоке в большом городе или даже как о всемирной паутине, соединяющей миллионы компьютеров с помощью крупных узловых центров и магистралей.

3.5. Подчиненные участки подкорковых слоев

Из-за того что кора человека так огромна, она покрывает важные подкорковые органы, которые действуют в качестве сателлитов (подчиненных участков) по отношению к коре, постоянно взаимодействуя с ней. Эти подкорковые структуры совсем не выглядят так, как обычно представляют мозг: это гигантские скопления нейронов, часто называемые «ганглии», или «ядра». Подкорковые структуры часто имеют удивительно изящную форму: петли, рога и яйцевидного овала.

Структуры-сателлиты особенно важны в когнитивной нейробиологии. Таламус, часто называемый воротами к коре, был описан выше; две части таламуса находятся в самом центре мозга, по обе стороны от средней линии (поэтому их нельзя в действительности увидеть на поперечном срезе). Таламус также связан с разными корковыми областями, поэтому имеются важные кортико-таламо-кортикальные замкнутые цепи, которые, как было показано, играют роль в процессе внимания и других когнитивных функциях более высокого порядка. Таламус находится над стволом мозга и как раз под корой, что является отличным местоположением, чтобы выполнять свою функцию ретрансляционной станции головного мозга.

Комплекс гиппокампа (см. рис. 5.17) необходим для запоминания сознательного опыта и имеет форму двух маленьких «колбасок», замурованных в височную кору с каждой стороны. Однако в настоящее время известно, что области, соседние к «колбаскам» гиппокампа, также нужны для эпизодической памяти. Исходя из этого мы, скорее, будем говорить о комплексе гиппокампа в целом, а не только о гиппокампе.

На самом переднем конце гиппокампа с каждой стороны находится *мнедалина, amygdala* (см. рис. 5.18). Она имеет небольшую шаровидную форму,

похожа на орех, и очень важна для таких эмоций, как страх или гнев, так же как для процессов обучения, которые затрагивают эти эмоции. В заключение упомянем *базальные ганглии* (см. рис. 5.19) — сложные структуры, имеющие форму диска и петли, находящиеся снаружи от каждой половины таламуса, а также мозжечок (или малый мозг), находящийся сверху над всей верхней частью ствола головного мозга и таламусом. Базальные ганглии включены в функции планирования и бессознательные познавательные действия. Однако новые данные связывают базальные ганглии с когнитивной деятельностью высшего порядка, такой как расшифровка грамматики, синтаксиса и языка.

Мозжечок находится позади нижележащей части ствола головного мозга. Он является сам по себе очень большой структурой. У многих млекопитающих мозжечок имеет столько же нейронов, сколько и кора, хотя с более короткими аксонами. Большинство нейронов мозжечка соединены локально в небольшие группы. Ранее мозжечок считался в основном вовлеченным в процесс контроля тонких движений, таких как движений пальцев машинистки или музыканта. Сейчас также известно, что он необходим также для когнитивных функций. В действительности функциональная томография показала, что мозжечок «подсвечен» при почти любой познавательной задаче. Причина этого еще не полностью понятна.

В заключение необходимо упомянуть некоторое количество крошечных ядер ствола головного мозга и основания переднего мозга, которые широко рассылают клеточные волокна по всему переднему мозгу. Эти нейромодулирующие ядра иногда неформально называются «брзгалками», потому что они распыляют нейромедиаторы из окончаний своих аксонов так, что эти вещества широко распространяются. Они могут содержать только несколько тысяч нейронов, но являются ключевыми для нормального функционирования мозга. Основные нарушения, характеризующиеся трепором мышц, при котором человек становится инвалидом, такие как болезнь Паркинсона, являются результатом нехватки таких нейромодуляторов. Они также контролируют суточный цикл сон-бодрствование.

Мы завершаем этот раздел описанием ретикулярной формации, расположенной в центре мозга (рис. 5.40). Это особенно увлекательная область головного мозга с точки зрения ее роли в сознательном опыте человека. Ретикулярная формация называется «ретикулярной» (т. е. похожей на сеть), так как аксоны нейронов этой системы особенно короткие, что предполагает особо тесное взаимодействие между соседними нейронами. Кроме того, она получает входящие сигналы от всех сенсорных и двигательных систем, так же как от других основных структур головного мозга. Посредством своих связей с таламусом она может посыпать и получать информацию от всех участков коры.

Что это говорит о роли ретикулярной формации в сознательном опыте? Имеются нейрофизиологические данные, что специальные системы в головном мозге могут сотрудничать и конкурировать за доступ к центральной интегративной «информационной доске». Имеется основание полагать, что расширенная ретикулярно-таламическая система (РРТС) (видимо, наиболее распространенный русский аналог — активирующая система ретикулярной формации — *Прим. перев.*) соответствует такой «информационной доске».

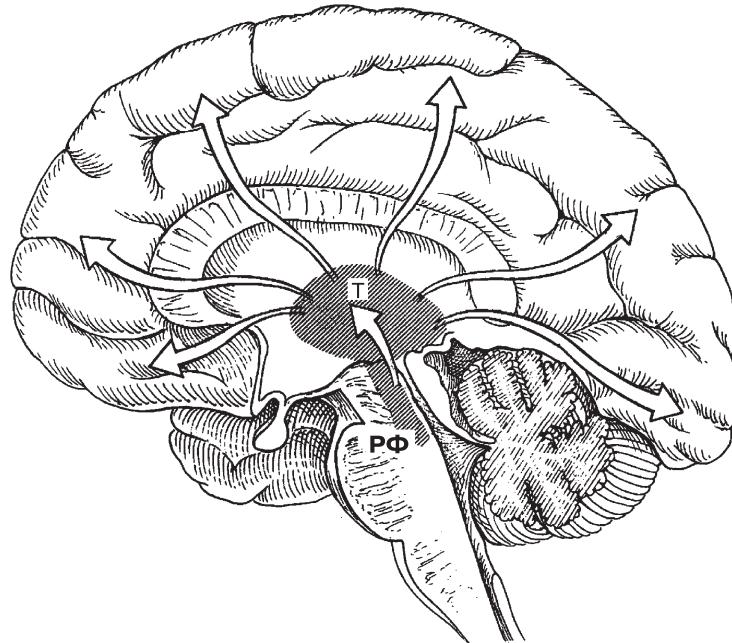


Рис. 5.40. Восходящая активирующая ретикулярная система находится в стволе головного мозга и таламусе и посыпает проекции по всей коре. Ретикулярная формация (РФ) считается необходимой для нормального бодрствующего состояния сознания. (Источник: Filley, 2002.)

Не новость, что «чувство общего» Аристотеля было предложено для обозначения области интеграции между различными чувствами. В действительности анатомы, которые исследовали ретикулярную формацию, указали на ее сходство с этим понятием у Аристотеля. Шайбель и Шайбель (Scheibel, Scheibel, 1965) писали: «Анатомические исследования Конштамма (Kohnstamm) и Куэнсела (Quensel), которые предполагали объединение некоторого числаafferентных и efferentных систем в коре ретикулярной формации, привели их к предположению, что эта область является «рецепторным центром 2», или «чувствительным центром», — общей совокупностью чувствительных нейронов осевой части ЦНС».

Более того, эти же авторы заметили, что «... центральная часть ретикулярной формации является посредником между специфическим предотвращением распространения сигналов от центра и согласованным подавлением тех сенсорных входящих сигналов, которые на время снизили свою сенсорную роль». Подобным образом, Гасто (Gastaut, 1958) описывает ретикулярную формацию ствола головного мозга как «область конвергенции..., в которой сигналы собираются перед тем, как будут перераспределены другим образом по пути в кору». Таким образом, различные по содержанию сенсорные сигналы могут подавлять друг друга, как мы и можем в действительности ожидать от входящих сигналов во всеобщее рабочее пространство. Это предполагает, что различные специализированные процессы могут конкурировать за доступ к РРТС.

Как это понятие об «информационной доске» в действительности работает на языке терминов нейронных процессов и как распространяются послания? По одной возможной гипотезе, входящий сигнал в РРТС дает одна сенсорная проекционная область коры. Если этот входящий сигнал преобладает над другими конкурирующими входящими сигналами, он становится всеобщим сообщением, который широко распространяется по другим областям мозга, включая оставшуюся часть коры головного мозга. Таким образом, один избранный входящий сигнал в РРТС усиливается и распространяется за счет других. Следовательно, РРТС лежит в основе функции «всеобщего распространения» сознания, в то время как выбранное «обрабатывающее устройство» (processor) восприятия в коре задает специфическое содержимое сознания, которое должно быть распространено.

Какова роль РРТС в сознательном мышлении? Это может быть как раз тем случаем, в котором любая деятельность коры должна инициировать «поддержку» РРТС в циркулирующем потоке информации перед тем, как она будет распространена по всему объему и станет сознательной (например, Scheibel, Scheibel, 1965; Shevrin, Dickman, 1980). Диксон (Dixon, 1971) также показал, что движущийся по кругу поток информации между ретикулярной формацией и сенсорными зонами коры головного мозга необходим перед тем, как входящий сенсорный сигнал перейдет в сознание.

Возможная роль РРТС в сознательном опыте захватывающа! Возникает интуитивное чувство, что должен иметься какой-то тип передающей (распространяющей) системы в головном мозге, которая позволяет всем формам сенсорных процессов, зрению, слуху, осязанию, сочетаться с сознательным мышлением и опытом для того, чтобы концентрироваться на некоторых входящих сигналах и подавлять другие. Ясно, что РРТС не работает отдельно от этих видов функционирования мозга. Таламус и области префронтальной коры, весьма вероятно, тесно связаны друг с другом процессами, похожими на деятельность РРТС. Тем не менее РРТС, кажется, играет ключевую роль в сознательном опыте человека.

4.0. Заключение

Попытка очень кратко описать динамическую и сложную биологическую структуру, какой является головной мозг, является действительно трудной задачей. Нашей целью в данной главе было представить вам основные структуры и области головного мозга и их функции в человеческом познании. Необходимо запомнить некоторые важные положения: мозг развивался и менялся во времени и поэтому некоторые области мозга «старше», чем другие. Кора головного мозга, или новая кора, представляет собой недавнее образование у человека, а лобная и теменная доли чрезвычайно расширили свою территорию по сравнению с нечеловекообразными приматами. В то время как имеются различные области и части головного мозга, такие как два полушария и четыре основные доли, они тесно взаимосвязаны в мозге с помощью огромной системы нервных волокон, которая объединяет полушария, доли и обеспечивает путь в подкорковые области.

Некоторые важные вопросы о структуре и функциях головного мозга остаются для нас загадкой. Почему мы наблюдаем так много фактов о двойственности мозга, например, имеющего два полушария, два таламуса, в то время

как у нас имеется только один разум? Какую роль играют зеркально отображающие друг друга области мозга в человеческом познании? В то время как некоторые «более новые» области головного мозга, такие как префронтальная кора и нижняя теменная доли, кажется, являются местоположением ассоциативной познавательной деятельности высшего порядка, также имеются некоторые древние области, такие как ретикулярная формация, которые могут играть ключевую роль в сознании. Многие области головного мозга, как новые, так и древние, объединяются и создают динамическую и интригующую биологическую структуру, которая содержит намного больше загадок для ученых, чтобы продолжить их разгадывать.

5.0. Задания и упражнения к главе 5

5.1. Контрольные задания

1. Почему иногда кору головного мозга называют «новой корой»?
2. Каковы четыре основные доли головного мозга и каковы некоторые из их главные функции в когнитивной деятельности человека?
3. Где расположена медиальная височная доля? Каковы ее основные структуры?
4. Кратко опишите роль таламуса в функционировании мозга.
5. Как связаны полушария головного мозга? Есть ли какие-нибудь различия в том, как они функционируют?
6. Что такое ретикулярная формация и какую роль она может играть в сознательном мышлении?

5.2. Графические упражнения

Покажите местоположения и названия основных опознавательных точек головного мозга, используя рис. 5.41.

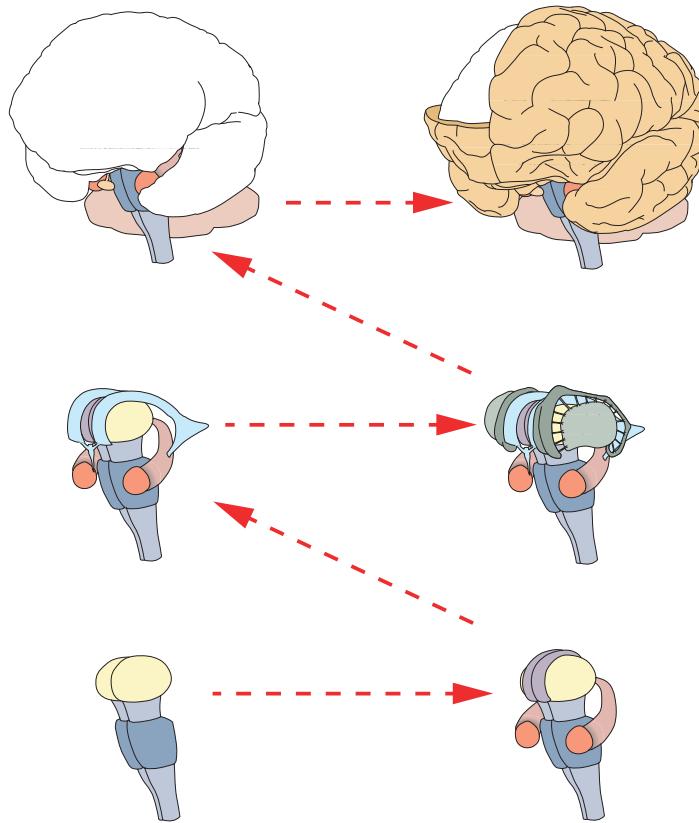
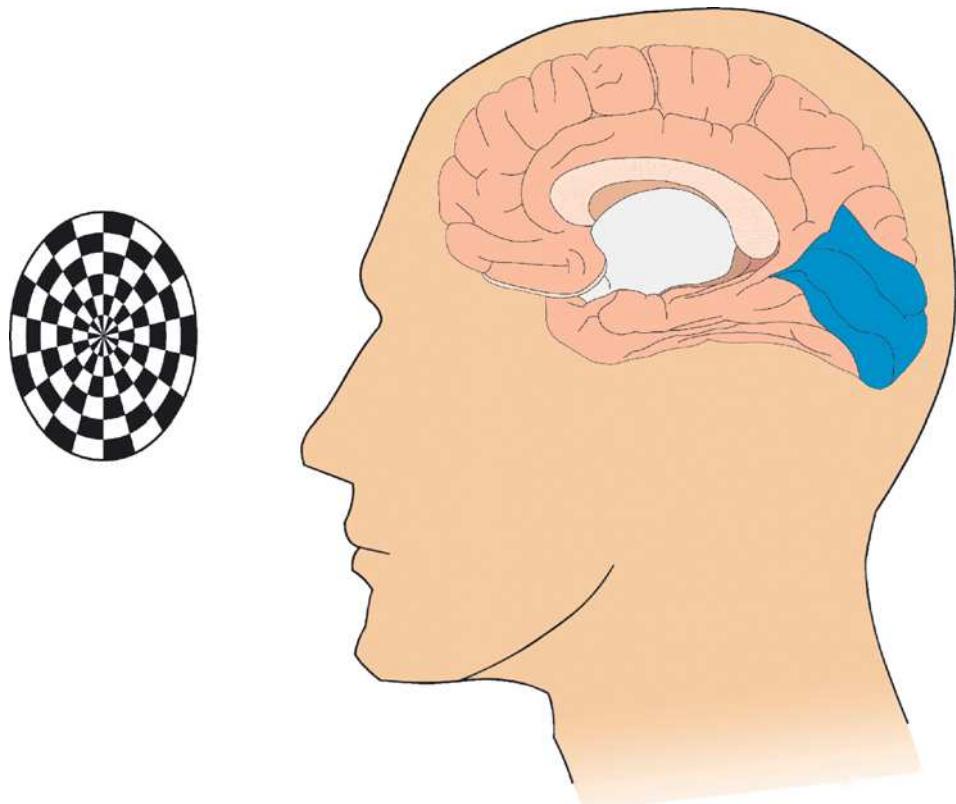


Рис. 5.41. Построение схемы головного мозга для графического упражнения

Вопрос заключается не в том, на что вы смотрите, а в том, что вы видите.
Генри Дэвид Торо



Схематический рисунок, показывающий вращающееся шахматное поле с чередующимися черными и белыми клетками, которое сильно активирует первичные зрительные поля, расположенные в затылочной доле (обозначены голубым). Вид медиальной стороны правого полушария. (Источник: Buckley, Gaffan, 2006.)

Глава 6

Зрение

Содержание

1.0. Введение	244
1.1. Тайна опыта зрительных впечатлений	244
1.2. Цель зрения: знание того, что где находится	245
1.3. Знание об объекте: восприятие характерных черт, групп и объектов	245
1.4. Знание того, где находятся объекты	248
2.0. Функциональная организация зрительной системы	248
2.1. Сетчатка	248
2.2. Латеральное коленчатое тело	252
2.3. Первичная, или стриарная, зрительная кора	254
2.4. Экстстрастиарные зрительные зоны — за пределами зоны V1	258
2.5. Поле MT	258
2.6. Центральный и дорсальный пути: знания «что» и «где»	258
2.7. Зоны, вовлеченные в распознавание объектов	262
2.8. Латеральный затылочный комплекс	262
2.9. Зона распознавания лиц	264
2.10. Парагиппокампальная область восприятия пространства	264
3.0. Теории зрительного осознания: где оно происходит?	264
3.1. Иерархическая и интерактивная теории зрения	268
4.0. Области мозга, необходимые для визуального восприятия: исследования повреждений	273
4.1. Последствия повреждений первичных зрительных зон	273
4.2. Поражения экстстрастиарной зоны — повреждения вне зоны V1	276
4.3. Повреждение центральных областей, воспринимающих предметы	277
4.4. Повреждение дорсальных областей теменной доли	282
5.0. Связь деятельности мозга и зрительного опыта	283
5.1. Восприятие со многими устойчивыми состояниями	284
5.2. Бинокулярная конкуренция: то, что вы видите, — это то, что стимулирует вас	285
5.3. Зрительное обнаружение: видели ли вы это?	288
5.4. Созидательное восприятие: видеть больше, чем доступно глазу	289
5.5. Нервные корреляции с распознаванием объектов	291
6.0. Управление зрительным осознанием	292
6.1. Транскраниальная магнитная стимулация	293
6.2. Бессознательное восприятие	296
7.0. Заключение	299
8.0. Задания и упражнения к главе 6	300

1.0. Введение

1.1. Тайна опыта зрительных впечатлений

Вспомните, когда вы последний раз стояли наверху высокой смотровой площадки, смотря вниз. Возможно, вы были на самой вершине горы и могли видеть широкое пространство горизонта, с повторяющимися вершинами гор, лесами, долинами и реками внизу; или, возможно, вы были на вершине высокого здания и наблюдали как на улицах происходил цветной суетливый водоворот движения машин и людей в час пик. Стоит остановиться на секунду, чтобы задуматься, как такие яркие и мощные впечатления могут быть простым результатом работы группы нейронов, возбуждающихся в головном мозге. Как может совместная электрическая активность миллиардов нейронов быть ответственна за все, что вы видите и чувствуете в каждый конкретный момент? Это только часть трудных, но вызывающих удивление вопросов, которые появляются, когда мы обсуждаем отношения между деятельностью мозга и субъективным зрительным восприятием.

Большинство людей интуитивно думает, что человеческое зрение работает так же как фотоаппарат (рис. 6.1 (a)). Если мы говорим о нашей повседневной деятельности, легко поверить, что мы видим весь мир в четких цветах с полным разрешением, в большинстве случаев похожим на фотографию с высоким разрешением. Однако оказывается, что это очень далеко от правды. Частично благодаря строению наших глаз (которое мы кратко повторим), наши зрительные ощущения полноцветны и высокое разрешение имеют только в центре



а



б

Рис. 6.1. Зрительный опыт. (а) Только одна из миллионов картин, которые вы можете воспринимать с помощью зрительной системы. В отличие от фотоаппарата вы в действительности «ощущаете» картинку; вы знаете, на что вы сейчас смотрите. (Фотография получена благодаря любезности сотрудников лаборатории Тонга.) (б) Другой пример способности к детализации и выделению множественных признаков вашей зрительной системы. Вы можете различать множество разных направлений, цветов и форм. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

картины, на которую мы смотрим. В это трудно поверить, так как вы сейчас бросаете быстрые взгляды по всей комнате и иллюзия того, что вы ощущаете полную зрительную картину в полном цвете и четкости изображения, кажется убедительной. Однако если вы зафиксируете свой взгляд на определенной точке пространства, например на уголке подоконника или этом слове на странице, и попросите кого-нибудь показать вам несколько пальцев на краю поля зрения, вы обнаружите, что, не двигая глазами, невероятно трудно будет посчитать количество пальцев, которые вам показывают. Также вы можете заметить, что цвета по вашим ощущениям кажутся немного тусклее, чем в реальности.

Имеется несколько причин, почему имеет смысл ограничить зрение с высоким разрешением только небольшой частью нашего зрительного поля: это только один из многих методов, которые использует головной мозг, чтобы помочь представить специфические особенности и объекты, которые мы видим, наиболее эффективным и действенным путем из всех возможных. Это доказательство способности мозга представлять внешний мир без резких переходов, так что мы обычно не обращаем внимания на этот поразительный факт.

1.2. Цель зрения: знание того, что где находится

Для большинства людей зрение может быть наиболее важным из пяти чувств для ориентирования в повседневной жизни и для работы. Какова цель зрения? Дэвид Марр, ученый, занимающийся первичным зрительным восприятием, и компьютерный эксперт, сделал обманчиво простое замечание, что целью зрения является «*знать, где что находится*». Например, если вы идете или едете в университет, чтобы найти аудиторию в новом здании, важно знать: *где находятся другие машины и пешеходы, светофор горит красным или зеленым, куда поедет та машина, как быстро она приближается, должен ли я повернуть за этот угол улицы, это ли здание я ищу?*

Принимая во внимание цель зрения, начинаем понимать, что зрительное восприятие намного сложнее, чем простое фотографирование цифровым фотоаппаратом (рис. 6.1 (a)). Цифровой фотоаппарат может зафиксировать картинку, перенесенную из окружающей обстановки, и сохранить ее в виде наборов пикселей. Однако в действительности фотоаппарат ничего не делает с этим изображением и не имеет никакого «знания» о том, что сохранено в фотографии, а также о том, какие объекты запечатлены или где они находятся. Самый простой путь выяснить, что изображено на фотографии — взглянуть на нее и объяснить ее с помощью своего мозга. Зрительное восприятие — это то, что происходит *после* того, как картинка достигнет глаз: изображение формирует структуру распространения возбуждения совокупности рецепторов глаза, а детализированная структура анализируется зрительными центрами мозга, выявляя посредством этого, что где находится.

1.3. Знание об объекте: восприятие характерных черт, групп и объектов

Каким образом мозг устанавливает, как что-то является чем-то? Изучение зрительного восприятия человека и неврология наводят на мысль, что имеется много уровней восприятия. Выявлено, что на наиболее фундаментальном уровне человеческий мозг обрабатывает основные *зрительные характеристики*

ки, такие как *цвет, ориентация, движение, детализация поверхности* (текстура) и *стереоскопическая глубина*. Например, при взгляде на фотографию цветка, показанного на рис. 6.1 (б), мы можем различить, что центр цветка желтый, лист, находящийся прямо под ним, зеленый, а каждый из двух стеблей находится под разным углом. Мы очень хорошо воспринимаем малейшую разницу в ориентации ($1\text{--}2^\circ$ угла наклона), неуловимые различия в цвете (например, красный цвет у розы и красный цвет у клубники) и очень слабые следы движения.

Как мы увидим в следующем разделе, большинство нейронов в первичных зрительных полях мозга точно настроены на восприятие специфических особенностей: некоторые могут очень сильно реагировать на линию, нарисованную под определенным углом, другие — на определенный цвет или на определенное направление движения. Эти нейроны отвечают за очень небольшие области зрительного поля (т. е. вашего поля зрения в данный момент), которые колеблются от такой небольшой величины, как 1° , до таких, как несколько градусов угла зрения. (Для сравнения, если вы держите свой большой палец на расстоянии вытянутой руки, его ширина составит, вероятно, около 2° угла зрения (O’Shea, 1991).) (Диаметр Луны, когда на нее смотрят с Земли, составляет около $0,5^\circ$.)

Если деятельность каждого из этих нейронов формирует представление только о небольшой части зрительного поля (например, содержит ли маленькое пятно зрительного поля вертикальную или горизонтальную линию, красная она или синяя, находится в движении или представляет собой что-то неподвижное), то каким образом мозг способен объединять информацию, полученную от многих нейронов? Так или иначе мозг способен объединить эти основные элементы особенностей объектов в упорядоченные группы восприятия. Гештальт-психологи предполагали, что восприятие не может быть понято путем простого изучения основных элементов восприятия (Wertheimer, 1912; Koffka, 1935). Немецкое слово *гештальт* трудно перевести однозначно, оно выражает идею, что *целое больше, чем сумма его частей*. Психологи предлагали ввести *гештальт-законы организации восприятия*, такие как законы *схожести, близости, подходящего продолжения, общей судьбы* и т. д. (рис. 6.2). Суть законов в том, что элементы, более схожие по цвету или форме, будут более вероятно восприниматься как группа. Подобным образом, если элементы в группе расположены так, что наименьшие промежутки между ними находятся в рядах или столбцах, это определит, будут элементы восприниматься как ряды или как столбцы.

Почему группирование так важно в восприятии? Оно помогает нам понять, какие характерные особенности принадлежат возможному объекту, и помогает нам отличить объект от фона. Представьте, например, что вы видите золотистого ретривера, лежащего в густой траве. Группирование по схожести может помочь нам увидеть, что собака отделена от травы, а виляющий рядом хвост может быть распознан как часть собаки, даже если виден только кончик хвоста. Если собака побежит к кусту, яростно лая, то кот, который спрятался за кустом, может быть незамечен до тех пор, пока не начнет двигаться. Но так как движение кота приводит к группированию по общей схеме, это может вызвать ясное впечатление о завершенной форме животного, а не о частицах и фрагментах шкуры, разделенной ветками и листьями.

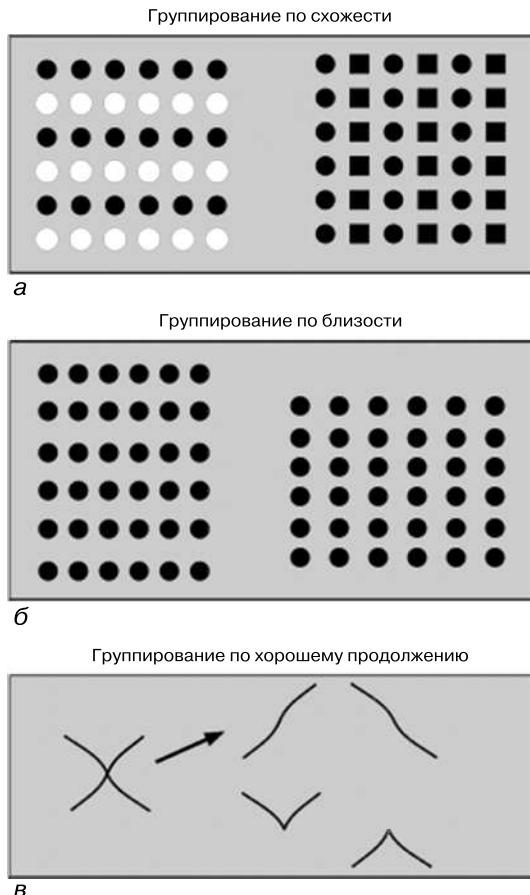


Рис. 6.2. Гештальт-организация.
(а) Группирование по схожести: белые точки объединяются с другими белыми точками. Справа квадраты объединяются с квадратами. Объекты со схожими особенностями мы стремимся сгруппировать вместе. **(б)** Здесь, несмотря на то что все объекты — круги, благодаря их сгруппированному месторасположению или близости друг к другу мы воспринимаем их как две отдельные группы точек. **(в)** Группирование путем хорошего продолжения. Слева мы воспринимаем один объект. Справа нарисованы точно такие же линии, но они разделены так, что нет продолжения целого объекта. Во всех этих случаях совокупность объектов образует группы или более обширные глобальные объекты, которые являются большим, нежели простая сумма частей. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

В конце концов мы можем постигать форму объектов как целого и сопоставлять это представление о форме тем объектам, которые мы знали по предшествующему опыту. Для восприятия объекта мозг должен пройти через многие стадии обработки визуальной информации: от обработки характерных элементов объекта и сборки элементов вместе в связанные группы до вычисления, как эти элементы образуют согласованную и организованную форму. Это восприятие формы объекта должно затем быть сопоставлено с соответствующим представлением об объекте, сохраненным до этого в памяти. При условии, что имеются тысячи объектов и то двумерное изображение любого объекта, которое проецируется на заднюю часть глазного яблока, может отличаться в зависимости от изменения точек наблюдения, освещения и условий видимости, задача узнавания объектов становится особенно проблематичной. Каким-то образом головной мозг должен обобщать устойчивые или неизменные свойства объекта и одновременно игнорировать все кажущиеся особенности, по которым может различаться двумерное изображение объекта.

Позже в этой главе мы обсудим, как мозг обрабатывает различные типы характерных черт и объектов, воспринимаемых визуально.

1.4. Знание того, где находятся объекты

Как мы понимаем, где расположены объекты во внешнем мире? Когда мы смотрим на мир вокруг нас, картина, которая отпечатывается на задней поверхности наших глаз, будет по существу двумерной, подобной изображению, которое мы получили бы с помощью фотоаппарата. Эта двумерная карта мира, созданная в глазах, сохраняется в первичной зрительной области коры головного мозга, которая вырабатывает схему того, где объекты расположены относительно центра взгляда. Головной мозг также может разгадать потерянное третье измерение и вычислить, как далеко объекты находятся в пространстве. В то время как области первичной зрительной коры представляют положение объектов относительно центра взгляда, вероятно, другие участки головного мозга (в теменной, височной или лобной доле) представляют положение объектов более обобщенным (менее относящимся к зрению) образом: по отношению к положению тела человека или относительно окружающего пространства в общем.

2.0. Функциональная организация зрительной системы

Когда свет, пришедший от объекта, достигает наших глаз, он запускает каскад событий в нервной системе: зрительный образ преобразуется в нервные импульсы, которые перемещаются по зрительной системе от одного участка головного мозга до другого. На протяжении серии процессов, происходящих в нейронах во многих участках головного мозга, деятельность этих нейронов в многочисленных областях мозга каким-то образом приводит к зрительным ощущениям, распознаванию объекта и многочисленных особенностей его составных частей. Давайте проследим последовательность событий, чтобы понять, как головной мозг обрабатывает зрительную информацию на каждом уровне зрительного процесса. Это поможет нам определить, какой вклад различные зрительные области мозга вносят в зрительное восприятие.

2.1. Сетчатка

Существуют два типа фоторецепторов: *колбочки* и *палочки* (рис. 6.3). Колбочки избирательно реагируют на цвет, менее чувствительны к тусклому свету, чем палочки, и важны для детального цветового зрения при дневном свете. Каждая колбочка содержит один из трех видов *фотопигментов* — специализированных белков, чувствительных к различным длинам волн света. Эти длины волн приблизительно соответствуют нашей способности различать красный, зеленый и синий цвета. Когда свет попадает на молекулу фотопигмента, энергия света поглощается, и молекула затем преобразует свою форму таким образом, что в этом фоторецепторном нейроне изменяется движение электрического тока. Колбочки плотно упакованы в *желтом пятне* (макуле), центральной части сетчатки, которое мы используем при прямом взгляде на объекты, чтобы получить представление об их мельчайших деталях. На периферии колбочки более рассредоточены и рассеяны, это является причиной того, что объекты по периферии зрения кажутся более расплывчатыми, а их цвет менее ярким.

Палочки содержат другой фотопигмент, который намного чувствительнее к низкому уровню освещенности. Палочки важны для *ночного зрения*, наша

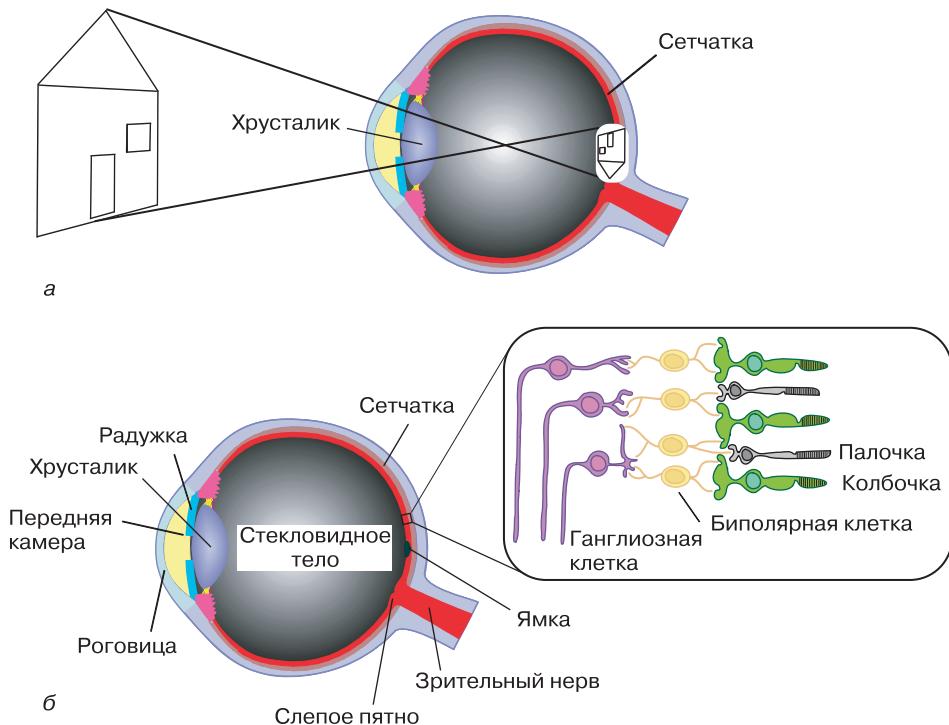


Рис. 6.3. Глаз. (а) Рисунок, показывающий, как объекты окружающего мира физически отображаются на задней стенке глаза — сетчатке. (б) Глаз и поперечное сечение сетчатки. Показаны как колбочки, так и палочки. Они реагируют на разные виды света. Нервные импульсы попадают через биполярные клетки на ганглиозные клетки. Аксоны ганглиозных клеток выводят информацию от нейронов по направлению от глаза назад, к коре головного мозга. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

способность видеть зависит от палочек, позволяющих нашим глазам адаптироваться к темноте (*темновая адаптация*). Интересно, что в желтом пятне нет палочек, а только колбочки, доля палочек увеличивается по направлению к периферии. Вот почему вы, возможно, замечали, глядя на ночное небо, что очень тусклую звезду легче увидеть, если смотреть немного вбок.

Сигналы от фоторецепторов обрабатываются совокупностью промежуточных нейронов: *биполярными клетками*, *горизонтальными клетками* и *амакриновыми клетками*, затем они достигают *ганглиозных клеток*, конечного уровня обработки в сетчатке перед тем, как сигнал покинет глаз. Фактически клеточные тела ганглиозных клеток находятся в сетчатке, но эти клетки имеют длинные аксоны, которые покидают сетчатку в *слепом пятне*, образуя *зрительный тракт*. Каждая ганглиозная клетка получает возбуждающие сигналы от группы палочек и колбочек: эта квинтэссенция информации образует *рецептивное поле*, понятие, к которому мы вскоре вернемся. Ганглиозные клетки в желтом пятне получают информацию только от небольшого числа колбочек, в то время как ганглиозные клетки на периферии получают входящие сигналы от большого количества палочек (иногда тысяч). Такое количество палочек формирует

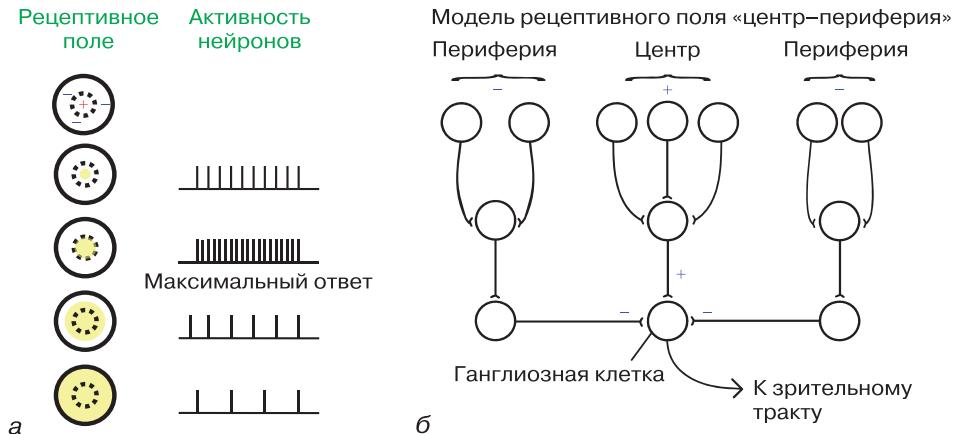


Рис. 6.4. Рецептивные поля, организованные по принципу «центр–периферия». (а) Схематический пример ответа клеток, организованного по принципу «центр–периферия», на пятна света, различные по размерам. Заметьте, что наибольший пиковый ответ (показанный линиями справа) имеется для центрального светового пятна среднего размера. Пятно света должно быть точно соответствующего размера, чтобы получить максимальный исходящий сигнал данного конкретного нейрона. (б) Модель того, как может быть организовано receptiveное поле по принципу «центр–периферия» путем совместной работы и конкуренции между различными соединенными друг с другом нейронами в сетчатке. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

суммарный входящий сигнал на единственную ганглиозную клетку, если хотя бы одна из таких палочек была активирована фотонами света, эта активация может возбудить ганглиозную клетку, что повышает вероятность возможности заметить тусклый рассеянный свет. Однако такое увеличение в чувствительности к тусклому свету достигается за счет более слабого разрешения: палочки обеспечивают большую чувствительность, но также более расплывчатое изображение, чем резкая картина при дневном свете, которую дает зрение с помощью колбочек.

Ганглиозные клетки сетчатки получают как возбуждающие, так и тормозные входящие сигналы от bipolarных нейронов, и пространственное расположение этих входящих сигналов определяет *рекептивное поле* клетки (рис. 6.4 (а)). Рецептивное поле нейрона относится к части зрительного поля, которая может активировать или сильно тормозить ответ этой клетки. Ганглиозные клетки сетчатки имеют receptiveные поля, организованные по принципу «центр–периферия». Например, receptiveное поле клетки с *on-центром* (зоной включения) и *off-периферией* (зоной выключения) будет сильно реагировать, если пятно света будет находиться в центре receptiveного поля. Если пятно света увеличивается, ответ будет усиливаться, пока свет не начнет выходить за пределы области *on-центра*. После этого ответ ганглиозной клетки начинает ослабевать по мере того, как пятно света становится шире и стимулирует все больше и больше окружающей центр *off*-зоны. (Рецептивное поле клетки с *off-центром* и



а



б

Рис. 6.5. Границы содержат больше всего информации. Пример того, как наибольшая часть информации на фотографии содержится в границах объектов. Фотография слева — исходная, рисунок справа содержит только информацию о границах, он получен с помощью специального компьютерного алгоритма. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

он-периферий будет больше всего реагировать на темное пятно, находящееся в центре рецептивного поля.)

Как можно понять поведение ганглиозных клеток сетчатки? Основной идея является принцип *латерального торможения* (Kuffler, 1953). Латеральное торможение означает, что активность нейрона может быть заторможена входящими сигналами, приходящими от нейронов, которые отвечают за соседние области зрительного поля. Например, ганглиозные клетки на рис. 6.4 (б) получают возбуждающие сигналы от клеток, соответствующих области on-центра, а тормозные сигналы из области off-зоны. Силы этих возбуждающих и тормозных сигналов обычно уравновешены таким образом, что, если свет как на on-, так и на off-зонах одинаков, нейрон не будет реагировать на это равномерное освещение.

Почему рецептивные поля, организованные по принципу «центр–периферия», и латеральное торможение так важны? Латеральное торможение необходимо для усиления представительства нейронов *краев* (периферии), области изображения, где интенсивность света резко изменяется. Эти внезапные изменения служат признаком наличия возможных контуров, структур, теней или объектов в любой видимой обстановке, в то время как однородные части картины не особенно информативны или интересны. На рис. 6.5 изображена лиса в исходном виде и после того, как компьютер отфильтровал только границы (правая картинка) так, что области, выделенные черным, показывают, в каком месте ганглиозные клетки наиболее сильно реагировали бы на изображение. Латеральное торможение также приводит к более эффективному представительству границ на уровне нейронов, потому что будут сильно возбуждены только нейроны, соответствующие именно границам стимулов; другие нейроны, чьи рецептивные поля располагаются в неизменных условиях, не будут активироваться. Так как при возбуждении нейроны расходуют большое количество *метаболической энергии*, это намного эффективнее. Таков пример *эффективного нейронного кодирования*: быть активными в любой момент времени требуется

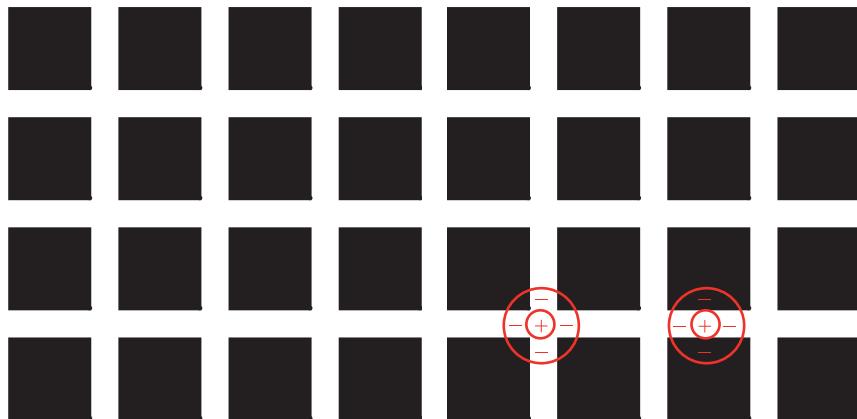


Рис. 6.6. Иллюзия «решетки Германна». Взглядите внимательно на совокупность черных квадратов на рисунке. Замечаете ли вы что-то необычное? Создалось ли у вас впечатление, что вы видите маленькие темные круги между черными квадратами на их периферии? Не беспокойтесь, это вполне обычно. Это прекрасный пример работы рецептивных полей и латерального торможения (Hermann, 1870). Возможные рецептивные поля показаны в правой части таблицы из квадратов. Рецептивное поле, которое находится между углами четырех черных квадратов, будет получать больше тормозящих сигналов из своей периферии, которая стимулируется белыми частями решетки, чем рецептивное поле, которое находится только между двумя темными квадратами. В результате нейроны с рецептивными полями, расположенными между четырьмя темными квадратами, будут более слабо возбуждены, что приводит к ощущению небольших темных пятен в этих местах пересечения. В желтом пятне рецептивные поля настолько более малы, что эта иллюзия будет ощущаться только на периферии зрения. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

только небольшому количеству нейронов, чтобы представить детальный зрительный стимул.

Латеральное торможение также помогает обеспечивать похожие ответы головного мозга на объект или видимую обстановку как в тусклый серый день, так и в яркий. Изменения в абсолютном уровне яркости совсем немного повлияют на структуру активности на сетчатке: наибольшее значение имеет только относительная яркость. И, наконец, латеральное торможение на многочисленных уровнях обработки зрительной информации, включающих сетчатку, латеральные коленчатые тела (ЛКТ) и зрительную кору, может привести к интересным зрительным иллюзиям, таким как иллюзия «решетки Германна» (рис. 6.6).

2.2. Латеральное коленчатое тело

От глаза ганглиозные клетки сетчатки посыпают свои аксоны к структуре в таламусе, которая называется *латеральное коленчатое тело* (ЛКТ). В частности, левая половина каждой сетчатки проецируется на левое ЛКТ, правая половина сетчатки — на правое ЛКТ. Чтобы это произошло, входящие сигналы от носовой порции каждой сетчатки должны перекрециваться в месте зрительно-

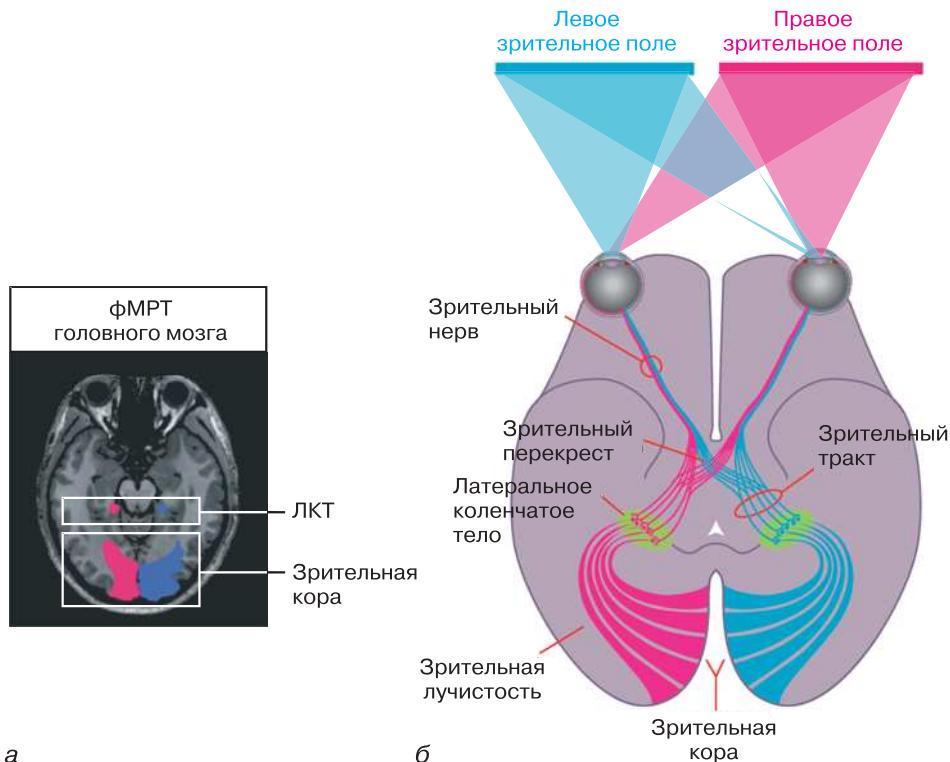


Рис. 6.7. Зрительный путь от сетчатки к коре. (а) Пример среза мозга, полученного методом функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ), показывающий латеральное коленчатое тело (ЛКТ) и первичную зрительную область на задней стороне мозга (затылочную кору). Два различных цвета отмечают два больших полушария головного мозга. (б) Схематический рисунок, показывающий зрительные пути от сетчатки глаза до первичной зрительной коры на задней стороне мозга. Здесь вы можете увидеть, что информация от нейронов с носовой или с внутренней стороной глаз пересекается в месте зрительного перекреста и потом обрабатывается на противоположной (контралатеральной) стороне мозга. Левое зрительное поле, окрашенное голубым, обрабатывается правой зрительной корой (также окрашена голубым). ЛКТ, выделенное зеленым, передает зрительную информацию к первичным зрительным областям коры головного мозга. (Источник: Squire et al., 2003.)

го перекреста и идти к противоположному ЛКТ (рис. 6.7). В результате левое ЛКТ получает входящие сигналы от правого зрительного поля, а правое ЛКТ получает входящие сигналы от левого зрительного поля, так что каждое ЛКТ служит представителем *контралатерального* (противоположного) зрительного поля. Заметьте, что входящие сигналы от каждого глаза идут к отдельным слоям ЛКТ, которые служат для представительства только одного глаза (моно-кулярны), поэтому сигналы от двух глаз идут отдельно до тех пор, пока не достигнут *первичной зрительной коры*, в которой эти сигналы объединяются.

На что похожи рецептивные поля ЛКТ? Они имеют ту же форму и основные свойства, что и ганглиозные клетки сетчатки с рецептивными полями, организованными по принципу «центр–периферия». Таламус часто считается промежуточной остановкой для сигналов, которые в конце концов должны достичь коры головного мозга, в которой нейроны начинают реагировать уже совсем по-разному.

Итак, как же будут отвечать нейроны ЛКТ или ганглиозных клеток сетчатки на обычный контур дома, показанный на рис. 6.10? Клетки с рецептивным полем с оп-центром, располагающиеся на любом из контуров дома, будут сильно возбуждены. Заметьте, что эти клетки возбудятся одинаково сильно как для вертикальных, так и для горизонтальных и наклонных линий. Несмотря на то что небольшая часть периферической зоны с тормозящими сигналами также будет стимулироваться этими линиями, в целом будут возбуждаться все области оп-центров, что обусловит более сильную, чем торможение, активацию и в результате приведет к постоянному уровню возбуждения.

2.3. Первичная, или стриарная, зрительная кора

От ЛКТ нейроны посыпают свои импульсы в первичную зрительную кору, иногда называемую V1, потому что эта зона является первой зрительной областью коры. V1 часто называют «стриарной» корой, потому что на срезах она имеет явно полосатый (от лат. *striatus* — полосатый) вид. Около 90% выходящих из сетчатки сигналов достигают сначала ЛКТ, а затем идут далее до V1. Левое ЛКТ посыпает сигналы к V1 в левом полушарии, правое ЛКТ — к правой V1 (рис. 6.7). В V1 все еще сохраняется пространственное расположение входящих сигналов от сетчатки. Левая V1 получает через таламус упорядоченный ряд сигналов от левых половин обеих сетчаток. Часть зрительного поля от центральной ямки представлена в задней части затылочной доли около затылочного полюса, а более близкие к периферии части зрительного поля представлены ближе к передней части. Левая V1, таким образом, содержит *ретинотопическую карту* правого зрительного поля в целом, в то время как правая V1 содержит карту целого левого зрительного поля. Эта ретинотопическая организация преобладает в первичных зрительных зонах (от V1 до V4), где нейроны имеют небольшие рецептивные поля, но становится более слабо выраженной и менее упорядоченной в высших зрительных зонах вне затылочной доли.

Нейроны в V1 чувствительны к целой совокупности зрительных особенностей, не обнаруживаемых в ЛКТ. Одной из наиболее важных зрительных характеристик является *ориентация* (Hubel, Wiesel, 1962, 1968). Некоторые нейроны V1 сильнее реагируют на вертикальные линии, другие на линии под углом в 20°, другие на горизонтальные линии и так далее. Каким образом эти нейроны приобретают новые свойства или рецептивные поля? На рис. 6.8 представлена модель избирательности нейронов V1 к ориентации. Если нейрон V1 получает возбуждающий входящий сигнал от трех нейронов ЛКТ с выстроенным в линию рецептивными полями, организованными по принципу «центр–периферия», то в этом случае нейрон V1 будет наиболее сильно отвечать на соответствующе расположенную линию. Например, если представлена вертикальная полоска, нейрон, показанный на рисунке, будет наиболее сильно реагировать, потому что будет стимулироваться вся возбуждающая зона, в то время как тормозящая зона периферии не будет возбуждаться. Если полоска как-то отклоня-

Рецептивные поля
на сетчатке

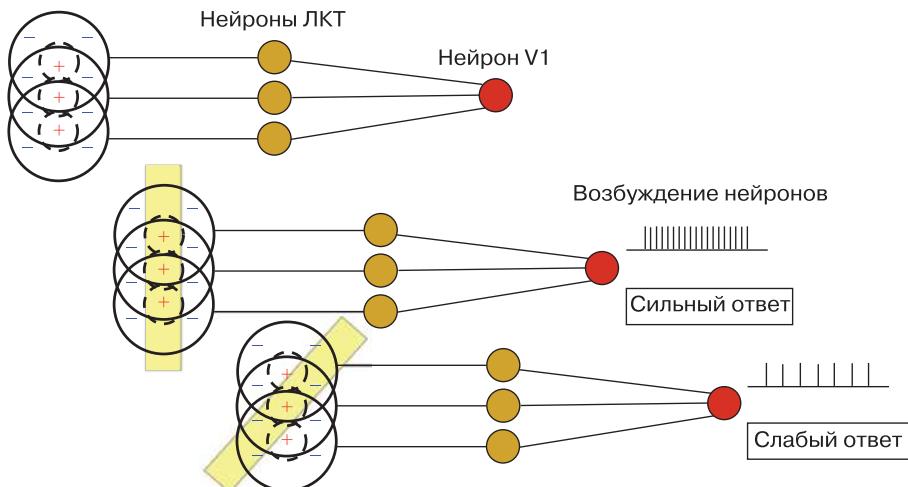


Рис. 6.8. Избирательность V1 к ориентации объекта. Пример того, как совокупность рецептивных полей, организованных по принципу «центр–периферия», может привести к избирательности в работе нейронов V1. Перекрывающиеся круги слева показывают рецептивные поля, работающие по принципу «центр–периферия». Если полоска света расположена вертикально, она активирует все центральные (+) каждого рецептивного поля. Если ее расположение изменяется (полоска становится наклонной), возбуждается меньшее количество центров и большее число периферийных зон, в результате чего получается более слабый нейронный ответ (меньшее количество пиков на графике). Таким образом вертикальная полоса вызывает больший ответ нейронов, а когда стимул повернут, величина ответа V1 уменьшается. Это составляет избирательность по ориентации, которая наблюдается только в коре. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

ется от горизонтали, нейрон будет отвечать слабее, потому что теперь будет возбуждаться часть периферического окружения, а часть возбуждающего центра не будет. В конце концов, при горизонтальной полосе нейрон не будет вообще возбуждаться, так как равные пропорции зон, которые получают стимуляцию, в центре и на периферии приводят к равновесию в силе входящих возбуждающих и входящих тормозящих сигналов. Такая форма рецептивных полей, организованных по принципу «центр–периферия», может объяснить избирательность к ориентации у нейронов V1.

Нейроны V1 кроме ориентации также чувствительны ко многим другим зрительным особенностям (Hubel, Wiesel, 1998). Некоторые нейроны сильнее отвечают на определенное направление движения, такое как движение вперед, влево или вниз. Другие нейроны более чувствительны к определенным цветам или различиям в цвете (например, красный в отличие от зеленого, желтый — от синего), хотя некоторые основные типы чувствительных к цвету нейронов можно также найти в сетчатке и ЛКТ. В заключение скажем, что некоторые нейроны наиболее сильно отвечают на определенные бинокулярные расхождения (бинокулярную диспарантиность) (Barleo *et al.*, 1967; Cumming, 2002), которые относятся к степени совмещения между изображениями в двух глазах. Именно

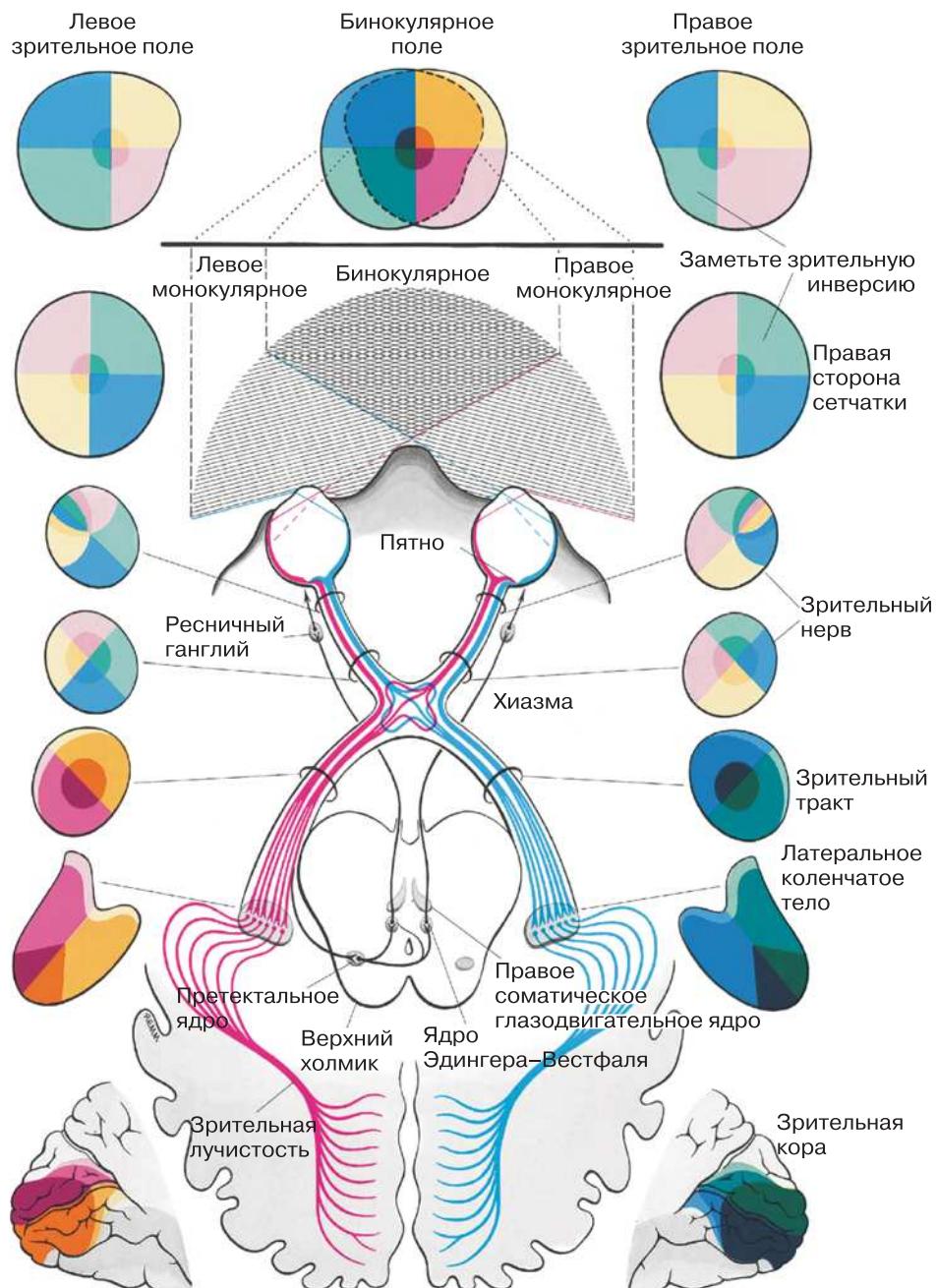


Рис. 6.9. Пути зрительной системы от глаза к V1. Схематический рисунок путей binocularного зрения, показывающий зрительные входящие сигналы от левого и правого зрительных полей (*вверху*), проходящие через зрительный нерв и зрительный тракт (*в центре*), далее через ЛКТ и вход в кору (*внизу*). (Источник: Standring, 2005.)

небольшие сдвиги между изображениями в обоих глазах позволяют нам получить стереоскопическую глубину, когда мы смотрим на объекты обоими открытыми глазами. (Попробуйте закрыть один глаз, вытянув руки на полную длину, и попытайтесь быстро переместить ваши два указательных пальца так, чтобы они встретили друг друга. А теперь опять попытайтесь это сделать, открыв оба глаза. Если вы имеете нормальное бинокулярное зрение, сделать это должно быть намного легче, когда оба глаза открыты, потому что вы можете лучше оценивать расстояние до ваших двух пальцев.) На рис. 6.9 представлено схематическое отображение путей в бинокулярной зрительной системе.

Каким же образом нейроны V1 отвечают на контур домика? Нейрон V1, соответствующий линиям с наклоном 45° и имеющий расположение рецептивного поля вдоль крыши, может сильно возбуждаться на наклонную крышу. Нейрон V1, который сильнее возбуждается на вертикали, поможет подать сигнал о наличии вертикальной стены, а горизонтальный нейрон будет отвечать на потолок или пол дома. В этом смысле можно легко видеть, что нейроны V1 делают намного больше, чем отвечают на простые точки света, как делает ЛКТ. Нейроны V1 обеспечивают *нейронное отображение* ориентации зрительных признаков, которое составляет контуры и формы объектов. На рис. 6.10 дано

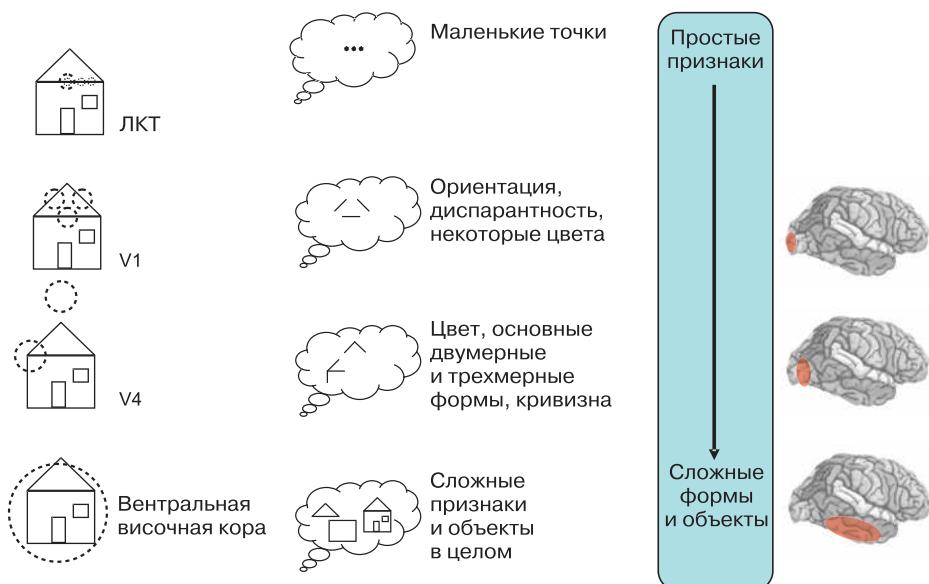


Рис. 6.10. Иерархия обработки зрительных сигналов. Демонстрация иерархических свойств ответа зрительной системы на простые и сложные стимулы. В левой колонке показаны стимулы от дома, а что собой представляют рецептивные поля каждой зрительной области, мы увидим в облачках. В каждой визуальной зоне увеличиваются не только размеры рецептивного поля, но и сложность форм, на которые они отвечают. Правая колонка показывает оценку того, где находится в мозге каждая из зон. Вы можете видеть, что первичные зрительные зоны отвечают за простые особенности, в то время как при движении по направлению обработки информации, зоны отвечают за все более сложные формы и объекты. Это твердо установленное основное направление работы зрительной системы. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

заключение по иерархии обработки зрительной информации. От ЛКТ, V1, V4 до вентральной височной коры вы можете видеть, что нейроны от одной области к другой постепенно отвечают на все более сложные стимулы.

Итак, подведем итог: V1 важна при анализе зрительных особенностей на тонком уровне детализации. Эти нейроны имеют маленькие рецептивные поля, которые чувствительны к ориентации, цвету, движению или бинокулярной диспарантности. После того как зрительные сигналы проанализированы в V1, они посылаются в высшие зрительные зоны для дальнейшей обработки.

2.4. Экстраприарные зрительные зоны — за пределами зоны V1

V1 посылает *прямые положительные* сигналы ко многим высшим зрительным зонам, среди которых такие поля, как V2, V3, V4 и *чувствительное к движению поле MT* (рис. 6.11) (Felleman, Van Essen, 1991). Поле V4 известно тем, что особенно важно для *восприятия цвета* (Zeki, 1977), а некоторые нейроны этого поля хорошо отвечают на более сложные признаки или комбинации признаков (Pasupathy, Connor, 2002). Например, некоторые нейроны V4 чувствительны к изгибам или к двум линиям, встречающимся под определенным углом. Эти нейроны могут сигнализировать о присутствии или кривого контура, или угла. В нашем примере о доме нейрон V4 мог наиболее сильно возбуждаться при пересечении двух линий, которые образуют вершину крыши или другой угол дома.

Каким образом в дальнейшем эти разные детали и части дома, которые представлены простым расположением линий и углов, в конце концов предстают перед нами как целый объект? Поле V4 посылает много исходящих сигналов в высшие зрительные зоны по *центральному зрительному пути*, который важен для узнавания объектов (Ungerleider, Mishkin, 1982). Передняя часть центрального зрительного пути состоит из вентральной височной коры, которая особенно важна для узнавания объектов.

2.5. Поле MT

Средняя височная область — ее обычно называют поле MT (middle-temporal) (см. рис. 6.11) — важна для восприятия движения. Почти все нейроны поля MT селективны по направлению: они выборочно отвечают на определенный ряд направлений движения и не отвечают на направления за пределами этого ряда (Zeki, 1974; Albright, 1984). Более того, некоторые из этих нейронов хорошо возбуждаются на структуру движения (Albright, 1992), что означает, что эти нейроны могут объединять много различных направлений движения и вычислять, каким может быть общее направление объекта. Как мы увидим, активность этой области, вероятно, тесно связана с восприятием движений, и при нарушении активности этой зоны восприятие движений может быть серьезно нарушено.

2.6. Центральный и дорсальный пути: знания «что» и «где»

Проекции от V1 к высшим зонам коры головного мозга можно приблизительно разделить по двум основным параллельным путям: *центральный путь*, ведущий от V1 к *височной доле*, который важен для представления того, «чем» являются объекты, и *дорсальный путь*, идущий от V1 к *теменной доле*, который важен для представления того, «где» расположены объекты (рис. 6.12).

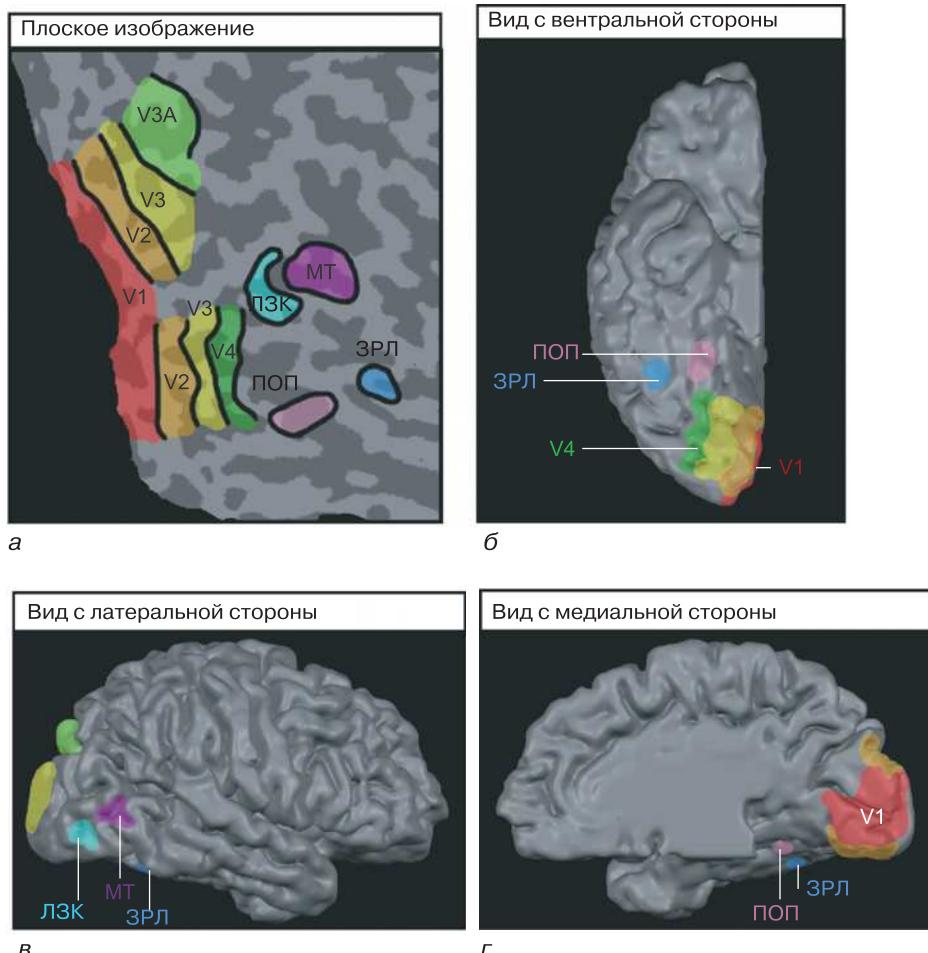


Рис. 6.11. Зрительные зоны мозга. Функционально различающиеся зрительные области человеческого мозга, показанные на реконструкциях со сканированных изображений анатомических структур головного мозга. (а) Уплощенное изображение коры зрительной системы человека. Уплощенная карта была создана путем развертывания извилистой поверхности коры головного мозга, включая разрез через шпорную борозду, которая разделяет поле V1 на дорсальную и вентральную половины, а также уплощении поверхности коры, используя компьютерные методы. Это позволяет показать все зрительные поля одного полушария, включая части, погруженные в борозды, на одном изображении. На верхней половине представлена дорсальная часть зрительных полей V1, V2, V3, а также V3a. Нижняя половина показывает вентральные части зрительных полей V1, V2, V3 и V4, а также парагиппокампальную область восприятия пространства (ПОП) и зону распознавания лиц (ЗРЛ). Так же показаны области латерального затылочного комплекса (ЛЗК) и МТ. (б) Вид с вентральной стороны одного полушария, позволяющий увидеть местоположение этих областей в коре. (в) Вид с латеральной стороны того же полушария, показывающий позиции других зрительных полей. (г) Вид с медиальной стороны этого полушария, в основном открывающий V1. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

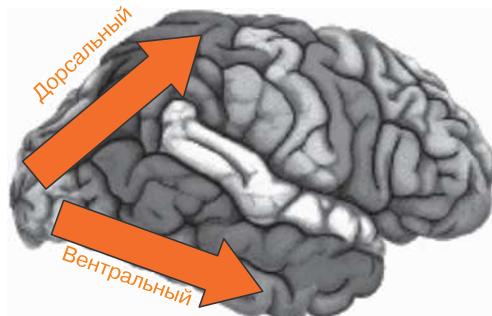


Рис. 6.12. Пути «что» и «где». Путь «где» обычно называется дорсальным путем, потому что он включает дорсальные зоны, такие как МТ, и теменную кору, которая расположена на верхней поверхности мозга. Путь «что» включает центральные зоны, такие как V4, ЛЗК и НВК (нижнюю височную кору, ИТ), поэтому он известен как вентральный путь обработки информации. Эти два пути — прекрасный способ представить наглядно поток различной корковой информации. (Источник: Spuire et al., 2003.)

Эти различия между вентральным и дорсальным путями, иногда упоминаемыми как пути «что» и «где» соответственно, являются важным организационным принципом зрительной системы, предложенным Ангерлейдером и Мишкиным (Ungerleider, Mishkin, 1982) (рис. 6.13).

Доказательствами этого разграничения служат открытия об анатомических связях между зрительными зонами в этих двух путях, особенности ответов зрительных зон каждого из путей и виды нарушения зрения в результате поражения в теменной или височной доле.

В дорсальном пути сигналы от V1 идут в дорсальные зоны экстрастриарной коры, такие как МТ или V3A, которые затем посылают основные отростки во многие области теменной коры. Дорсальный путь важен для представления о месторасположении объектов таким образом, чтобы зрительная система могла бы управлять действиями по отношению к этим объектам (Goodale, Humprey, 1998). Рассмотрите, что включает достижение любого объекта, такого как чашка кофе, находящаяся на столе: этот тип зрения требует детальной информации о точном положении, размере и ориентации предмета. Без такой детальной информации вы можете не достигнуть нужного места, ваша ладонь может не подойти по размеру к ручке чашки, или ваша рука может быть направлена не под тем углом для захвата ручки. Зоны МТ и V3A важны для обработки зрительной информации по движению и стереоглубине, в то время как определенные области в теменной доле специализируются на управлении движениями глаз или движений руки по направлению к определенным месторасположениям в зрительном пространстве.

По вентральному пути многие сигналы от V1 идут к вентральным экстрастриарным полям V2, V3 и V4 и далее ко многим полям височной доли. Вентральный путь, или путь «что», важен для обработки информации о цвете, форме и опознании зрительных объектов, обработка, которая подчеркивает устойчивые, неизменные черты объектов. Например, вентральный путь имеет меньшее отношение к точным размерам, ориентации и расположении чашки кофе; вместо этого его целью является возможность идентификации такого объекта где бы то ни было в зрительном поле, а также возможность отличить ее от других похожих предметов (например, кружек, мисок, чайников). Мы поговорим о свойствах вентрального пути гораздо более детально, особенно о различных полях височной доли.

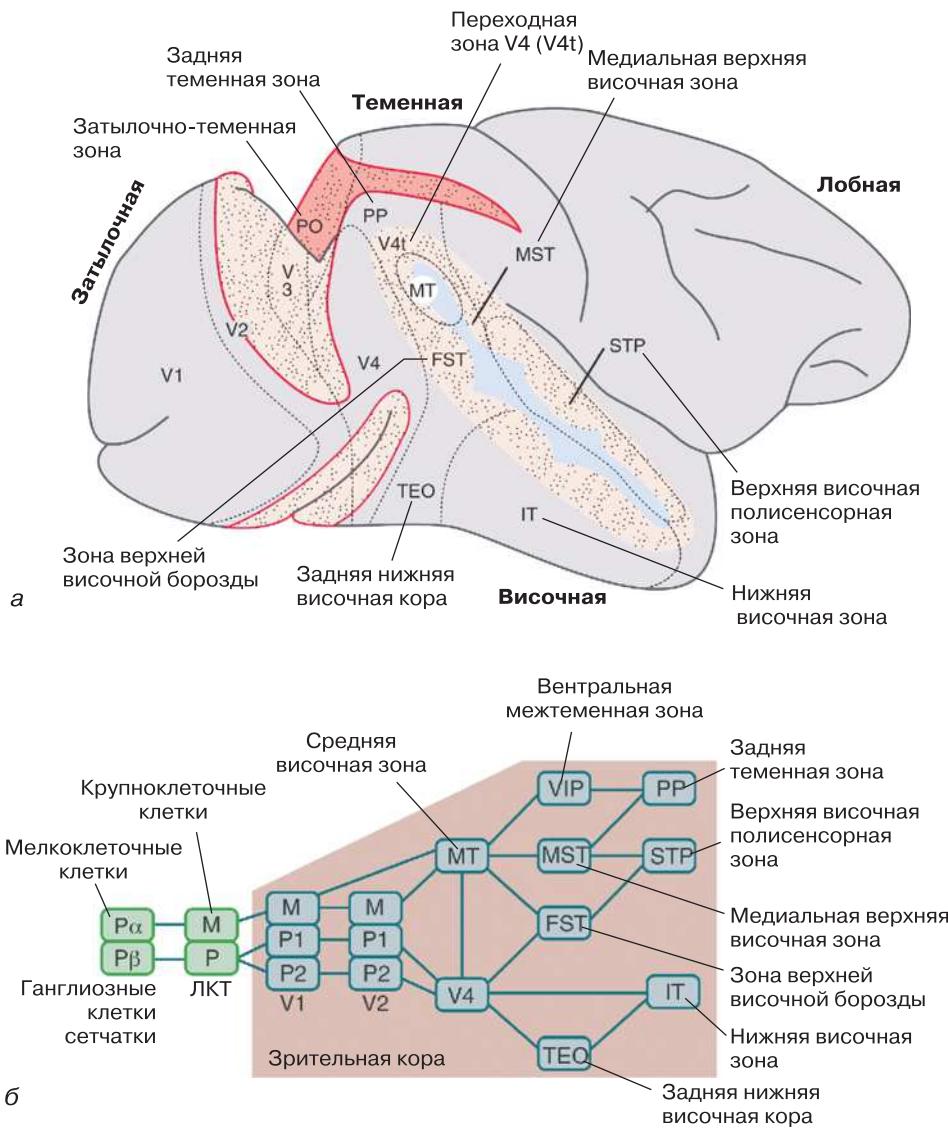


Рис. 6.13. Дорсальный и вентральный зрительные пути. Из новаторской работы Ангерлейдера и Мишкина (Ungerleider, Mishkin, 1982) схематическое изображение дорсального и вентрального путей, основанное на исследовании обезьян. (а) Вид мозга обезьяны сбоку, показывающий расположение первичной зрительной коры (V1), экстрапариетальной коры (V2–V4) и других ключевых зрительных зон, таких как МТ. (б) Схема, представляющая зрительные поля, вовлеченные в дорсальный и вентральный пути обработки зрительной информации. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

Хотя разграничение на дорсальный и вентральный пути полезно для объединения зон головного мозга, а также для понимания того, сколько информации передается туда и обратно между зрительными зонами, его нельзя воспринимать как полное разделение. Между двумя путями имеется множество взаимных влияний. Кроме того, теменные и височные доли посыпают отростки в некоторые общие поля в *префронтальной коре*, где потоки информации от каждого пути также могут воссоединяться.

2.7. Зоны, вовлеченные в распознавание объектов

Записи с одного нейрона у обезьян показали, что многие нейроны вентральной височной коры лучше всего возбуждаются на контуры, простые фигуры или сложные объекты. Например, некоторые нейроны этой области могут лучше всего отвечать на квадрат или круг, другие — на треугольники и так до еще более сложных фигур, таких как контур дома (см. рис. 6.10), который выглядит как треугольник, лежащий на вершине квадрата. Некоторые нейроны этой зоны высокоизбирательны и отвечают только на определенный тип объектов, таких как рука, лицо, показанное с определенного ракурса, определенное животное, легко узнаваемая игрушка или предмет, который обезьяна научилась узнавать и т. д. (Desimone *et al.*, 1984; Gross, 1992; Logothetis *et al.*, 1995; Tanaka, 1996).

Изучение человека путем сканирования мозга выявило много областей головного мозга, включенных в обработку объектов. Эти чувствительные к объектам поля, которые лежат как раз впереди от первичных зрительных полей V1–V4, отвечают наиболее сильно на логически связанные формы и объекты по сравнению с запутанными бессмысленными стимулами. В этой главе мы сконцентрируемся на трех таких областях головного мозга (см. рис. 6.10). *Латеральный затылочный комплекс* (ЛЗК) находится на боковой поверхности затылочной доли, непосредственно позади зоны МТ. Так как эта зона сильно вовлечена в узнавание объектов, мы будем считать ее частью вентрального пути, несмотря на то что она располагается выше (дорсальнее) по сравнению с другими полями, отвечающими за объекты. *Зона распознавания лиц* лежит на латеральной затылочно-височной извилине (веретенообразной извилине) на вентральной поверхности задней височной доли. *Парагиппокампальная область узнавания пространства* находится на парагиппокампальной извилине, которая лежит как раз медиальнее от веретенообразной извилины на вентральной поверхности височной доли.

2.8. Латеральный затылочный комплекс

Латеральный затылочный комплекс, вероятно, играет главную роль в распознавании объектов и сильно возбуждается на множество форм и объектов (Malack *et al.*, 1995). На рис. 6.14 показан пример нейронной активности в ЛЗК по сравнению с V1. Картинка становится все более и более перемешанной, V1 продолжает возбуждаться и даже дает более сильный ответ, а активность ЛЗК уменьшается. Это показывает, что ЛЗК предпочитает целостные формы и предметы перепутанным зрительным признакам.

Эта область, вероятно, отображает конкретные формы объектов (блок 6.1). Предположительно, различные нейроны этой зоны отвечают лучше всего на различные типы объектов. Так как сканирование мозга человека не имеет достаточного разрешения, чтобы измерить предпочтения в объектах отдельных

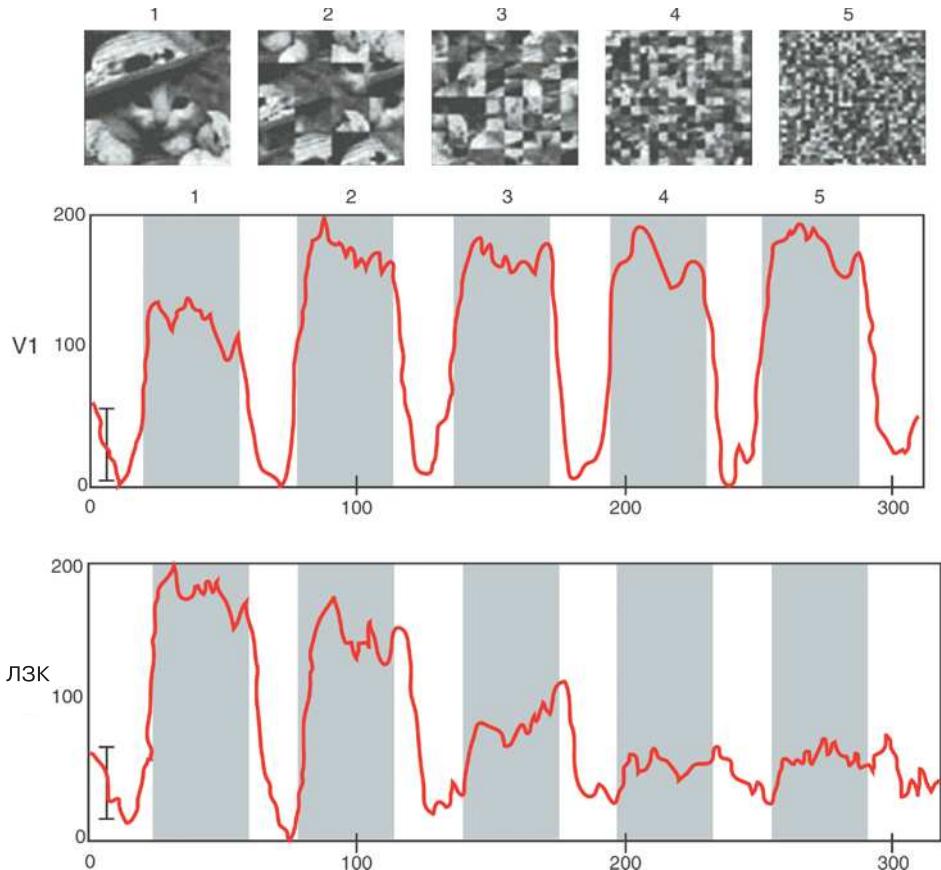


Рис. 6.14. Ответ нейронов от низших по уровню до высших зон. Ответ первичной зрительной коры (V1) и латеральной затылочной коры (ЛЗК) на фотографию котенка при различном уровне связанности. При приведенной в беспорядок фотографии V1 продолжает отвечать, она, как ни удивительно, практически увеличивает ответ, пока фотография беспорядочна. Это показывает, что в V1 ответ зависит не от фотографии котенка, а от ограниченных пятен света и их расположения. И наоборот, активность латеральной затылочной коры показывает большее возбуждение, вызванное котенком, и наоборот, в то время как картинка перемешана, активность ЛЗК резко падает. Это показывает, что в отличие от V1 активность ЛЗК является ответом на предъявление фотографии котенка. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

нейронов, имеется другой метод тестирования избирательности к объектам — измерение *нейронной адаптации* к определенной форме. Этот метод включает в себя представление двух объектов друг за другом. Если в группе показывают одну и ту же форму объекта дважды, то область с избирательностью к объектам должна адаптироваться к повторяющейся форме и менее возбуждаться во второй раз. Именно это и происходит в ЛЗК, даже если повторяющийся объект показывают расположенным по-новому или имеющим другой вид, и поэтому адаптация зрительных полей с ретинотопической организацией не происходит (Grill-Spector *et al.*, 1999; Kourtzi, Kanwisher, 2001).

2.9. Зона распознавания лиц

Нейрофизиологические исследования показали, что нейроны, избирательные к лицам, можно найти во многих частях височной доли обезьян. Некоторые из этих клеток, *реагирующих на лица*, демонстрируют замечательную точность ответа на стимул и могут лучше всего отвечать на предъявление лица с определенными особенностями, выражения лица или лица с определенной точки рассматривания (например, правый профиль). Обычно эти нейроны лежат между нейронами, отвечающими на различные типы объектов, что привело ученых к предположению: отдельной зоны головного мозга, специализирующейся на обработке лиц, не существует.

Однако исследования по сканированию нейронов головного мозга человека показали, что в веретенообразной извилине имеется зона, названная *зоной распознавания лиц* (ЗРЛ), которая по большей части отвечает на лица, чем на любую другую категорию объектов (Kanwisher *et al.*, 1997). Эта область отвечает больше на лица человека, животных или на рисунки лиц, чем на множество нелицеподобных стимулов, включающих руки, туловища, глаза, показанные отдельно, головы, изображенные сзади, цветы, здания и неодушевленные объекты (Kanwisher *et al.*, 1997; McCarthy *et al.*, 1997; Tong *et al.*, 2000; Schwarzlose *et al.*, 2005). В одной из недавних работ исследователи пытались сканировать мозг обезьян, чтобы выяснить, не может ли он также иметь зону вентральной височной коре, избирательную к лицам, и оказалось, что эта зона у обезьян тоже имеется (Tsao *et al.*, 2006). Затем исследователи смогли записать активность отдельных нейронов в этой зоне распознавания лиц и обнаружили, что 97% нейронов в ней больше отвечают на лица, чем на другие типы объектов. Более того, эти нейроны очень хорошо распознавали разные характерные особенности объектов, что позволяет предполагать: они играют важную роль в узнавании и различении разных лиц. Обнаруженная зона очень мала, такую сильно избирательную к лицам область, которая почти целиком состоит из клеток, реагирующих на лица, до этого никогда не выявляли. Как мы еще увидим, эта область, вероятно, важна для осознанного восприятия лиц.

2.10. Парагиппокампальная область восприятия пространства

Парагиппокампальная область восприятия пространства (ПОП) является другой высокоизбирательной областью, которая лучше всего распознает дома, ориентиры местности, места действия внутри помещений и снаружи (Epstein, Kanwisher, 1998). По сравнению с другими областями, эта зона мозга слабее отвечает на другие типы стимулов, такие как лица, тела или неживые объекты. Так как ПОП отвечает на очень разные стимулы, в отличие от зоны распознавания лиц, многие исследователи, как мы увидим позже, воспользовались различными способностями к возбуждению ЗРЛ и ПОП для изучения нервных связей при получении зрительной информации.

3.0. Теории зрительного осознания: где оно происходит?

Итак, можно ли сказать, в каком месте этого потока нервной активности действительно происходит осознание? Возможно ли указать на определенную группу нейронов или определенную область мозга и сказать: «это... то место в моем головном мозге, где я ощущаю зримый мир в моем разуме».

Блок 6.1. Люди воспринимают людей: нахождение связей нейронами в случае движения биологических объектов

Узнавали ли вы когда-либо друга в толпе просто потому, что вы что-то узнали в его или ее манере двигаться, идти или жестикуировать? Имеется ли что-то особенное в том, как человек воспринимает движение, специфичное для нашего вида, в отличие от других видов движений, таких как волна, разбивающаяся о линию берега, флаг, развевающийся на флагштоке, или самолет, движущийся в небе?

Исследователи зрения долгое время задавали эти и подобные вопросы о зрительном восприятии человека. Первой задачей, на которую нужно было обратить внимание, была необходимость исследования зрительного восприятия, которое *характерно* для движения человека как биологического объекта и не относится к любой другой стороне зрительного восприятия. Гуннар Йоханссон (Gunnar Johansson)* разработал новый путь, как выяснить именно это. В 1973 г. шведский ученый опубликовал труд, озаглавленный «Зрительное восприятие движения биологических объектов и модель его анализа», который на протяжении десятилетий

вызывал интерес к исследованиям по теме восприятия движения биологических объектов. Д-р Йоханссон разработал метод прикрепления небольших точек света на части тела его научных ассистентов, одетых в темное: плечи, локти, кисти рук, колени и ступни. Он снимал своих помощников на камеру в то время, как те двигались по тусклой освещенной лаборатории, тем самым создавая набор стимулов, которые составляли только двигающиеся точки света (рис. 6.15). Результаты этих первых и проведенных с тех пор многих других исследований движений точек света показали, что мы, люди, довольно искусны в восприятии движений друг друга. Интригующей стороной этих исследований является то, что ни одно отдельное пятно света не может дать нам информацию, как двигается человек: она требует наличия всех точек света (или, по крайней мере, большую их часть). Последующие работы предоставили данные о том, что при использовании набора стимулов из точек света воспринимается не только движение биологических объектов: наблюдатели могли описать пол (Kozlowski, Cutting, 1977; Mather, Murdock, 1994; Troje, 2002), эмоциональное состояние (Dittrich, Troscianko, Lea, Morgan, 1996) и даже размеры (Jokisch, Troje, 2003) «человека, помеченного точками света».

Воспринимается ли движение биологических объектов теми же самыми областями мозга, где обрабатываются другие типы движений? Хотя многие области мозга активны при зрительном восприятии движения, из нескольких лабораторий пришли данные о том, что *движение биологических объектов* возбуждает область в задней верхней височной борозде (STS_p), которая является одной зоной, вероятно особен-

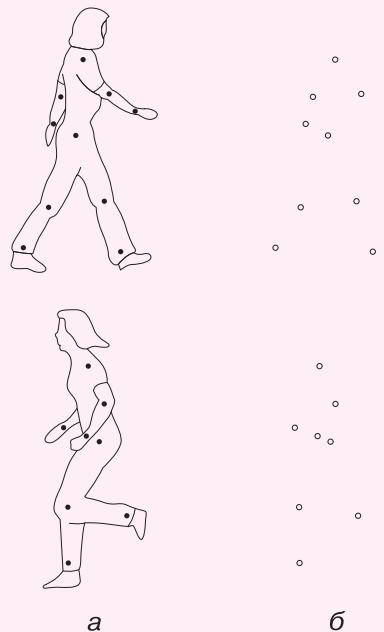
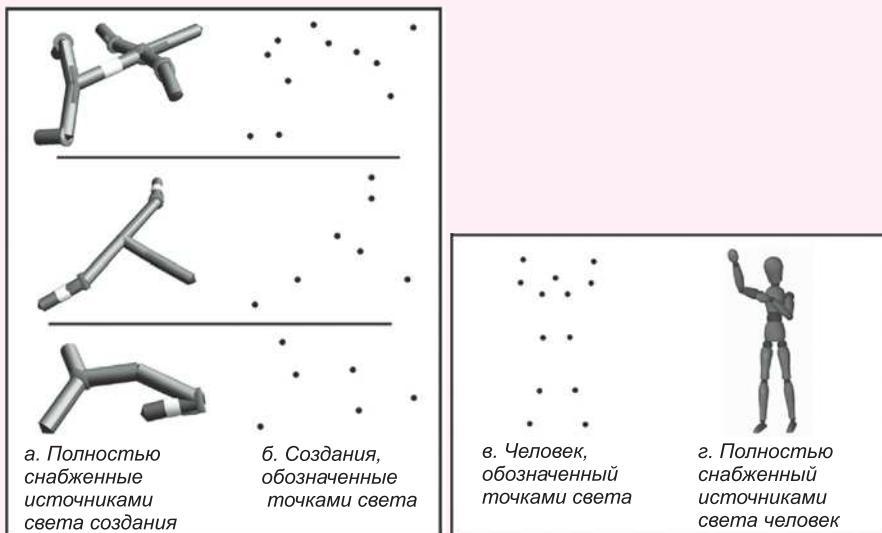
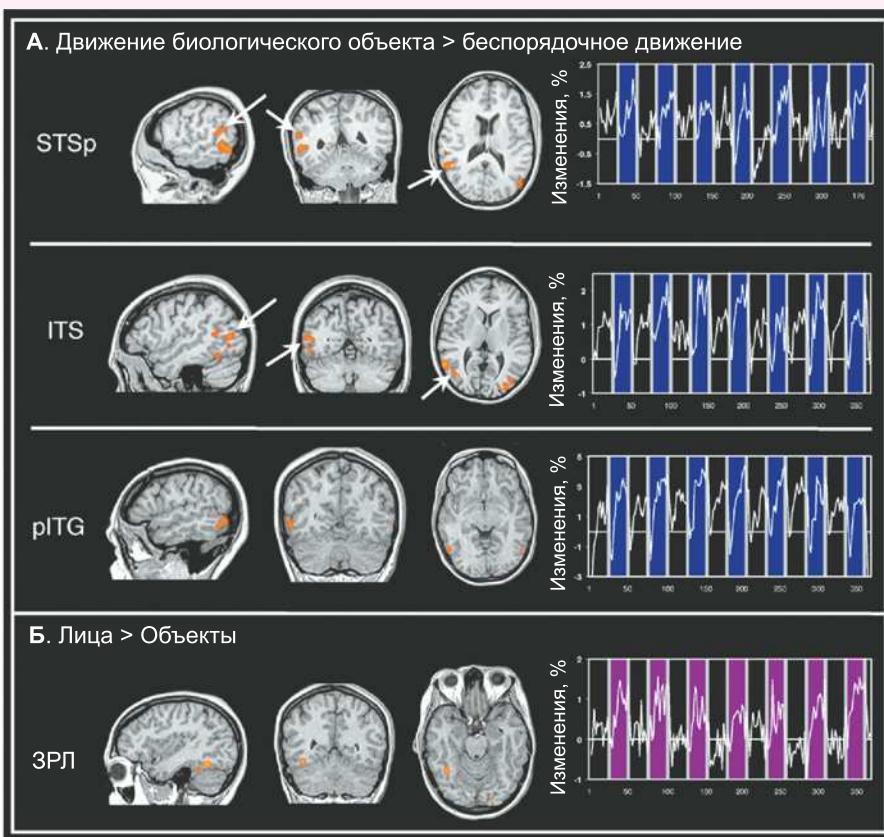


Рис. 6.15. Исходный рисунок из работы Йоханссона (Johannson, 1973), показывающий расположение точек света на человеке (**а**) и как они выглядят при удалении внешних очертаний человека (**б**). (Источник: Johannson, 1973.)

* Подобные исследования в 1920-х гг. проводил Н. А. Бернштейн. — Прим. ред.



а



б

Рис. 6.16. (а) Показаны три полностью снабженных источниками света «создания» и изображение их движения из точек света. (б) Полученные результаты работы мозга для исследования движения «созданий» и человека. Обратите внимание, что область STSp сверху панели более активна в случае движений человека, чем в случае беспорядочного движения. (Источник: Pyles *et al.*, 2007.)

но чувствительной к движению живых объектов (Bonda, Petrides, Ostry, Evans, 1996; Howard, Brammer, Wright *et al.*, 1996; Vaina *et al.*, 2001).

Исследования профессора Эмили Гроссман (Emily Grossman) из Калифорнийского университета в Ирвайне четко выявили области мозга и нервные сети, которые лежат в основе восприятия движений биологических объектов (Grossman, Battelli, Pascual-Leone, 2005; Grossman, Blake, 2001, 2002a, 2002b; Grossman, Blake, Kim, 2004; Grossman, Donnelly, Price *et al.*, 2000).

Но специализируется ли STSp на обработке движений именно человека? Гроссман со своими сотрудниками изучила этот вопрос более детально и недавно сообщила, что STSp была более восприимчива к движению человека, обозначенного точками света, по сравнению с движением точек света, создаваемым многозвездными, но не похожими на человека «созданиями» (рис. 6.16) (Pyles, Garcia, Hoffman, Grossman, 2007). Таким образом, они сделали вывод, что STSp действительно является областью, специализирующейся на кодировании движений человека, а не на только *сложных движениях или динамическом изображении*.

Литература

1. Bonda E., Petrides M., Ostry D., Evans A. (1996). Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological motion. *Journal of neuroscience*, 16 (11). 3737–3744.
2. Grossman E., Battelli L., Pascual-Leone A., 2005. TMS over STSp disrupts perception of biological motion. *Vision research*, 45 (22). 2847–2853.
3. Grossman E., Blake R., 2002a. Brain areas active during visual perception of biological motion. *Neuron*, 35 (6). 1157–1165.
4. Grossman E., Blake R., 2002b. An investigation of neural activity associated with viewing point-light animal, face and hand movements. *Journal of vision*, 1 (13). Abstract 359.
5. Grossman E., Donnelly M., Price R., Pickens D., Morgan V., Neighbor G. *et al.*, 2000. Brain areas involved in perception of biological motion. *Journal of cognitive neuroscience*, 12 (5). 711–720.
6. Grossman E.D., Blake R., 2001. Brain activity evoked by inverted and imagined biological motion. *Vision research*, 41. 1475–1482.
7. Grossman E.D., Kim C.Y., Blake R., 2004. Learning to see biological motion: brain activity parallels behavior. *Journal of cognitive neuroscience*, 16 (9). 1–11.
8. Howard R.J., Brammer M., Wright I., Woodruff P.W., Bullmore E.T., Zeki S., 1996. A direct demonstration of functional specialization within motion-related visual and auditory cortex of the human brain. *Current biology*, 6. 1015–1019.
9. Johannson G., 1973. Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception and psychophysics*, 14. 201–211.
10. Jokisch D., Troje N.F., 2003. Biological motion as a cue for the perception of size. *Journal of vision*, V. 3, № 4 (1). 252–264.
11. Vaina L.M., Solomon J., Chowdhury S., Sinha P., Belliveau J.W., 2001. Functional neuroanatomy of biological motion perception in humans. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America*, 98 (20). 11656–11661.
12. Pyles J.A., Garcia J.O., Hoffman D.D., Grossman E.D., 2007. Visual perception and neural correlates of novel «biological» motion. *Vision research*, 47. 2786–2797.

Выяснилось, что ответ не такой простой, но ученые продолжают собирать важные ключевые факты. Даже когда глаза человека закрыты, когда человек больше не может видеть из-за повреждения глаз или ЛКТ, он продолжает «чувствовать способность видеть», если применить электрическую стимуляцию первичной зрительной коры. Другими словами, можно обойти возбуждение сетчатки и ЛКТ и вызывать зрительные впечатления стимуляцией непосредственно зоны V1.

Можно ли обойти первичную зрительную кору и вызвать четкие зрительные впечатления? Мы еще не знаем ответа, но в настоящий момент ответ, вероятно, «нет». Первичная зрительная кора кажется необходимой для способности осознанно воспринимать любую визуальную особенность, в то время как высшие зрительные поля могут играть более тонкую роль в восприятии определенных зрительных признаков или объектов (Tong, 2003). Как мы увидим в оставшейся части главы, различные корковые зрительные зоны, вероятно, играют разные роли в нашем сознательном зрительном восприятии. На сегодняшний день ученые считают, что одни и те же области мозга и нейроны, вовлеченные в обработку специфических типов зрительных стимулов, таких как ориентация, движение, лица или объекты, также включены в представление этих типов стимулов в сознании. Многие нейроны более активны, когда человек осознает то, что видит какой-либо стимул, чем когда стимул показывается, но не может достичь сознания. Итак, вероятно, нет какой-либо определенной единственной области мозга, которая является ответственной за осознание. Наоборот, кажется, что многие области головного мозга работают вместе, чтобы достичь этой замечательной цели. Области мозга, ответственные за внимание, также важны для способности воспринимать и отвечать на зрительные и другие сенсорные сигналы; эта тема будет раскрыта в гл. 8.

3.1. Иерархическая и интерактивная теории зрения

Согласно одной из теорий зрительного осознания, называемой *иерархической теорией* (Crick, Koch, 1995; Rees *et al.*, 2002), сознание организовано по иерархическому принципу, при этом чем выше уровень зрительной области, тем более тесно она связана с нашим внутренним сознательным опытом (рис. 6.17 (a)). Эта теория согласуется с представлением о том, что высшие зрительные поля отвечают на более сложные стимулы, такие как целые объекты, и могут интегрировать информацию о многих зрительных признаках, которые обрабатываются в более «ранних» зрительных областях. Однако как в этом случае быть с тем фактом, что мы можем осознавать характерные зрительные признаки или очень тонкие детали о положении в пространстве: ту информацию, которая наиболее представлена в первичных зрительных полях, таких как V1?

Интерактивная теория зрительного осознания представляет другую точку зрения. Оказалось, что сигналы, входящие в мозг, не просто идут вверх по иерархической структуре зрительных полей: высшие зрительные поля посыпают сигналы обратной связи назад вниз к первичным зрительным областям, особенно зоне V1 (Bullier, 2001). В зрительной системе имеется столько же *проекций обратной связи* (нейронов, которые идут от высших зрительных областей к более низким), сколько имеется *прямых проекций*. Согласно интерактив-

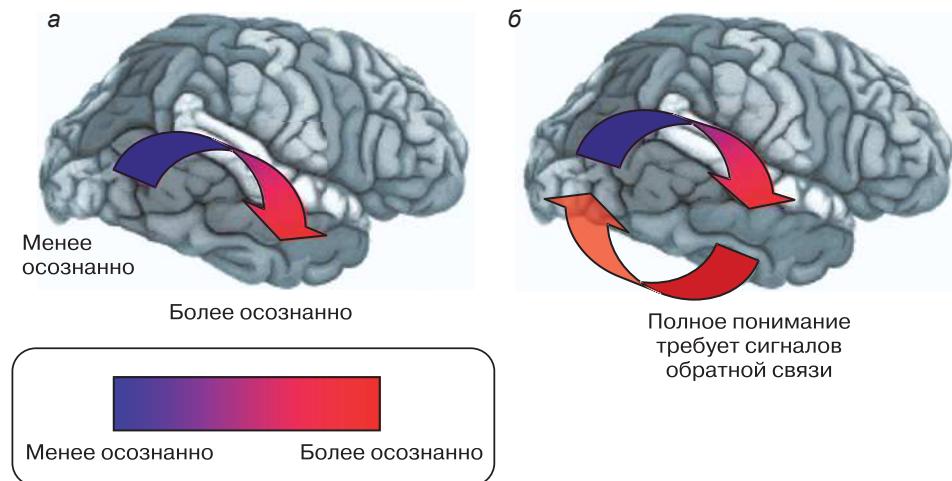


Рис. 6.17. Иерархическая и интерактивная модели зрительного сознания. (а) В иерархической модели с каждым дальнейшим шагом в обработке зрительной информации все более вероятно возникнет понимание. (б) В интерактивной модели для достижения понимания необходимы сигналы обратной связи от позднее обрабатывающих информацию полей к первичным. В настоящее время неясно, какая из двух моделей наилучшим образом описывает путь, при котором в результате деятельности мозга возникает понимание зрительных образов. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

ной теории, в то время как предъявляется стимул, сигналы прямой связи идут по зрительной иерархической структуре, возбуждая многие нейроны на своем пути, но такой активности недостаточно для осознания. Вместо этого, области высшего уровня должны посыпать сигналы обратной связи назад к областям более низкого уровня, откуда выходят сигналы прямой связи, таким образом, что нервные сигналы, возвращаясь, делают полный круг, образуя нервный цикл (рис. 6.17 (б)) (Pollen, 1999; Lamme, Roelfsema, 2000). Почему эта совокупность прямых и обратных сигналов может быть важной для осознания? Возможно, потому, что высшим областям необходимо проверять сигналы низших областей и подтверждать, что они получают правильные сообщения, или, возможно, для того, чтобы связывать нервное представление об объекте с характерными особенностями, которые составляют объект.

До настоящего времени неясно, какая из теорий будет доказана, и имеется вероятность, что обе теории охватили некоторые части большей картины. Возникла точка зрения, что наш сознательный опыт может быть отображением принципа распределения деятельности мозга,ключающего многие зрительные области, вид диалога между нейронами в первичных зрительных областях, включая V1, и высшими зрительными областями, такими как вентральная височная кора и теменная доля. Это говорит о том, что вклад каждой области может быть до некоторой степени различным и в ряде случаев единственным. В следующих частях этой главы мы опишем наиболее яркие стороны данного утверждения.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Движения глаз и зрительное исчезновение



а



б

Рис. 6.18. (а) Сюзанна Мартинес-Конде (Susana Martinez-Conde), лаборатория зрительной нейробиологии, Нейрологический институт Барроу, Финикс, штат Аризона, США. (б) Стефан Л. Мэкник (Stephen L. Macknik), лаборатория нейрофизиологии поведения, Нейрологический институт Барроу, Финикс, штат Аризона, США

Зрительное исчезновение — явление, при котором неизменяемые зрительные стимулы исчезают из восприятия. Нервной основой зрительного затухания является привыкание (адаптация) нейронов, при котором зрительные нейроны уменьшают или прекращают ответ на неизменяемые зрительные стимулы.

Зрительное затухание и адаптация нейронов

Нервная система возникла, чтобы замечать изменения в окружающей среде. Мы можем замечать неподвижные объекты только потому, что изображения, которые проецируются на нашу сетчатку, никогда не бывают постоянными длительное время: даже при фиксированном взгляде наши глаза никогда не бывают неподвижными. Чтобы провести опыты по зрительному исчезновению, мы должны устраниć все эффекты движений глаз таким образом, чтобы визуальные изображения неизменяемых объектов остались на сетчатке постоянными, что приведет к адаптации ответов нейронов.

Зрительное затухание в условиях постоянного изображения на сетчатке

Чтобы достичь полной стабилизации изображения на сетчатке, мы должны исключить все движения глаз. Это сложно, потому что наши глаза находятся в постоянном движении (рис. 6.19 (а)). Даже когда мы фиксируем взгляд точно на объекте внимания мы тем не менее постоянно совершаем небольшие непроизвольные движения глаз, которые называют фиксационными движениями глаз (рис. 6.19 (б)). Эти крошечные движения глаз обычно эффективны для предотвращения нервной адаптации и зрительного исчезновения.

Физическим образом удерживать глаза человека в неподвижном состоянии (например, с помощью парализующих лекарств) технически очень сложно и потенциально опасно для здоровья испытуемого. Как правило, для исследования на неподвижной сетчатке обычно используют альтернативный подход: перемещение зрительного стимула происходит таким образом, чтобы все движения глаз были эффективно скомпенсированы. То есть зрительный стимул должен двигаться в том же направле-

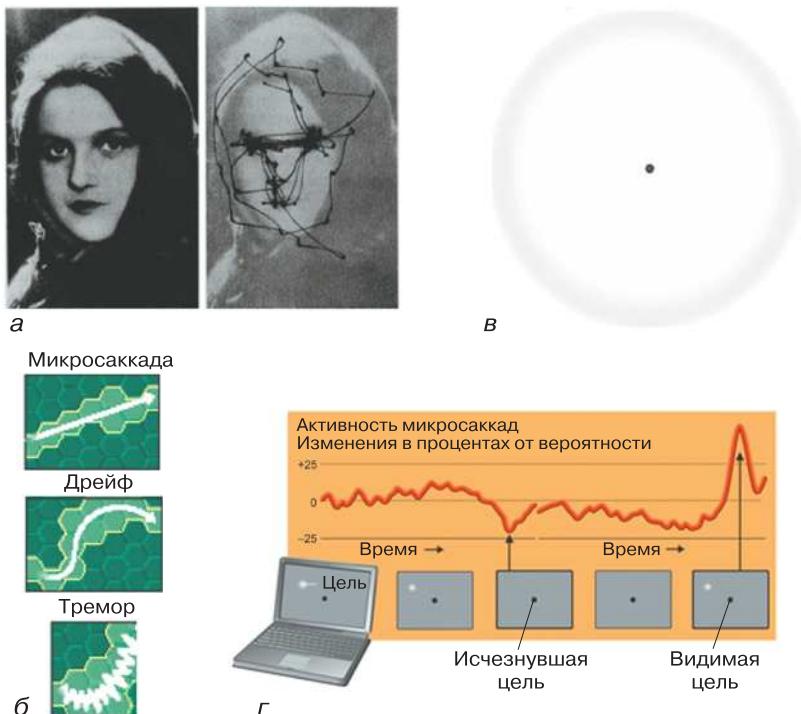


Рис. 6.19. Движения глаз и зрительное исчезновение. (а) Наблюдатель видит изображение (слева), при этом контролируется движение глаз (справа). Глаза прыгают, как кажется, фиксируются или остаются неподвижными на мгновение, что образует небольшую точку на записи, затем прыгают в новую область, привлекшую внимание. Большие скачки в положении глаз, такие как мы привели в данном примере, называются саккадами. Однако даже во время фиксации, или время «отдыха», глаза никогда не остаются неподвижными, они постоянно производят фиксационные движения: дрейф, трепет и микросаккады. (Источник: Yarbus, 1967) (б) Упрощенное изображение фиксационных движений глаз у человека и приматов. Микросаккады (прямые и быстрые движения), дрейф (волнистые медленные движения) и трепет (колебания, наложенные на дрейф) сдвигают зрительное изображение вдоль мозаики фоторецепторов на сетчатке. (Источник: Martinez-Conde, Macknik, 2007.) (в) Исчезновение Трокслера. В 1804 г. швейцарский философ Игнац Пауль Виталис Трокслер (Ignaz Paul Vital Troxler) обнаружил, что сознательная фиксация на чем-либо вызывает исчезновение окружающих неподвижных изображений. Чтобы выявить это, пристально смотрите на центральную точку, одновременно удерживая внимание на окружающем ее бледном круге. Вскоре круг пропадет, и будет казаться, что центральная точка находится на белом фоне. Переведите глаза, и он опять появится в поле зрения. (Источник: Martinez-Conde, Macknik, Hubel, 2004, с изменениями.) (г) Микросаккады обусловливают у людей зрительное восприятие при фиксации взгляда. Человек пристально смотрит на маленькую точку в центре компьютерного экрана, и это приводит к тому, что неподвижная цель на периферии исчезает из поля зрения и затем опять появляется. Как раз перед тем, как цель исчезнет, микросаккады наблюдателя становятся редкими, а незадолго до того, как она появится снова, эти движения глаз станут более частыми. (Источник: Martinez-Conde, Macknik, 2006.)

нии, с теми же скоростью и амплитудой, как и глазное яблоко, таким образом изображение на сетчатке остается неподвижным, несмотря на движения глаз.

В первых экспериментах по неподвижности глаз выявили, что изображения исчезают только после нескольких секунд неподвижности. Однако Копполя и Первис (Coppola, Purves, 1996) ранее показали, что изображения тени сосудов сетчатки (которые чрезвычайно стабильны по отношению к глазу) исчезают меньше, чем за 80 мс. Предполагают, что визуальная обработка в норме использует очень быстрый механизм создания и уничтожения изображения.

Зрительное исчезновение без стабилизации изображения на сетчатке

Хотя идеальная неподвижность сетчатки легче всего достигается в лабораторных условиях, исчезновение неподвижных объектов, особенно на зрительной периферии, довольно часто происходит при повседневном использовании зрения. В 1804 г. швейцарский философ Игнац Пауль Виталис Трокслер (Ignaz Paul Vital Troxler) заметил, что сознательная фокусировка взгляда на чем-то служит причиной того, что неподвижные изображения в близлежащей области постепенно исчезают (рис. 6.19 (в)).

Мартинес-Конде с коллегами (Martinez-Conde *et al.*, 2006) показали, что исчезновение Трокслера происходит благодаря подавлению микросаккад (наиболее крупный и быстрый тип фиксационных движений глаз) во время четкой и продолжительной фиксации. Образование микросаккад уменьшается как раз перед исчезновением зрительной цели и служит признаком того, что отсутствие микросаккад приводит к адаптации нейронов и исчезновению восприятия. И наоборот, образование микросаккад достигает максимума непосредственно перед обратным появлением цели. Эти результаты впервые показали, что микросаккады играют решающую роль в стимуляции зрительного восприятия во время фиксации (рис. 6.19 (г)).

Последствия для осознанного восприятия зрительных объектов

Фиксационные движения глаз препятствуют зрительному исчезновению неподвижных объектов и стимулируют их зрительное восприятие во время фиксации взгляда. Таким образом, фиксационные движения глаз могут помочь удерживать пространственно-временные характеристики осознанно видимых стимулов. Более того, ответы нейронов, которые инициируют фиксационные движения глаз вдоль зрительного пути, должны помочь сформировать нервный код для восприятия зрительного мира.

Литература

1. Coppola D., Purves D., 1996. The extraordinarily rapid disappearance of entoptic images. *Proceedings of the National academy of sciences of the United States of America*, 93, 8001–8004.
2. Martinez-Conde S., Macknik S.L., 2007. Windows on the mind. *Scientific American*, 297, 56–63.
3. Martinez-Conde S., Macknik S.L., Hubel D.H., 2004. The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature reviews neuroscience*, 5, 229–240.
4. Martinez-Conde S., Macknik S.L., Troncoso X., Dyar T.A., 2006. Microsaccades counteract visual fading during fixation. *Neuron*, 49, 297–305.
5. Yarbus A.L., 1967. Eye movements and vision. N.-Y.: Plenum press. 222 p. (Впервые издана на русском языке: Ярбус А.Л., 1965. Роль движений глаз в процессе зрения. М.: Наука. 166 с.)

4.0. Области мозга, необходимые для визуального восприятия: исследования повреждений

В предыдущем разделе мы узнали о том, как нейроны различных зрительных зон отвечают на определенные визуальные признаки, объекты или информацию о положении в пространстве. Такие данные, полученные с записей от одного нейрона или при нейросканировании мозга человека, могут указывать на то, что отдельная область мозга играет роль в обработке определенного типа стимулов, но не могут показать, является ли эта область мозга действительно *необходимой* для восприятия данного стимула. Возможно, эту область можно было бы удалить без причинения каких-либо затруднений для восприятия. Например, если многочисленные области мозга вовлечены в обработку определенного визуального признака (например, движения), то повреждение любой одной из них не всегда будет снижать возможность воспринимать этот признак, так как другие незатронутые области смогут компенсировать эту утрату.

Исследования повреждений мозга важны для осознания того, какие области мозга могут быть необходимыми для определенных типов зрительного понимания — восприятия цвета, движения, лиц, объектов или способности осознавать то, что ты видишь что-нибудь вообще! Повреждения мозга могут быть воспроизведены в экспериментальных условиях при исследовании животных или могут изучаться на людях, которые пострадали от повреждения определенных частей мозга, что случается в результате ударов, опухолей, травм или нейродегенеративных заболеваний. Ухудшение зрения вследствие повреждений определенных частей зрительной системы может очень значительно ухудшать здоровье. Однако при изучении таких пациентов можно понять невральные причины ухудшения их состояния, что позволяет ученым получить информацию о функционировании мозга и в итоге выявить новые возможности в лечении таких нарушений.

4.1. Последствия повреждений первичных зрительных зон

Различные ухудшения зрения могут возникнуть в результате повреждений нервной системы на различных уровнях иерархического порядка обработки зрительных сигналов. Повреждения сетчатки или зрительного нерва одного глаза могут привести к монокулярной слепоте — потери зрения одного глаза. Повреждения ЛКТ, зрительной лучистости, идущей к V1, или самой V1 могут привести к потере зрения в контралатеральном (находящемся с противоположной стороны) зрительном поле (см. рис. 6.7). Повреждение небольшой части V1 может привести к явно определяющемуся дефекту поля зрения, области зрительного поля, в которой отсутствует восприятие. Первые ретинотопические карты V1 были фактически составлены путем картирования траектории пулевых ран солдат, раненых в Русско-японской войне и в Первой мировой войне. Имелась явная связь между расположением каждого слепого пятна в поле зрения и поврежденной частью V1 (Inouye, 1909; Holmes, 1918).

4.1.1. V1 и «слепозрение»

Приводят ли повреждения V1 к полной потере зрения? В 1965 г. исследователи изучали этот вопрос на макаке-резусе, по кличке Хелен, после того как у нее была удалена большая часть зрительной коры. В первые 19 месяцев Хелен демонстрировала поведение, которое позволяло думать, что она была полностью слепа. Однако оказалось, что ее зрение постепенно возвращается. Со временем обезьяна могла передвигаться между объектами в переполненной комнате и даже протягивать руку, чтобы схватить пролетающую муху. Вначале она могла только видеть и достигать объектов, которые двигались. Затем по прошествии времени она отвечала на вспышки света, затем на постоянный источник света и, наконец, на неподвижный темный объект, находящийся на светлом фоне (Humphrey, Weiskrantz, 1967; Humphrey, 1974). Это прекрасный пример того, как может происходить *восстановление функций* после повреждения мозга. Хелен была способна определять местонахождение хорошо заметных объектов, но, казалось, была неспособна узнавать их.

Осознавала ли Хелен то, что она видит, или была способна производить действия, регулируемые зрением, несмотря на потерю понимания зрительных стимулов? Трудно спросить животное, осознает оно что-то или нет, но недавнее исследование обезьян с односторонним повреждением V1 позволило предположить, что они не осознают того, что видят. В этом исследовании обезьяны могли безошибочно передать расположение объектов в их «слепой» половине зрительного поля, если их заставляли сделать выбор между двумя возможными вариантами. Однако если им давали задание сообщить, имеется объект или нет, а объект иногда располагался в здоровой половине зрительного поля, иногда в слепой половине зрительного поля, иногда вообще отсутствовал, они были неспособны передать, что объекты находятся на слепой половине зрительного поля (Cowey, Stoerig, 1995; Stoerig *et al.*, 2002), т. е. вели себя так, как если бы эти объекты были «невидимы».

Интересно, что люди с повреждениями V1 могут демонстрировать результат, превышающий вероятностный, даже если они сообщают о потере зрительного восприятия в своей слепой половине зрительного поля. Пациент ДБ страдал от чрезвычайно сильных мигреней из-за венозной опухоли, расположенной в коре его правой шпорной борозды (V1). Хирургическое удаление этой опухоли привело к потере у него правой первичной зрительной коры. Как вы можете ожидать, процедура сделала его практически слепым в левом зрительном поле. Однако интересно, что, когда систематически тестировали его слепую половину зрительного поля, поведение пациента позволяло предполагать иное.

Вейскранц с сотрудниками (Weiskrantz *et al.*, 1974) доложили, что, когда ДБ просили указать цель в его слепом зрительном поле, тот утверждал, что он не может вообще ничего видеть, однако мог указать достаточно точно на расположение источника света. Также он безошибочно говорил, была ли палка наклонена вертикально или горизонтально. Эта способность выполнять визуальные задания на уровне выше теории вероятности, вопреки заявлению пациентов о потере любых зрительных ощущений, известна как «слепозрение» (*blindsight*). В других экспериментах задачей ДБ было различение X и O. Его действия были

практически безошибочными и улучшались в зависимости от размера и продолжительности предъявления стимулов. Во время всех этих экспериментов ДБ настаивал на том, что он ничего не видит. Интересно, но когда на него оказали давление, он описал, что иногда имеет ощущение «гладкости» и «зубчатости» при различении X и O, правда отрицал, что эти ощущения были связаны с каким-либо зрительным впечатлением. Каким же образом это возможно? Как может ДБ указывать или различать зрительные стимулы без возможности видеть их?

Предполагают, что между обработкой зрительных сигналов в мозге и субъективным сознанием человека может быть разобщение: зрительная система ДБ получает достаточно информации для того, чтобы он мог различать стимулы в эксперименте с несвободным выбором, но этой информации недостаточно, чтобы обеспечить понимание (Weiskrantz, 1986). Однако появляется вопрос, полностью ли утеряно опознание зрительных стимулов в случае слепозрения. Пациентов можно вынудить сообщать о слабых зрительных впечатлениях, которые, однако, являются достаточными для процесса различения в экспериментах с несвободным выбором. Подобные эффекты могут происходить со здоровыми людьми под воздействием условий, близких к пороговой чувствительности. Некоторые пациенты со слепозрением сообщают об остаточных впечатлениях от хорошо заметных движущихся стимулов, которые они описывают как «движение черных объектов на черном», но, как правило, они говорят, что ничего не видят, когда им показывают неподвижные стимулы. Зрение при «слепозрении» серьезно нарушено, но не всегда полностью отсутствует.

Неповрежденность экстрапиарной коры может быть решающим фактором для слепозрения, так как пациенты, которым удалили целое полушарие, демонстрировали мало признаков наличия остаточных зрительных способностей (Fiquet *et al.*, 1999). Хотя путь от сетчатки через ЛКТ до V1 обеспечивает прохождение подавляющего большинства зрительных входящих сигналов в кору, несколько резервных подкорковых путей идут к экстрапиарной области, минуя V1. Записи от одного нейрона у обезьян показали, что зрительная информация может все еще достигать экстрапиарной области после повреждения V1. Хотя уровень возбуждения снижен, существенная часть нейронов в двигательной средней височной зоне MT и V3 все еще выборочно реагируют на зрительные стимулы (Rodman *et al.*, 1989; Girard *et al.*, 1991). Недавние исследования по нейросканированию показывают, что неосознаваемые стимулы, находящиеся в слепом поле зрения, при исследовании с помощью фМРТ все еще вызывают сильный ответ чувствительной к движению зоны MT, цветочувствительной зоны V4 и областей, вовлеченных в восприятие объекта (Goevel *et al.*, 2001). Таким образом, значительная избирательность к стимулам поддерживается в экстрапиарной коре, хотя эта активность оказывается недостаточной, чтобы поддерживать осознание человеком при отсутствии V1. Это согласуется с предсказаниями *интерактивной модели*. Возможно, однако, что экстрапиарные сигналы слишком неустойчивы или слабы, чтобы поддерживать осознанное восприятие, но достаточны, чтобы обеспечивать различие в экспериментах с несвободным выбором.

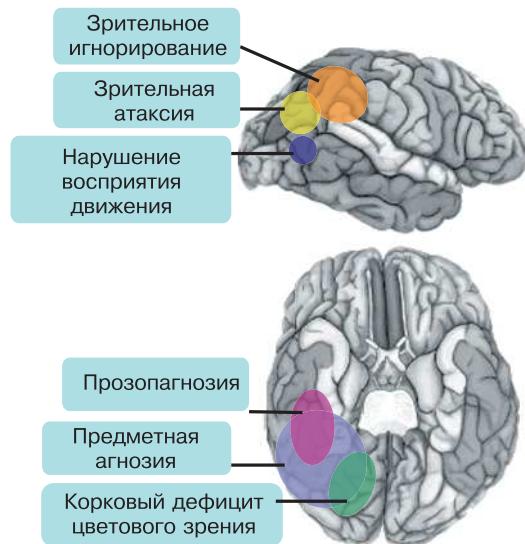


Рис. 6.20. Нарушение зрения и области мозга. Области мозга, в которых повреждение может привести к сопутствующим зрительным нарушениям. Области мозга здесь показаны только для одного полушария, хотя для некоторых таких нарушений, как нарушение восприятия движения, необходимо повреждение обоих полушарий. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

4.2. Поражения экстрастриарной зоны — повреждения вне зоны V1

Повреждения V1 могут исключать практически все визуальное восприятие в соответствующих областях зрительного пространства, даже если, казалось бы, достаточное количество визуальной информации достигает экстрастриарных областей, чтобы обеспечивать поведение при слепоте. Это само по себе информирует нас о роли V1 как посредника при зрительном осознанном восприятии. Так что же происходит при повреждении экстрастриарных областей? На рис. 6.20 представлена схематическая карта зрительных областей и соответствующих нарушений.

4.2.1. Нарушение восприятия движения (акинетопсия)

Возможно потому, что мы так восприимчивы к наблюдению движения, очень редкие нарушения мозга приводят к полной потере возможности воспринимать движение. Имеется поразительный пример одной пациентки. Она не могла больше воспринимать движения после мучительных приступов, которые привели к обширным повреждениям с двух сторон, включавшим зону MT и обширные близлежащие районы. Для этой пациентки мир казался серией неподвижных кадров, как будто она живет в стробоскопическом мире. Такие простые задачи, как пересечение улицы, становились опасными, потому что она не могла определить, как быстро приближаются машины (рис. 6.21 (a)). Даже наливание кофе в чашку становилось сложной проблемой, потому что она не могла сказать, насколько быстро поднимается уровень жидкости, поэтому чашка переполнялась.

В других исследованиях было обнаружено, что более локальные повреждения, например только зоны MT, обычно приводят к менее сильным нарушениям способности воспринимать движения, и как люди, так и животные могут также демонстрировать значительное восстановление с течением времени (Plant



а



б

Рис. 6.21. Нарушения восприятия движения и цвета. (а) Повреждение воспринимающей движение зоны МТ в обоих полушариях может привести к потере способности воспринимать движение: акинетопсии. Пациенты описывают то, что они видят многочисленные неподвижные кадры вместо плавного движения. Это может сделать простые задачи, такие как пересечение дороги, сложными и опасными. (б) Повреждение зон, воспринимающих цвет, в коре только одного полушария может привести к потере восприятия цвета только с одной стороны визуального пространства. Корковый дефицит цветового зрения называется ахроматопсией. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

(*et al.*, 1993; Pasternak, Merigan, 1994). Итак, очевидно, что зона МТ очень важна для восприятия движений, но другие зрительные поля могут способствовать восприятию движений, даже если МТ повреждена.

4.2.2. Корковый дефицит цветового зрения

Повреждение центральной области V4 может привести к корковому дефициту цветового зрения или к тому, что иногда называют *ахроматопсией* (Meadows, 1974 a; Bouvier, Engel, 2006). Пациенты описывали, что, по их мнению, из мира убрали краски, и он состоит из серых теней, что, вероятно, похоже на фотографию, представленную на рис. 6.21 (б). Эти люди все еще могут воспринимать границы между цветами, но с трудом различают сами цвета. Ахроматопсия обычно связана с повреждениями, которые затрагивают зону V4 и, возможно, области впереди от зоны V4. Повреждение одного полушария может даже привести к выборочной потере восприятия цвета в противоположном зрительном поле.

4.3. Повреждение центральных областей, воспринимающих предметы

4.3.1. Зрительная агнозия

Пациенты с *зрительной агнозией* имеют трудности с распознаванием предметов из-за нарушений в обработке основных сенсорных сигналов либо в процессах распознавания высшего уровня. Такие пациенты все же могут распознавать предметы, используя другие чувства, например осязание, слух или запах, поэтому потеря этой функции связана только со зрением. Слово *агнозия* может быть переведено с греческого как «потеря знания о», поэтому зрительная агнозия предполагает потерю сведений, получаемых с помощью зрения.

Здесь мы обсудим три типа зрительной агнозии: апперцептивную агнозию, ассоциативную агнозию и прозопагнозию. Пациенты с *апперцептивной агнозией* могут по-прежнему замечать появление визуально представленных от-

дельных элементов, но имеют трудности с восприятием их формы и не могут опознать или назвать их. Эти пациенты обычно неспособны пройти тесты на повторение формы и затрудняются копировать очень простые формы, такие как круг, квадрат или даже, возможно, единственную наклонную линию. Отравление угарным газом является частой причиной апперцептивной агнозии, так как оно может привести к массивному повреждению всей площади затылочной доли.

Замечательно, что некоторые пациенты с апперцептивной агнозией показывают навыки неосознанной обработки данных по визуальным признакам, которые они не могут воспринимать осознанно. Гудейл (Goodale *et al.*, 1991) исследовал пациентку ДФ, страдающую апперцептивной агнозией, которой было трудно сообщить об ориентации простых линий или материальных предметов. Когда ее просили сообщить о расположении узкой щели, вырезанной в поверхности барабана, она не могла сообщить об угле, который образовывала эта щель, и делала много ошибок (рис. 6.22, *вверху*; барабан поворачивали в новом направлении для каждой попытки). Однако когда ее попросили опустить открытку через щель, она делала это с замечательной точностью (рис. 6.22, *внизу*) и даже не ожидала, что сама может выполнять такое задание. Удивительно, что, когда ее просили только держать у себя письмо и поворачивать его, чтобы оно соответствовало углу щели, результаты были опять неутешительными и она сообщала, что щель кажется «менее ясной», чем тогда, когда ей позволяли опускать открытку. Что может объяснить такую разницу в поведении, как способность сообщить об угле щели и выполнить визуально управляемое действие?

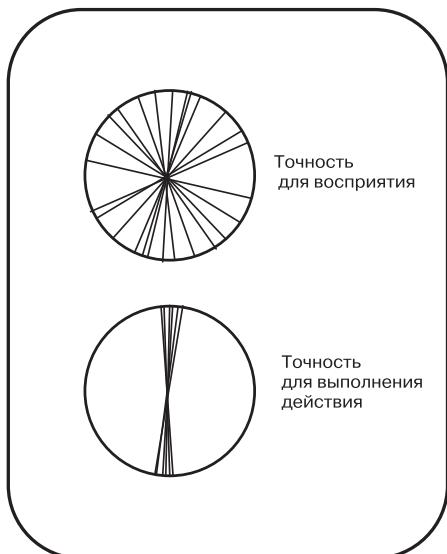


Рис. 6.22. Пациентка может это сделать, хотя не может об этом сообщить. Результаты исследуемой ДФ. Каждая линия представляет одну из попыток ДФ, при которой она либо подбирала соответствие ориентации почтовой щели, либо действительно опускала в него письмо. В верхней части показаны попытки ДФ найти соответствие ориентации щели по сравнению с открыткой (никаких действий не выполнялось). В этом случае линии распределены по кругу, и такое распределение наводит на мысль, что у ДФ имеются трудности с восприятием ориентации. Однако нижняя часть показывает точность ДФ в опускании открытки в щель с заданным направлением, при этом правильное направление на схеме каждый раз показано вертикально. Так как все линии сгруппированы около вертикали, это дает основание предполагать, что ДФ точна при выполнении действия опускания открытки в щель. Пациентка ДФ может опускать письма в почтовый ящик без всяких трудностей: ее рука знает, что нужно делать. Но просьбы найти соответствие ориентации щели, она выполняет это очень плохо. (*Источник:* Frank Tong, с разрешения.)

В случае с пациенткой ДФ имеются веские доказательства для предположения, что существуют отдельные пути обработки информации о том, «чем» является объект и «где» он находится по отношению к выполнению визуально управляемого действия. Согласно Гудейлу и Милнеру, пациентка ДФ имеет повреждения центрального зрительного пути, но незатронутую область обработки информации в дорсальном пути, что недавно было подтверждено исследованиями по сканированию мозга (James *et al.*, 2003). Они предполагают, что дорсальная система ответственна не только за обработку того, «где» находятся объекты, но также за то, «как» действия могут быть выполнены по отношению к определенному объекту: указать на объект или достать его. Ясно, что обработка визуальной информации в дорсальной системе недоступна сознанию: пациент не может сообщить об ориентации щели, однако дорсальная система может управлять правильным действием. В результате дополнительного исследования пациентов со *зрительной атаксией* был получен противоположный факт нарушений зрения: возникло *двойное разобщение* между сознательным зрительным восприятием и действием, регулируемым зрительно. Зрительная атаксия обычно возникает в результате повреждения теменной доли, которая является частью дорсального пути. Такие пациенты с помощью зрения могут воспринимать ориентацию и хорошо узнавать объекты, но имеют большие трудности с выполнением действий, управляемых с помощью зрительных сигналов.

Ассоциативная агнозия обозначает неспособность узнавать объекты, несмотря на явно незатронутое восприятие объектов. Например, если попросить повторить простой рисунок, то пациенты с ассоциативной агнозией сумеют сделать приемлемую работу, особенно если им дать достаточно времени. Пример для сравнения: это задание будет практически невозможно выполнить страдающим апперцептивной агнозией.

Доктор Оливер Сакс описал пациента, который в результате повреждения мозга «принял свою жену за шляпу». У пациента были огромные трудности с идентификацией объектов, несмотря даже на то, что его зрение было во всем остальном нормальным и он мог описывать признаки того, что он видел. Когда ему показали розу с лацканами доктора Сакса, пациент описал ее как «закрученная спиралью красная структура с линейными зелеными прикрепленными деталями», но, только нюхая ее, он узнал, что это роза. Когда его жена пришла встретиться с ним в кабинете доктора, он нечаянно потянулся к ее голове, когда захотел найти свою шляпу на вешалке (Sacks, 1985).

Ассоциативная агнозия обычно возникает в результате повреждения центральной височной коры. Обычно люди с ассоциативной агнозией имеют трудности с распознаванием множества объектов, особенно объектов, относящихся к одному классу, например таких, как лица. Однако ниже мы увидим, что это частный, но не всегда единственный случай.

Хотя большинство страдающих зрительной агнозией будут с трудом различать как лица, так и предметы, были сообщения о нескольких удивительных исключениях. Пациенты с *прозопагнозией* все еще способны хорошо узнавать предметы, но имеют огромные трудности с узнаванием или различением именно лиц (Bodamer, 1947; Meadows, 1974б). Нарушения могут быть серьезными: некоторые люди с прозопагнозией больше не могут узнавать близких членов своей семьи или друзей, а вместо этого должны опираться на другую инфор-

Блок 6.2. Как лица и предметы представляются мозгом

Имеется две основных теории о том, как зрительная система управляет обработкой и узнаванием предметов и лиц. Мозг может делать это либо *модульным* образом с разными блоками (модулями) для обработки лиц либо обработка может выполняться раздельными путями среди многочисленных областей центральной височной коры. Согласно модульной точке зрения, восприятие объектов разбито по нейронным блокам, специфическим зонам мозга, которые специализируются на обработке определенной категории объектов. Предполагают, что зона распознавания лиц (ЗРЛ) может быть специализированным модулем для обработки и распознавания правильно повернутых лиц (Kanwisher *et al.*, 1997; Tsao *et al.*, 2006). Кроме того, зона, которая отвечает за представление о месте (например, доме), кажется, также является специализированным блоком (Epstein, Kanwisher, 1998). Эта зона стала известна как парагиппокампальная область восприятия пространства (ПОП). Склонность к модульному представлению объектов не распространяется на каждый объект; фактически она в основном наблюдается только в двух вышеупомянутых случаях. Например, в человеческом мозге нет зон восприятия бананов или туфель.

Интересным поворотом модульной гипотезы является *гипотеза квалификации* (гипотеза экспертной оценки), суть которой в том, что так называемая зона распознавания лиц в действительности специализирована для распознавания объектов на высококвалифицированном уровне (Gauthier *et al.*, 2000). Вероятно, что больше всего времени мы проводим, взглядываясь в лица, чем в любой другой объект (особенно если включить рассматривание лиц в телевизоре). Остановитесь только на секунду



Рис. 6.23. Эффект переворачивания лица. Демонстрация того, как мы плохо распознаем лица, перевернутые вниз. Взглядите на эти два изображения Барака Обамы. Замечаете ли вы что-либо странное? Затем переверните страницу сверху вниз и посмотрите опять. Теперь вы должны увидеть, что одна из этих фотографий была серьезно искажена. Этот эффект, называемый эффектом переворачивания лица, показывает, как наша зрительная система приспособлена к обработке лиц, повернутых вверх

и подумайте о том, как много информации мы можем получить ото всех малейших изменений чьего-либо лица, когда мы говорим с этим человеком, и вы вскоре поймете, что вы в действительности являетесь экспертом по лицам. Было предположено, что ЗРЛ ответственна за процесс распознавания любого объекта, по которому мы являемся «экспертами». Исследования показали, что, разглядывая изображения птиц, специалисты по птицам показывают в некоторой степени большую активность в ЗРЛ, чем неспециалисты по птицам (Gauthier *et al.*, 2000). Является ли ЗРЛ специфической зоной распознавания лиц или любого объекта на высококвалифицированном уровне? Оба случая говорят о специализированных структурах, которые отличны от областей центральной височной коры и вовлечены в процесс обработки информации о предметах. Посмотрите на два лица на рис. 6.23, замечаете ли вы что-то странное? А теперь переверните книгу вверх тормашками и взгляните опять. Видите ли вы это сейчас? Это пример воздействия переворота лиц. Когда лица перевернуты вниз, мы крайне плохо идентифицируем их. Вот результат того, как мы приспособлены к восприятию лиц.

По другой гипотезе, мозг обрабатывает лица и предметы по раздельному пути среди многочисленных областей центральной височной коры. Исследование Хаксби с сотрудниками показало, что области вне зоны ЗРЛ тем не менее показывают возбуждение в ответ на лица, отличающиеся по сравнению с ответом на другие типы стимулов (Haxby *et al.*, 2001). Даже если разница в возбуждении в ответ на лица и различные предметы довольно мала во многих из этих областей, имеется достаточно информации по всем таким зонам вне зоны ЗРЛ, чтобы утверждать о наличии различий между лицами и предметами. Однако, согласно этой точке зрения, трудно объяснить нейропсихологические данные по двойному разобщению между узнаванием лиц и предметов. Одним из возможных выводов является тот, что активность высокоспециализированных по отношению к лицам нейронов в таких зонах, как ЗРЛ, может быть важна для различения слабой разницы между лицами отдельных людей. Но более распределенные формы активности вне этих высокоспециализированных по отношению к лицам областей достаточны для нахождения основных различий между лицами и предметами или, возможно, для более заметных различий между лицами (например, мужское лицо по отношению к женскому, молодое по сравнению со старым).

мацию, такую как голос или одежда, чтобы узнать этого человека. Некоторые пациенты больше не могли узнавать собственные лица на фотографии или даже отражение в зеркале.

Возникает ли прозопагнозия действительно благодаря специальному ухудшению в умении узнавать лица? Может быть, узнавание лиц просто более затруднено, чем другие формы узнавания предметов? В конце концов, лица в зрительном плане очень похожи одно на другое: каждое лицо имеет ту же самую основную форму и топологию признаков, в то время как другие предметы намного сильнее отличаются друг от друга (см. блок 6.2).

Исследования выявили несколько пациентов, которые могли находить отличия при малейшей разнице в предметах, но больше не могли различать лица. Например, фермер с прозопагнозией стал очень слабо различать лица людей, но все еще мог узнавать разных овец в своем стаде (McNeil, Warrington, 1993). Другой пациент больше не мог точно узнавать лица, повернутые вверх, но был, как ни странно, более удачлив в узнавании лиц, перевернутых вниз, что точно

противоположно нормальным действиям человека (Farah *et al.*, 1995). Что могло быть причиной этому? Согласно одной из гипотез, мозг может иметь специализированные механизмы для обработки лиц, повернутых прямо вверх, в то время как лица, повернутые вниз, обрабатываются общей системой узнавания объектов (перевернутые лица продемонстрированы на рис. 6.23). Итак, если система узнавания лиц повреждена у пациента с прозопагнозией, то эта система может привести к автоматическим ошибкам, когда пациенту предъявляются лица в нормальном положении. Однако лица, перевернутые вниз, не будут автоматически обрабатываться этой системой, позволяя, таким образом, системе распознавания предметов выполнить эту задачу.

Возможно, самые веские данные для некоторого разделения систем по распознаванию лиц и предметов получены из исследования очень необычного пациента СК с предметной агнозией, у которого были серьезные нарушения в распознавании предметов, но который мог узнавать лица, повернутые вверх, так же, как обычных людей (Moscovitch *et al.*, 1997). Удивительно, но если лица были повернуты вниз, СК становился медлительным, выполняя задание в шесть раз хуже, чем обычные участники в тех же условиях. Очевидно, что этот пациент имеет неповрежденную систему обработки нормально повернутых лиц, а система, ответственная за обработку предметов и перевернутых вниз лиц, серьезно повреждена. Взятые вместе данные о пациенте СК и больных прозопагнозией свидетельствуют о двойной связи между визуальной обработкой лиц, направленных вверх, по сравнению с обработкой предметов и лиц, перевернутых вниз.

Какой вид повреждений мозга приводит к прозопагнозии? Прозопагнозия может возникнуть в результате двустороннего повреждения областей около боковой затылочной коры, нижней височной коры и веретенообразной извилины (Meadows, 1974 б; Bouvier, Engel, 2006). В некоторых случаях к этому нарушению может привести одностороннее повреждение правого полушария. Из-за того что повреждения обычно довольно обширны и могут привести к повреждению нервных волокон, идущих к необходимой области мозга, трудно идентифицировать точное место. Тем не менее места повреждения мозга, связанные с прозопагнозией, кажется, охватывают зону распознавания лиц и простираются намного далее назад.

4.4. Повреждение дорсальных областей теменной доли

Повреждение дорсальной области теменной доли (или верхней теменной извилины) может привести к необычному изменению общего зрительного понимания, которое называют *игнорирование* и при котором пациент полностью игнорирует или не отвечает на объекты, находящиеся в противоположной половине зрительного поля (Driver, Mattingley, 1998). Пациенты с повреждением правой теменной доли могут игнорировать левую половину зрительного поля, есть только половину еды на своей тарелке или делать макияж только половины своего лица. Они также могут игнорировать звуки или прикосновения, приходящие слева.

Этот синдром напоминает случаи нарушения зрительного восприятия. Однако игнорирование встречается при отсутствии повреждения зрительной системы и может включать комбинированные нарушения, в том числе нарушения

двигательной и тактильной систем. Более того, если пациентам давали указание обращать внимание на игнорируемое поле, они иногда отвечали на эти стимулы (Posner, 1980). Поэтому данный синдром лучше отнести к дефициту *внимания*, чем к неспособности воспринимать стимулы. Без подачи специальных сигналов пациентам трудно воспринимать объекты в своем игнорируемом поле. Мы не будем уделять много времени тщательному исследованию многих интересных граней зрительного внимания, так как этому посвящена целая глава (см. гл. 8).

Двусторонние нарушения теменных областей могут привести к намного более глубокому нарушению, которое называют *синдромом Балинта*, который в основном является нарушением пространственного внимания. Он может быть охарактеризован тремя основными нарушениями: 1) *оптической атаксией*, неспособностью указать на цель; 2) *апраксией взора*, неспособностью по своему желанию переключать взгляд; 3) *симультанной агнозией*, неспособностью воспринимать более чем один объект в зрительном поле одновременно, даже если объекты занимают большую часть пространства. Люди с синдромом Балинта часто кажутся слепыми, так как в действительности они могут концентрироваться только на одной части зрительного пространства или одном объекте одновременно и находят трудным по собственному желанию переключать внимание на другие области. Эти данные опять выдвигают на первый план важность областей мозга, отвечающих за внимание, для поддержки зрительного осознания.

5.0. Связь деятельности мозга и зрительного опыта

В каждый конкретный момент в зрительной части вашего мозга возбуждены миллионы нейронов. Активность некоторых из них, вероятно, тесно связана с тем, что вы сознательно воспринимаете здесь и сейчас, в то время как активность других может быть совершенно не связана с имеющимися в настоящий момент ощущениями. Если бы ученые могли как-то изолировать нейроны, которые точно отражают сознательный опыт человека, показало бы это, какие нейроны или области мозга являются главными для сознания, а какие нет? Такие исследования проводятся для нейронов, активность которых *коррелирует* с изменениями в понимании и осознании того, что воспринимаешь, таким образом, их называют исследованиями нейробиологического соответствия сознательному состоянию (Krick, Koch, 1995).

Первая проблема, с которой сталкиваются в подобных работах, включает необходимость разделения *деятельности, запускаемой стимулами*, и *деятельности, связанной с сознательным восприятием*. Не все ответы на зрительные стимулы являются сознательными: многие зрительные зоны хорошо отвечают на стимулы, даже если животное находится под наркозом.

Как тогда можно измерить деятельность, связанную с осознанием и отдельить ее от любой возможной бессознательной активности, которая запускается самими зрительными стимулами? Для этой цели ученые могут использовать много методов. В следующем разделе мы обсудим некоторые из наиболее широко распространенных и полезных методов для изоляции нейронов, чья активность коррелирует с изменениями в зрительном осознании.

5.1. Восприятие со многими устойчивыми состояниями

Вы когда-нибудь в темноте, возможно, лежа в кровати, глядывались в странные очертания предмета на противоположной стороне комнаты? В один момент они могут выглядеть как человек, затем как некоторое странное неподвижное животное, затем как статуя из камня. После того как ваш мозг напрягается, чтобы опознать этот таинственный объект, вы в конце концов включаете свет и — подумать только, это всего лишь тусклый свет, освещдающий ваш пиджак на кресле. В этом примере, когда зрение затруднено и нечетко, восприятие делает нечто необычное: оно меняется или колеблется между разными объектами. Это пример *восприятия со многими устойчивыми состояниями*: пиджак на стуле (физическй стимул) не изменяется, в то время как ваше восприятие — да! Такой тип состояния является ценным инструментом, так как дает возможность ученым изучать изменения в зрительном осознании, независимо от любых изменений в зрительном стимуле.

Имеется много примеров моделей *со многими состояниями* или двусмысленных рисунков, которые ученые могут использовать, чтобы исследовать эти нервные связи сознания. Рисунки, которые первоначально имеют только две основные интерпретации, называются *изображениями с двумя устойчивыми состояниями* (рис. 6.24). Попытайтесь увидеть, можете ли вы воспринимать обе интерпретации каждого из двусмысленных рисунков: лицо и вазу и два вида куба Неккера. Восприятие с двумя устойчивыми состояниями также может наблюдаться, если вы зафиксируете глаза на единственной точке в центре стимула. В этом случае изображение на сетчатке и, таким образом, активность,

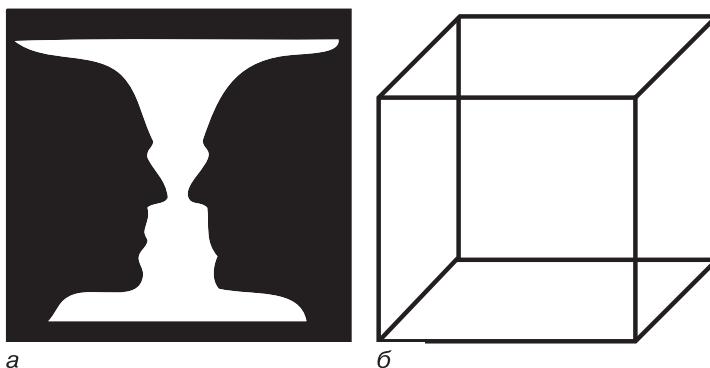


Рис. 6.24. Рисунки с двумя устойчивыми состояниями. (а) После того как вы некоторое время посмотрите на изображение, вы заметите, что имеется два его столкновения. Одно — это ваза, стоящая в центре, второе — один контур, обрисовывающий два лица, смотрящих друг на друга. Этот рисунок имеет два устойчивых состояния: пока вы смотрите на него, ваше восприятие будет колебаться между вазой и лицами. (б) Куб из проволочной рамки, обычно известный как куб Неккера, имеет две равновероятных интерпретаций расположения в пространстве. Восприятие имеет склонность к колебаниям между очертаниями самой близкой стороны, которая выступает вверх, и самой близкой стороной, которая выступает вниз. Подобно вазе и силуэтам, упомянутым выше, этот рисунок имеет два устойчивых состояния. Такая бистабильность позволяет разделить слабую стимуляцию и осознание. Физически образец не изменяется, но осознание — да!

вызываемая стимулом, являются почти постоянными во времени, в то время как ваше восприятие изменяется. Наблюдая за областями мозга, которые показывают изменения активности, взаимосвязанные с изменениями в восприятии, ученые могут установить нейробиологические взаимосвязи сознания.

5.2. Бинокулярная конкуренция: то, что вы видите, — это то, что стимулирует вас

Один из самых ярких изученных примеров восприятия с двумя устойчивыми состояниями — явление, называемое *бинокулярной конкуренцией*. Если показывать два очень разных образца, по одному каждому глазу, то из-за того, что они такие разные, мозг не может связать их вместе, как он обычно делает. То, что происходит затем, довольно поразительно: осознание одного образца длится несколько секунд, затем появляется другой образец и, по ощущению, магическим образом стирает изображение, которое было видно до этого. Кажется, что два образца борются в мозге за ваше осознанное восприятие! Если вы возьмете очки с зеленым и красным фильтрами, вы сможете узнать на опыте, что такая бинокулярная конкуренция, с помощью рис. 6.25 (a). В другом примере попробуйте объединить два образа на рис. 6.25 (б). (Чтобы их объединить, попытайтесь направить свои глаза так, чтобы два изображения казались наложенными друг на друга. Точки в центре и окружающий их квадрат сольются. Если эти демонстрационные рисунки эффективны, то вы должны увидеть один образец, в то время как другой будет полностью невидим, почти так, как если бы вы закрывали один глаз, а затем другой.)

Что происходит в мозге во время бинокулярной конкуренции? Тонг с сотрудниками (Tong *et al.*, 1998) пытались найти решение этой проблемы, концентрируясь на двух избирательных к категориям областях вентральной височной доле: ЗРЛ и ПОП. Они использовали очки с красным и зеленым фильтрами, чтобы предъявить изображение лица одному глазу, и дома — другому, при этом активность областей мозга измеряли с помощью функционального магнитно-резонансного томографа (рис. 6.25 (в)). В этом исследовании участники могли вначале воспринимать дом, затем быстро переключаться на восприятие лица, а затем обратно — что обычно для бинокулярной конкуренции (рис. 6.26 (а)). Интересно, что ЗРЛ была активна только тогда, когда испытуемые сообщали о том, что они видят лицо. Подобным образом, ПОП была активной только тогда, когда участники говорили, что они видят изображение дома (рис. 6.26 (б)). Затем исследователи физически чередовали два изображения, включая одно изображение и выключая другое. В результате, регулируемые этими стимулами ответы в ЗРЛ и ПОП были примерно такой же силы, как и те, которые были измерены во время бинокулярной конкуренции и, к удивлению, не сильнее. Кажется, что активность в этих областях мозга близко отображает то, что наблюдатель воспринимает во время конкуренции и не отражает временно подавляемый стимул, все еще возбуждающий сетчатку.

Другие исследования мозга с помощью нейровизуализации выявили, что активность на более ранних стадиях обработки зрительного сигнала тесно связана с тем, что воспринимает наблюдатель во время бинокулярной конкуренции. Например, сильные, связанные с осознанием, модуляции были найдены в V1 человека (Polonsky *et al.*, 2000; Tong, Engel, 2001) и даже в латеральном

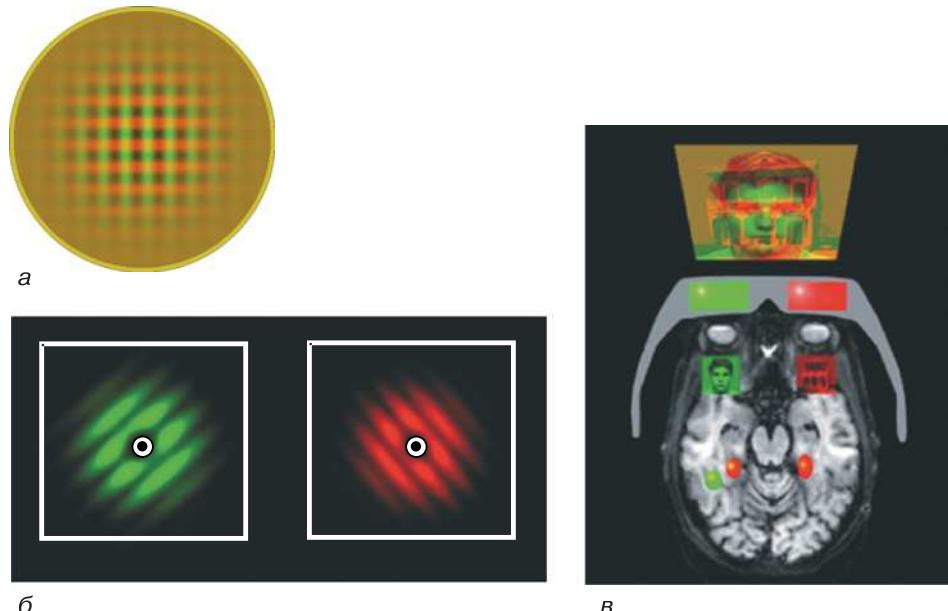


Рис. 6.25. Бинокулярная конкуренция. (а) Воспользуйтесь очками с красным и зеленым фильтрами, чтобы создать с помощью рисунка бинокулярную конкуренцию. Ваше сознание будет колебаться туда и сюда между образами, имеющими вертикальные и горизонтальные полосы. (б) Если у вас нет очков с красным и зеленым фильтрами, попытайтесь объединить эти два образца. Для этого вам нужно расположить свои глаза таким образом, чтобы два образа казались расположенным друг над другом. Окружающие их квадраты могут помочь сделать это. Постройте контуры квадратов и точку с концентрической окружностью в середине. (в) Тонг с сотрудниками (Tong *et al.*, 1998) использовал очки с красным и зеленым фильтрами для того, чтобы достигнуть бинокулярной конкуренции в фМРТ, а также области ЗРЛ и ПОП, где была найдена активность, коррелирующая с осознанным восприятием. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

коленчатом теле (Haynes *et al.*, 2005; Wunderlich *et al.*, 2005). Эти результаты подтверждают идею о том, что активность в первичных зрительных областях может быть важной для осознания, как предполагается, по *интерактивной модели*. Однако ученые все еще пытаются обнаружить, какая из моделей осознания (интерактивная или иерархическая) является лучшей для описания того, как работает мозг.

Другим подходом является обучение обезьян отвечать на доминантный образ во время бинокулярной конкуренции (рис. 6.27). Для этого требуется некоторая тренировка, закрепление навыков угощением в виде фруктового сока. Пока обезьяны сообщают о своем восприятии во время конкуренции, исследователи могут измерить активность отдельных нейронов в разных частях мозга. Были обнаружены сильные изменения активности вентральной височной коре, соответствовавшие восприятию, о котором сообщала обезьяна во время конкуренции (Sheinberg, Logothetis, 1997). Фактически около 85% нейронов, записываемых в височной доле, показали такие модуляции. Подобные работы

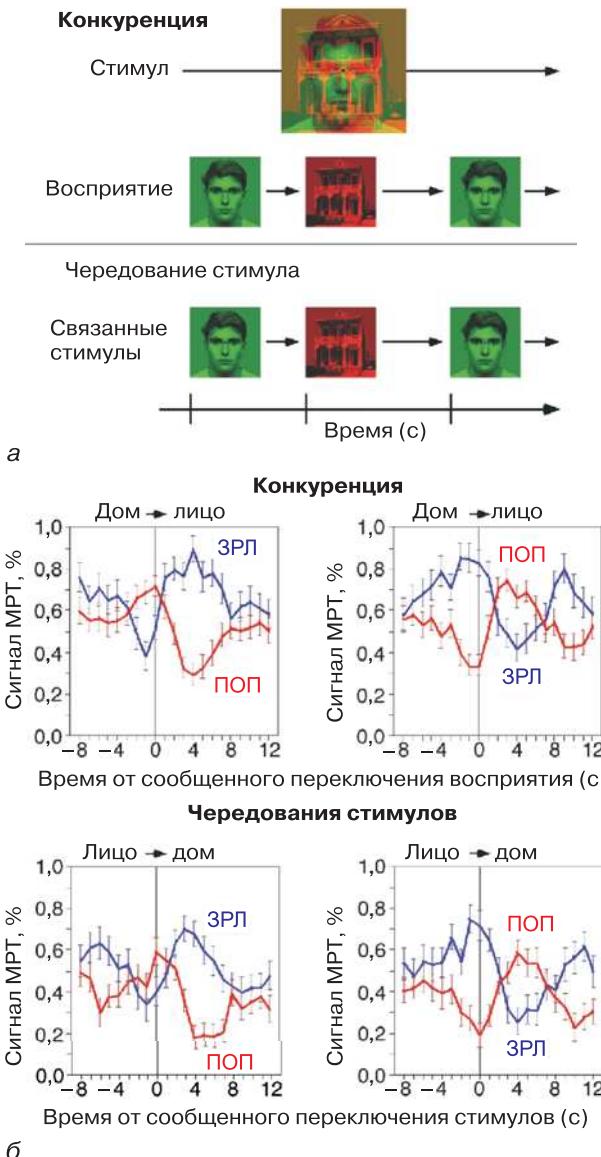


Рис. 6.26. Стимулы и данные из публикации Тонга (Tong *et al.*, 1998). (а) Верхний блок показывает состояние бинокулярной конкуренции. Человек вначале воспринимает лицо, затем дом, затем лицо и т. д. Нижний блок показывает контрольное состояние без бинокулярной конкуренции: изображения появлялись или исчезали на экране. (б) Верхний блок показывает колебания активности ЗРЛ (синий график) и ПОП (красный график), полученные во время бинокулярной конкуренции. Во время того, как каждое изображение становится доминирующим, активность в соответствующей зоне возрастает. На нижнем блоке показан нейронный ответ, полученный в тех же зонах при контролльном состоянии без бинокулярной конкуренции. Колебания активности в обоих случаях были приблизительно одинакового размера. (Источник: Tong *et al.*, 1998.)

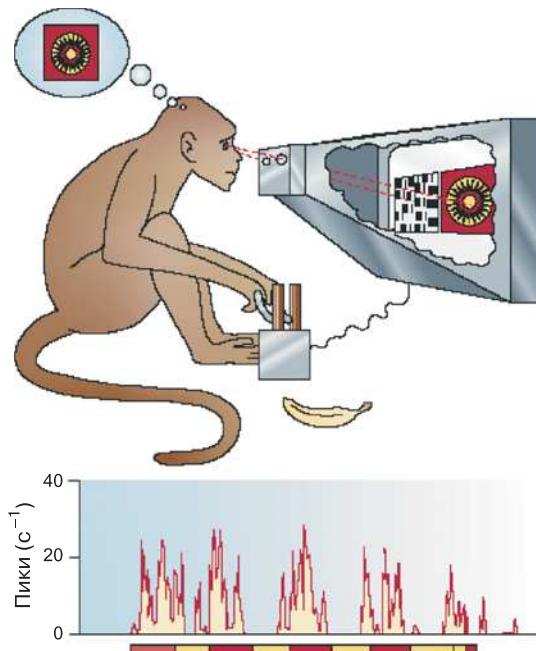


Рис. 6.27. Иллюстрация того, как обезьяна выполняет задание на бинокулярную конкуренцию в восприятии, в то время как исследователь делает запись от нейронов в мозге обезьяны, как в работе Шейнберга и Логотетиса (Sheinberg, Logothetis, 1997). (Источник: Blake, Logothetis, 2002.)

показали наличие более слабых эффектов конкуренции в первичных зрительных полях обезьян (Leopold, Logothetis, 1996), исследования, описанные выше, доказали, что действительно возможно изучать нейробиологические соответствия сознательному состоянию как у обезьян, так и у людей.

5.3. Зрительное обнаружение: видели ли вы это?

Другим способом получить разделение физической стимуляции и осознания восприятия можно в задаче на *зрительное обнаружение*. В данном случае человек должен обнаружить и сообщить, когда он или она видит определенный образ. Исследователь делает образец все более трудным и трудным для рассмотрения, поэтому в одних случаях образец может быть легко обнаружен, в других это почти невозможно, а иногда его вообще нет. Так как условия задачи все время усложняются, люди не всегда выполняют ее верно. Иногда кто-то сообщает о том, что видит образец, хотя он даже не присутствует, иногда испытуемые не замечают образец и говорят, что ничего не видят. Если такой тип экспериментов проводить с использованием фМРТ, можно увидеть шаблон, по которому активность головного мозга соответствует зрительному образу. Точно так же, если не предъявлен ни один образец и испытуемые сообщают, что они не видят изображение (*истинный отрицательный ответ*), мы не увидим тип активности мозга, соответствующий рисунку. Однако, как вы думаете, что происходит, когда кто-то ошибается? Это тот случай, когда никакого образца в действительности не предъявлено, но человек думает, что он что-то видит и сообщает: «Да, образец был там», (*ложный положительный ответ*). Интересно, что активность в зонах V1, V2 и V3 непосредственно возникает в ответ на то, что, как мы думаем, мы видели. Другими словами, в тех испытаниях, где пред-

ставлялся слабый стимул, но испытуемый не мог его обнаружить, активность в этих зонах была намного слабее (Ress, Heeger, 2003). Если не было представлено стимула, но испытуемый ошибочно думал, что слабый стимул присутствовал, оказалось, что активность V1, V2 и V3 в этих опытах была сильнее.

Как объяснить такие колебания в уровне активности от испытания к испытанию? Считают, что они обусловлены непостоянством нервной активности от опыта к опыту или *нервному шуму* в системе. Ваша память об образце может «сформировать» произвольную нервную активность, которая существует в сенсорных областях, что оказывается решающим фактором и заставляет вас думать о том, что вы видели образец. Это другой пример того, как активность головного мозга может тесно отображать необыкновенное ощущение того, что вы что-то видели, в то время когда ничего даже не было фактически представлено. Эти интересные исследования демонстрируют, что не имеет значения то, какой физический образец был предъявлен человеку; единственное, что имеет значение, — то, что происходит в мозге!

5.4. Созида́тельное восприя́тие: видеть больше, чем доступно глазу...

Если вы водите машину, то, вероятно, знаете, что такое слепое пятно: для водителя это область позади машины, которую невозможно увидеть ни в заднем, ни в боковых зеркалах. Наши глаза тоже имеют *слепое пятно* сетчатки, где аксоны ганглиозных клеток сетчатки собираются и образуют зрительный нерв, выходящий из глазного яблока (см. рис. 6.3 (б)). В слепом пятне нет фоторецепторов, и поэтому данная область не задействована в зрительном процессе.

Показать слепое пятно легко. Посмотрите на схему на рис. 6.28 (а). Закройте левый глаз, посмотрите прямо на крест правым глазом и поднесите книгу близко к своему носу. Затем медленно отодвигайте ее обратно от своего лица, продолжая фиксировать взгляд на кресте. На определенном расстоянии, которое должно быть около 30 см от страницы, вы должны заметить, как точка исчезает. В то время как изображение пятна на сетчатке передвигается к месторасположению слепого пятна, оно исчезает!

Будем надеяться, эта демонстрация оказала на вас влияние, и, возможно, вы теперь думаете: «...минуточку, если все время в моем поле зрения имеется слепое пятно, то почему я не вижу дыру, когда оглядываю все вокруг с одним

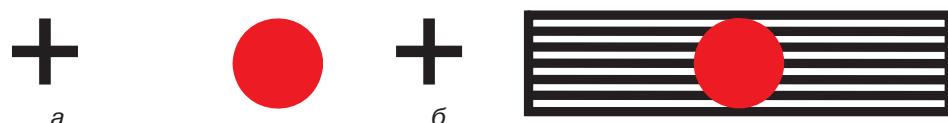


Рис. 6.28. Демонстрация слепого пятна. (а) Закройте левый глаз, посмотрите прямо на крест правым глазом и поднесите книгу близко к своему носу. Затем медленно отодвигайте ее обратно от своего лица, продолжая фиксировать взгляд на кресте. На определенном расстоянии, которое должно быть около 30 см от страницы, вы должны заметить, как красная точка исчезает. В то время как изображение пятна на вашей сетчатке передвигается к месту слепого пятна, в котором нет фоторецепторов, оно исчезает! (б) Обратите внимание, подобным же образом черные полоски заполняют место красного пятна: они соединяются, а красное пятно исчезает. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

закрытым глазом?» В действительности мозг делает нечто замечательное: он фактически **заполняет** восприятие в слепом пятне. Мозг использует зрительную информацию из окружения слепого пятна, чтобы сделать заключение о том, что должно быть в слепом пятне, и создает наше знание из того, что он «считает» там должно быть. Заполнение в месте слепого пятна является примером **созидающего восприятия** или **заполнения восприятия**.

Заполнение восприятия происходит не только в слепом пятне, но и в других частях зрительного поля. Обратите внимание, что область между цветными линиями на рис. 6.29 (а) тоже каким-то образом становится цветной. Тщательное исследование показывает, что эта область фона в действительности только белая — никакого цвета. Такая иллюзия называется *неоновым распространением цвета*, и впечатление окрашенности здесь, кажется, происходит из-за созидающих механизмов заполнения при работе зрительной коры. В последних исследованиях по сканированию мозга обнаружено, что активность в V1 больше в тех областях, в которых испытуемые воспринимали распространение неонового цвета (Sasaki, Watanabe, 2004). Предполагается, что уже нейроны в V1 могут быть важны для заполнения восприятия и нашего впечатления о цвете, даже иллюзорного.

Во время другого типа заполнения, известного как *зрительные фантомы* (рис. 6.29 (б)), наша зрительная система также может заполнять пробелы между двумя структурами. Если смотреть на рис. 6.29 (б), у вас может создаться ощущение, что вы видите темные полосы, продолжающиеся вдоль пустого пространства, даже если там вообще не представлено никаких стимулов. При использовании движущихся стимулов можно в дальнейшем усилить иллюзию зрительного фантома. Когда у нас наблюдается такой тип заполнения, корковые

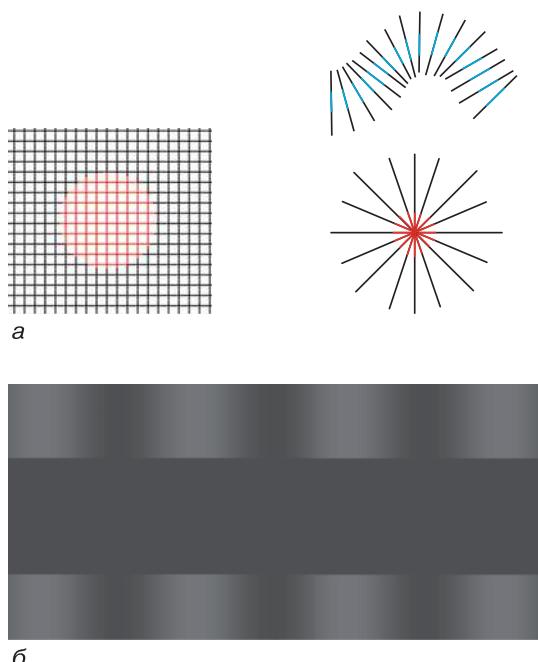


Рис. 6.29. Демонстрация заполнения восприятия. (а) В этих трех примерах фон белый, т. е. он не имеет цвета. Однако вы можете заметить, как красный и голубой стремятся заполнить его, придавая фону белый цвет. (б) Светлые и темные пятна сверху и снизу создают впечатление светлых и темных участков вдоль центральной полоски, несмотря на то что центральная полоска является однородно серой. Эта иллюзия намного сильнее проявляется при движении. (Источник: Frank Tong, с разрешения.)

области V1 и V2 отвечают таким образом, как будто в пространстве была представлена действительная структура (Meng *et al.*, 2005).

Мозг может дополнять не только цвета или шаблоны, но и движение. Если вы создадите пятно света в одном месте, а затем за ним через определенное время последует похожая вспышка в другом месте, у наблюдателей сложится впечатление об иллюзии движения — *кажущееся движение*. Подобный фокус часто используется на высоко висящих рекламных вывесках магазинов, а также лежит в основе того, почему кинофильмы кажутся такими плавными и реальными. Если вы посмотрите фильм, показанный с помощью проектора, вы обнаружите, что имеется серия кадров, которые высвечиваются на экран один за другим: впечатление плавного движения — просто иллюзия. В недавних исследованиях обнаружено, что воспринимаемый путь кажущегося движения отображается нейронной активностью V1 (Jancke *et al.*, 2004; Muckli *et al.*, 2005). Как и в предыдущих примерах с цветом и шаблоном, представляется, что мозг дополняет информацию о кажущемся движении как с точки зрения восприятия, так и с точки зрения нервного пути, даже если не происходит никакого физического движения.

Из приведенных выше примеров должно быть ясно, что мозг может активно составлять воспринимаемые образы, даже если какой-то физический стимул в определенной части зрительного поля не представлен. Создается впечатление, что заполнение происходит в первичных зрительных зонах на такой ранней стадии, как V1. Это указывает на то, что первичные зрительные зоны могут обеспечивать основу для созидательных зрительных впечатлений.

5.5. Нервные корреляции с распознаванием объектов

Какие области мозга важны для распознавания объектов? Как мы видели при изучении бинокулярной конкуренции, активность зоны распознавания лиц и парагиппокампальной области восприятия пространства тесно связана с осознанием испытуемых лиц и домов. Подобным образом, если человеку показать двусмысленную фигуру, такую, какая показана на рис. 6.24 (a), области центральной височной коры будут демонстрировать более сильную активность, когда узнавание переключается на другую интерпретацию. Например, при рассматривании изображения Рубина «лицо–ваза» переключение на восприятие лица приводит к увеличению активности в зоне распознавания лиц.

Другие исследования изучали осознание визуально скрытых объектов, которые предъявлялись на такое короткое время, что только-только могли быть распознанными. Если наблюдатели могут успешно распознать объект, высвеченный на короткое время, то активность во многих областях центральной височной коры будет больше, чем тогда, когда распознавание не было успешным (Grill-Spector *et al.*, 2000; Bar *et al.*, 2001). То же происходит, если наблюдателям показывать двусмысленное черно-белое изображение, такое как лунное лицо (рис. 6.30, справа), которое трудно распознать; если его показать в другой ориентации, активность в центральных височных областях окажется намного сильнее, когда человек осознает скрытый объект (Dolan *et al.*, 1997; McKeef, Tong, 2006). Интересно, что в большинстве исследований первичные зрительные области не показывают разницы между условиями, когда наблюдатель воспринимает объект или когда не воспринимает. Еще более удивительно, что



Рис. 6.30. Эти изображения называются лунными лицами. Изначально они были сделаны из фотографий реальных лиц. Так как эти изображения лиц можно распознать с трудом, они полезны при изучении распознавания объектов. Когда, в конце концов, люди распознают, что это лицо, произойдет увеличение нервной активности в зоне распознавания лиц. (*Источник:* Frank Tong, с разрешения.)

когда человека просто просят представить лицо, эта просьба может привести к активации зоны распознавания лиц (O’Craven, Kanwisher, 2000). Воображение места или объекта местности может активировать парагиппокампальную область восприятия пространства. Эти исследования позволяют предполагать, что простое извлечение зрительной памяти об определенном объекте может активировать области восприятия объектов.

6.0. Управление зрительным осознанием

В предыдущем разделе мы обсуждали *корреляционные методы* изучения осознанного восприятия, которые опираются на обнаружение нейробиологических соответствий сознательному состоянию. Знание, что активность в области А связана с восприятием Б (например, наблюдение движения влево), предоставляет *данные о корреляции*: область А вовлечена в отображающее его восприятие Б. Однако что-то может быть связано с определенной деятельностью, но не выражать связь причины и следствия. Например, мотор машины ревет всякий раз, когда она напряженно работает, но звук ревущего двигателя — это не то, что заставляет колеса вращаться. Глушение звука машины не остановит движение машины, а повреждение поршней — да. Чтобы предоставить дальнейшие данные о роли области мозга в сознании, мы должны иметь *данные о причинно-следственных связях*, показывающие, что иметь на активность в области А может *создать* или *нарушить* восприятие Б. В нейробиологии имеется много методов обнаружения причинно-следственных связей, которые включают возбуждающую и тормозящую активность в определенных областях мозга, как на временной, так и на постоянной основе (например, исследования при повреждениях). В следующем разделе будут представлены некоторые открытия, полученные в результате манипуляций нервной активностью и зрительным осознанием.

Электрическая стимуляция затылочной доли может вызвать субъективное зрительное восприятие или то, что называется *фосфеном*. Например, слепые пациенты, у которых имеются вживленные электроды в первичной зрительной коре, сообщали о том, что когда эту область стимулировали, у них впервые за долгие годы возникло зрительное впечатление. Когда испытуемым стимулировали небольшие участки, они сообщали о том, что видят фосфены, которые выглядели как «маленькие зернышки риса, которые удерживались на расстоянии длины руки».

Это кажется само собой разумеющимся, если мы вспомним, что язык мозга в действительности является электрическим. Нейроны сообщаются друг с другом через слабые электрические токи, поэтому, когда к группе нейронов подводится ток, неудивительно, что человек испытывает некоторое чувство. Имеется много способов это осуществить: нейроны можно электрически стимулировать во время хирургической операции, или в большем масштабе электрический ток может проходить сквозь черепную коробку. Однако один из более современных и менее инвазивных методов — это транскраниальная магнитная стимуляция (ТМС).

6.1. Транскраниальная магнитная стимуляция

Транскраниальная магнитная стимуляция, или ТМС, включает быстро генерируемое магнитное поле, внешнее по отношению к голове, которое индуцирует электрическую активность на поверхности коры головного мозга (Walsh, Cowey, 2000). Обычно это делается с использованием портативной ТМС-катушки, которую помещают на поверхности кожи головы. Когда включают электрический ток, возбуждается магнитное поле, которое инициирует нервную активность на поверхности коры головного мозга (рис. 6.31 (а)). Такая индуцированная активность может действовать либо как разновидность «зрительного стимула», либо нарушать происходящую в настоящее время зрительную активность.

6.1.1. Фосфены и стимуляция V1

Если ТМС применяют к первичным зрительным областям, получают два основных результата в восприятии. В одном случае, когда у людей закрытые глаза, они часто чувствуют слабую вспышку света, фосген. Как упоминалось выше, это относится к активации зрительных нейронов. Во втором случае вы можете воспринимать визуальную дыру или кратковременную слепую точку — временную скотому (временно возникающую область, в которой зрение понижено или утеряно) при зрительной стимуляции как раз после ТМС (Kamitani, Shimojo, 1999).

Интересно, что тип фосфенов испытуемых соответствует области ткани коры головного мозга, стимулируемой ТМС. Например, когда стимулируют V1, люди сообщают о маленьких неподвижных фосфенах. Когда стимулируют область MT (область движений), люди сообщают о движущихся фосфенах (Pascual-Leone, Walsh, 2001)!

Такие открытия, взятые по-отдельности, могут рассматриваться как данные о том, что эти области ответственны за обработку соответствующих зрительных признаков (предметы, движение и т. п.). Однако мы знаем, что большинство зон мозга связаны с большинством других областей, а нервное возбуждение может очень быстро перемещаться с одного места на другое. Следовательно, когда вы стимулируете одну область, возбуждение распространяется за ее пределы на множество других областей. Что будет, если мы используем стимуляцию ТМС во многих расположениях и в разное время? Позволит ли это получить нам данные о нервной передаче и обратной связи между нейронами?

6.1.2. ТМС и корковая обратная связь

Недавнее исследование предоставило новые данные в поддержку роли соединений по принципу обратной связи при зрительном осознании (Pascual-Leone, Walsh, 2001). Двигательные фосфены достоверно вызывались при приложении

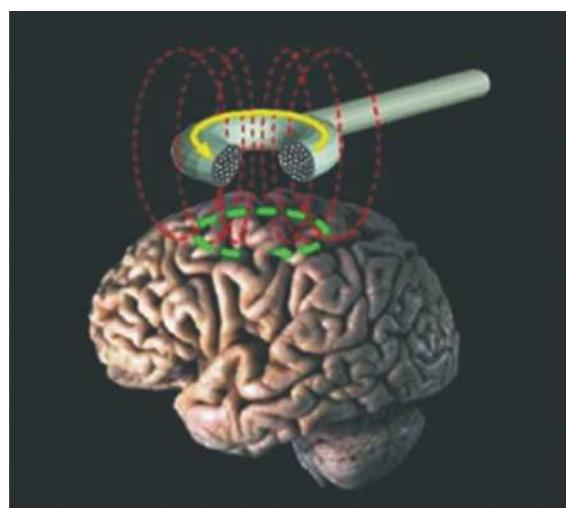
ТМС к области MT/V5 (двигательные зоны), при этом второй импульс ТМС давался либо на V1, либо в область MT через различный временной промежуток перед первым импульсом или после него. Восприятие движущихся фосфенов выборочно уменьшалось, когда стимуляция V1 проводилась через короткое время после стимуляции зоны MT (позднее на 10–40 мс), но не перед ней. Другими словами, исследователи должны были первым дать импульс в область MT, которая выше в иерархии обработки информации. Затем, через заданный промежуток времени они должны были давать импульс на зону V1, которая находится раньше в потоке обработки информации. Если второй импульс проводить позднее определенного временного промежутка, испытуемые больше не воспринимали фосфены. Предполагается, что проекции по принципу обратной связи от MT к V1 необходимы для сознательного восприятия фосфенов. Авторы исследования сделали заключение, что возбуждение *только* области MT может быть недостаточным для поддержания восприятия движения, и что возбуждение, идущее по принципу обратной связи к зоне V1, может быть необходимым для зрительного осознания. Эти полученные данные обеспечили поддержку интерактивной теории зрительного осознания.

Исследование с помощью ТМС слепозрячего пациента ГИ (напомним, что пациенты со слепозрением обычно имеют большие поврежденные участки V1) помогло получить некоторые данные в пользу модели обратного возвращения сигналов по принципу обратной связи при зрительном осознании (Cowey, Walsh, 2000). У ГИ стимуляция зоны MT вызывала движущиеся фосфены только при прикладывании к полуширию, содержащему неповрежденную зону V1, а не к стороне с поврежденной корой V1. Итак, даже если зона MT была абсолютно неповрежденной в коре обоих полушарий, стимуляция MT с той же стороны головы, что и поврежденная V1, не приводила к восприятию фосфенов. Наоборот, движущиеся фосфены успешно вызывались у всех исследованных здоровых испытуемых так же, как и у ослепших из-за нарушений сетчатки пациентов. Дальнейшее тестирование интерактивной модели призвано выявить, может ли прямая стимуляция коры в экстрастриарных областях вызывать фосфены у пациентов с повреждением V1.

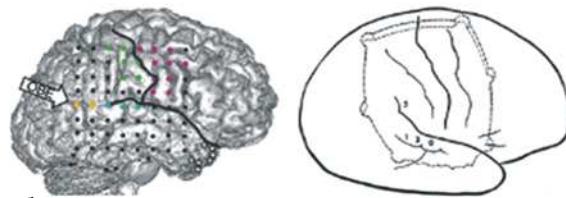
Другой замечательный пример модуляции зрительного осознания пришел из исследования, в котором ученые стимулировали непосредственно нейроны в мозге обезьяны (Salzman *et al.*, 1990). Как мы упоминали выше, нейроны в области коры MT избирательно отвечают на определенные направления движения, а нейроны, которые задействованы в сходных направлениях, имеют тенденцию собираться в кортикальные колонки. Другими словами, только определенная группа нейронов в MT может быть высоко активна при предъявлении обезьяне объекта, движущегося направо. В этом эксперименте исследователи непосредственно стимулировали некоторые из избирательных к направлению нейронов в зоне MT обезьян. Они делали это в то время, когда животное рассматривало неопределенные (имеются в виду по направлению движения) точки, двигающиеся по многим возможным направлениям при проведении задачи на распознавание движения. Эта микростимуляция влияла на решение животного таким образом, что оно выбирало то направление движения, за которое типично отвечали стимулируемые нейроны. Другими словами, все происходило так, как будто стимулирование нейронов приводило к более сильному восприятию это-

го определенного направления движения, достаточному для того, чтобы четко изменить впечатление обезьяны о движении, если движение в стимуле было довольно неопределенным.

Первой стимуляцией могут быть вызваны намного более сложные воспринимаемые впечатления, например те, которые можно назвать *впечатлениями нахождения за пределами тела*. Пациентка, больная эпилепсией (из-за серьезности ее состояния с электродами, временно имплантированными в ее мозг), сообщала о таких впечатлениях. Когда стимулировали два конкретных электрода над соединением височной и теменной долей (см. рис. 6.31 (б)), она говорила о новом чувстве падения или полета (Blanke *et al.*, 2002), описывая ощущения «падения с высоты». Более сильная стимуляция приводила к тому, что пациентка сообщала о явном впечатлении нахождения вне тела: она рассказывала о том, что видит свое тело сверху лежащим на постели, правда не видела своего лица, а только туловище. Это открытие важно, потому что угол, с которого по ее сообщениям она видела свое тело, отличался от угла, с которого она обычно его видела. Предполагается, что обычные ощущения (ее нормальный взгляд на тело) могут быть объединены, чтобы образовать неизвестные ощущения видения собственного тела с разных углов. Эта идея имеет удивительные последствия для сенсорных впечатлений, так как позволяет предполагать, что опыт внутреннего происхождения не просто должен быть повторением предыдущих воспринимаемых событий.



а



б

Рис. 6.31. Стимуляция мозга. (а) Катушка транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС) над мозгом. Пунктирные линии показывают магнитное поле и область ткани, на которую оно действует. ТМС является ценным инструментом для исследования причинно-следственной связи между активностью мозга и зрительным осознанием. (б) Во время стимуляции этой группы электродов пациентка сообщила о том, что у нее создалось впечатление, что она находится выше собственного тела — «впечатление нахождения вне своего тела». (Источник: Blanke, Logothetis, 2002.)

Исследования с помощью стимуляции позволяют ученым точно определить причинно-следственные взаимосвязи и таким образом обнаружить, какие области мозга ответственны за то, что мы видим. По существу, это похоже на установление контроля над действиями мозга. Прямой стимуляцией коры в обход чувствующих органов, таких как сетчатка, можно будет определить, какие участки мозга непосредственно связаны с воспринимаемым зрительным опытом.

6.2. Бессознательное восприятие

Как что-либо может одновременно быть бессознательным и все еще называться восприятием? Не означает ли факт, что вы не знаете чего-либо, то, что ваш мозг не смог обработать или идентифицировать этот стимул? В настоящем контексте мы используем термин *бессознательное восприятие* по отношению к ситуациям, когда люди сообщают о том, что они не видят подаваемый стимул, но их поведение или активность мозга дают основание предполагать, что определенная информация о невоспринимаемом стимуле была в действительности обработана мозгом. Нервная активность не всегда приводит к осознанию. Нейроны могут возбуждаться по пути специальному для данного стимула на многих уровнях мозга, но эта активность бывает недостаточно сильной, длится недостаточно долго или не включает достаточное количество нейронов или участков мозга, чтобы это привело к осознанию. Один из лучших примеров — запись нейронной активности животных под наркозом: зрительные нейроны во многих областях мозга могут все еще показывать высокие избирательные ответы на стимул. В этом разделе мы узнаем, что даже когда человек полностью пробужден и находится в сознании, бессознательная обработка зрительных сигналов также происходит во многих случаях.

В предыдущем разделе вы узнали о том, как действует принцип «то, что ты видишь, — это то, что стимулирует тебя» во время бинокулярной конкуренции. Другими словами, если вы осознаете определенный стимул, то нейроны вашего мозга, которые представляют этот шаблон, становятся высоко активными. Однако здесь мы узнаем, что противоположное утверждение не всегда является правдой. Если у вас отмечается некоторая активность в данной области мозга, это не означает, что вы обязательно воспринимаете этот стимул. Без *достаточной* активности в *определенной* области мозга осознание может быть недостаточным, и в результате произойдет бессознательное восприятие.

Когда два разных стимула мгновенно появляются на достаточно короткое время в быстрой последовательности, зрительная система не сможет больше разделить эти два стимула. Вместо этого то, что воспринимают люди, является смешением или слиянием двух изображений. Например, если мы должны предъявить вам красный квадрат, а затем за ним быстро следует зеленый квадрат, то, что вы можете воспринимать, является комбинацией этих двух: желтый квадрат. Этот метод может быть использован, чтобы представить невидимые образы, такие как лицо или дом, путем вспышек красных контуров на зеленом фоне для одного глаза и противоположных цветов для другого глаза (рис. 6.32). При предъявлении испытуемым таких изображений и при помощи магнитно-резонансного сканера область, ответственная за узнавание лиц, наиболее сильно отвечала на лица, а парагиппокампальная область восприятия пространства больше отвечала на дома, даже если испытуемые не осознавали

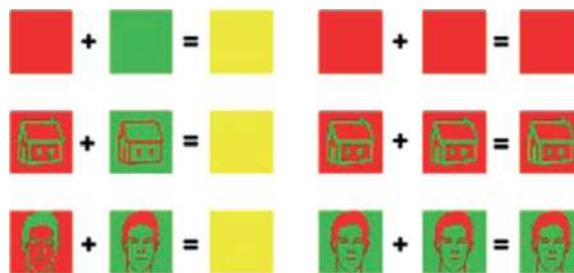


Рис. 6.32. Красный + зеленый = желтый. Красный и зеленый цвета соединяются и образуют квадрат желтого цвета. Таким образом, изображение дома или лица становится невидимым при его коротком показе по одному каждому глазу. Однако мозг все еще отвечает на эти невидимые образы. (Источник: Moutoussis, 2002).

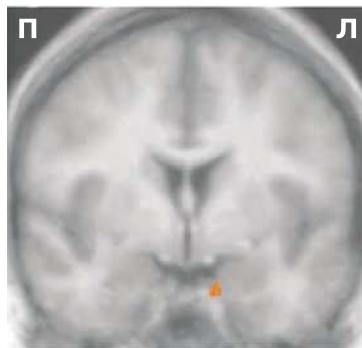
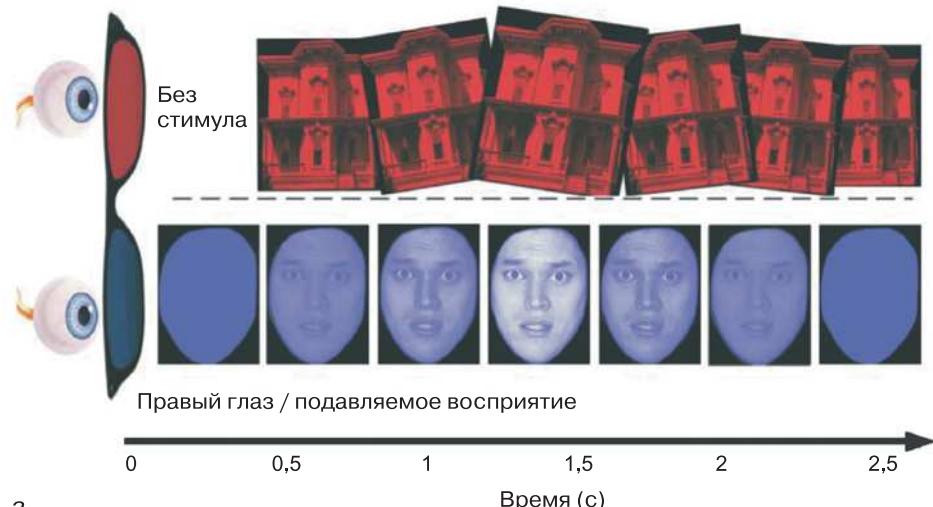
эти изображения (Moutoussis, Zeki, 2002). Это пример бессознательного восприятия. Активность вентральных височных частях мозга могла быть разной до определенной степени в зависимости от того, что предъявлялось, лицо или дом, даже если испытуемый не мог на словах определить разницу. Поэтому из-за того, что область имеет некоторую активность, нельзя делать вывод, что мы осознаем то, что отображают области мозга. Возможно, этот уровень активности еще недостаточен. Более сильный ответ в этих областях мозга был обнаружен, когда единственное красно-зеленое изображение показывалось так, что его было четко видно.

Зона МТ (область мозга, специализирующаяся на обработке движения) также отвечает на невоспринимаемое движение. Когда движущийся стимул предъявляется далеко на периферии зрительного поля и поле наполнено другими стимулами, область МТ все еще отвечает на движение, даже если испытуемые не осознают это движение (Moutoussis, Zeki, 2006). В проведенном этими авторами эксперименте движущийся стимул был окружен с двух сторон мерцающими стимулами, что делало зрительное пространство таким заполненным и загроможденным, что испытуемые не могли видеть движение на экране. Хотя МТ отвечала в некоторой степени на воспринимаемый движущийся стимул, она возбуждалась намного сильнее, когда находящиеся вокруг мерцающие сигналы были удалены, а движущийся стимул ясно воспринимался.

В других исследованиях ученые использовали бинокулярную конкуренцию (которую мы обсуждали в предыдущем разделе), чтобы делать невидимыми изображения испуганного лица (рис. 6.33 (a)). Выражения лиц содержали эмоциональную составляющую, хотя испытуемые никогда не осознавали то, что они видят лица. Миндалина, область мозга в медиальной височной доле, которая в норме отвечает на эмоциональные стимулы, также отвечала на невидимые испуганные лица (Pasley *et al.*, 2004). На рис. 6.33 (б) изображен график активности в миндалине: красная линия представляет собой ответ миндалины на изображения эмоционального лица.

Ясно, что многие области мозга могут продолжать демонстрировать активность на специфические стимулы, несмотря на тот факт, что мы не осознаем их. Это подтверждает гипотезу, что даже если область мозга обрабатывает стимул, это не означает, что мы будем воспринимать этот стимул. А что если нервной активности в данной области недостаточно, чтобы в результате появилось осознание? В большинстве таких исследований большая активность наблюдалась, когда испытуемые осознавали стимул, чем когда не осознавали. Следовательно, минимальный уровень активности может быть необходим, чтобы различать

Левый глаз/доминантное восприятие



б

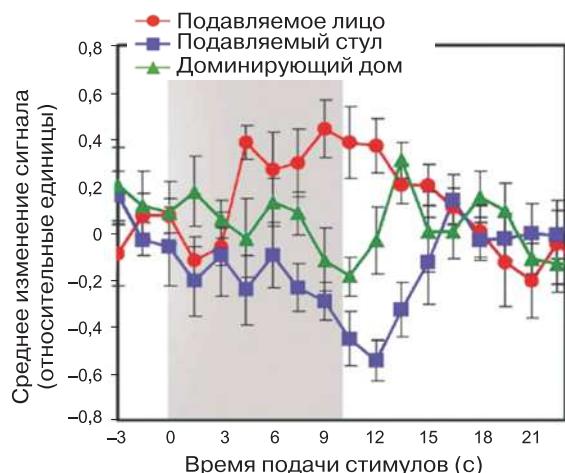


Рис. 6.33. Эмоция все еще воспринимается, но не изображение лица. (а) Схематическое изображение стимула, используемого в исследовании Пэсли (Pasley *et al.*, 2004). Красное здание, которое предъявлялось левому глазу, скрывало от осознания лицо, предъявляемое правому глазу, как в случае бинокулярной конкуренции. Лица имели эмоциональные выражения. (б) Этот график показывает активность мицдалины (область эмоционального ответа мозга). Красный график показывает, что активность мицдалины увеличивается, когда предъявляются эмоциональные лица, даже если они находятся за пределами восприятия. Мозг не может видеть лицо, но он может определять эмоцию. (Источник: Pasley *et al.*, 2004.)

осознание и его отсутствие. Уровень нервной активности ниже определенной пороговой величины, может быть недостаточным, чтобы в результате произошло осознание стимула.

Эта идея о нервном пороге для зрительного осознания прекрасно подходит как для иерархической, так и для интерактивной моделей зрительного осознания, которые мы обсуждали ранее. Для иерархической модели подходящий уровень нервной активности должен поддерживаться в зрительных областях высшего порядка для осуществления процесса осознания. В интерактивной модели должны осуществляться сигналы обратной связи, чтобы поддерживать нервную активность на каждом уровне обработки, что приводит к активности, которая превышает пороговый уровень для осознания зрительных образов в многочисленных областях мозга. Подводя итог, мы можем заключить, что, по крайней мере, две вещи необходимы для зрительного осознания: 1) активность в надлежащих нейронах и областях мозга и 2) активность, которая превышает критический порог. Дальнейшие исследования смогут показать, какая из этих моделей лучше описывает основы зрительного осознания в головном мозге.

7.0. Заключение

Зрение, возможно, один из самых важных способов получения ощущений. Именно ему была посвящена большая часть исследований. За последнее десятилетие или около того ученые изучили огромное количество информации о нервных корреляциях сознательного и бессознательного восприятия и каким образом повреждения различных областей головного мозга могут нарушить специфические стороны зрительного сознания. С этим открытием согласуется тот факт, что первичная зрительная кора представляется нам важной для способности воспринимать любую зрительную информацию вообще, в то время как высшие области мозга могут быть важными для восприятия определенных зрительных признаков или предметов. Современные данные поддерживают как иерархическую, так и интерактивную теории зрительного осознания. Будущие исследования улучшат наше понимание того, каким образом головной мозг обусловливает наши субъективные зрительные ощущения.

В этой главе мы проследили функциональные свойства нейронов, то, как зрительные сигналы распространяются от сетчатки к первичной зрительной коре и далее к высшим областям по дорсальному иентральному зрительным путям. При продвижении вверх по зрительному пути рецептивные поля постепенно становятся больше и отвечают на более сложные стимулы, следуя иерархической организации зрительной системы.

V1 выборочно реагирует на многие зрительные особенности, включая ориентацию, движение и бинокулярное различие. Повреждение V1 может серьезно понизить или нарушить осознанное зрение (осознанные зрительные стимулы), хотя оставшаяся активность в экстрастриарных областях может поддерживать способность определять зрительные события даже без того, что они осознаются: состояние, называемое слепозрением. Экстрастриарные зрительные области (находящиеся вне V1) кажутся важными для восприятия специфических зрительных особенностей: зона V4 важна для восприятия цвета, а зона MT для восприятия движения. Повреждение данных зон может привести к выборочно-му ухудшению в восприятии этих особенностей более высокого уровня в визуальном мире.

Согласно иерархической теории, экстрастриарные области более высокого порядка тесно связаны с зрительным осознанием, в то время как V1 — нет. В противоположность тому, интерактивная теория подчеркивает, что сигналы обратной связи к V1 могут быть важны для осознания. Современные данные подтверждают обе теории.

Повреждение дорсального пути может привести к *зрительной атаксии* (ухудшению зрительного сопровождения действий) или *зрительному игнорированию*. Повреждение центральной височной коры может привести к ухудшению зрительного восприятия, узнаванию предметов или лиц. Пациенты с повреждениями мозга в областях центрального и дорсального путей, показывают разобщение между сознательным восприятием основных форм и ориентацией и способностью выполнять зрительно направляемые действия.

В центральной височной коре некоторые области мозга, такие как зона ЛЗК (латерального затылочного комплекса), по всей вероятности, играют основную роль в узнавании предметов, в то время как другие зоны, такие как зона распознавания лиц (ЗРЛ) и парагиппокампальная область восприятия пространства (ПОП), вероятно, играют более специализированные роли. Многие исследования показывают, что активность в этих областях тесно связана с сознательным восприятием объектов. Тем не менее данные по бессознательной обработке сигналов могут быть найдены по многим областям мозга, включая предметные области высокого уровня.

8.0. Задания и упражнения к главе 6

- Для схематического изображения мозга на рис. 6.34:
 - Скопируйте рисунок мозга. В какую сторону он направлен?
 - Определите зрительные области (отмечены) и некоторые из выполняемых ими функций.
 - Можете ли вы обозначить цветом дорсальный и вентральный пути? Какова разница между их функциями?

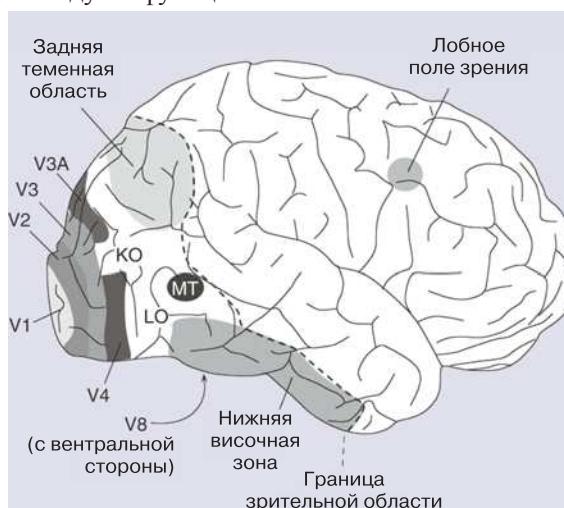


Рис. 6.34. Зрительные области коры головного мозга человека. (Источник: Rosa, 2002.)

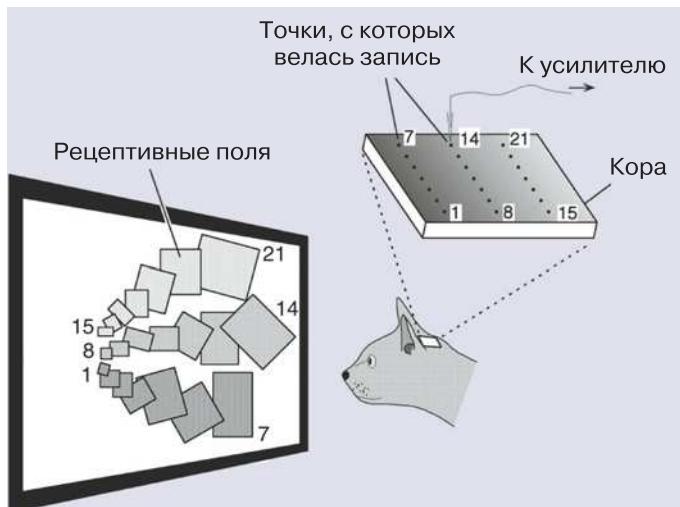


Рис. 6.35. Запись активности мозга кота. (Источник: Rosa, 2002.)

2. Можете ли вы описать своими словами, что происходит на рис. 6.35? Что видит в данное время кот? Какие зрительные области, по всей вероятности, вовлечены в этот процесс? Какие нервные механизмы улучшают способность кота воспринимать контраст и границы?
3. Для рис. 6.36:
 - а) Нарисуйте каждый рисунок в цвете.
 - б) Что мы можем узнать из (а)? Какие части зрительной коры, по всей вероятности, вовлечены в процесс?
 - в) Как насчет (б)? Вероятно ли, что вовлечены другие зоны зрительной коры, чем в (а)?
 - г) Для третьего изображения на рисунке, что воспринимает испытуемый в опыте? Почему цвета выглядят так, как будто их смешали? Какова цель эксперимента и каковы результаты?
4. Вопрос для обдумывания: как мы можем сравнить осознаваемый и бессознательный зрительные стимулы?

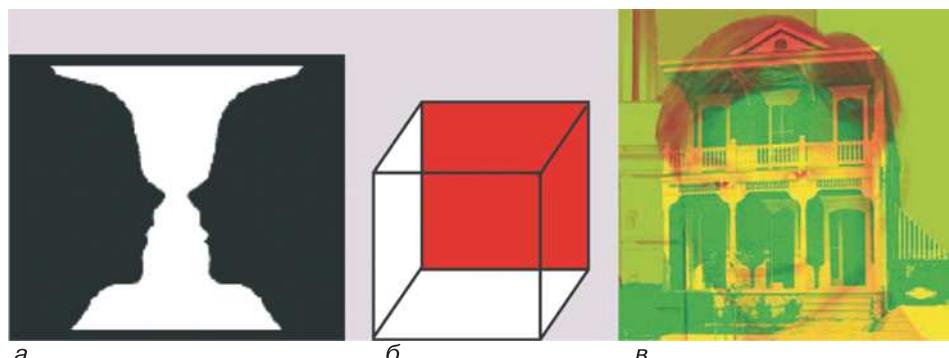
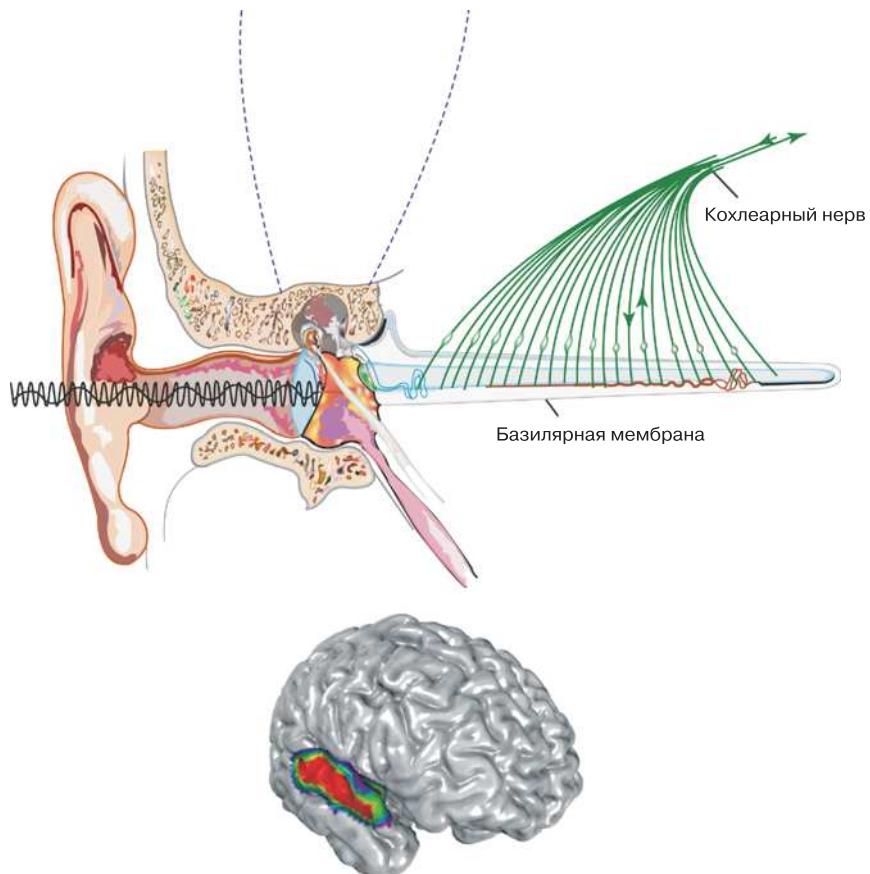


Рис. 6.36. Зрительная неопределенность. (Источник: Kim, Blake, 2005.)

Счастливым случаем был тот факт, что уже во времена Гельмгольца великие анатомические открытия, сделанные Корти и другими, дали ясно понять, что наиболее важной вибрирующей тканью для слуха является базилярная мембрана внутреннего уха, так как клетки, на которых оканчиваются нервные волокна, расположены на этой мемbrane... вопрос о том, как мы слышим, был в значительной степени сведен к механической проблеме: каким образом вибрирует базилярная мембрана, когда барабанная перепонка подвергается воздействию синусоидальным тоном?

Бекеши, Лекция на вручении Нобелевской премии



Слуховая система на самом деле начинается глубоко внутри слухового канала на барабанной перепонке. Колебания воздуха, являющиеся быстрыми сжатиями и расширениями воздуха, заставляют вибрировать барабанную перепонку, которая передает механические колебания дальше, что заканчивается возбуждением рецепторов (волосковых клеток), расположенных на базилярной мембране. Нервные окончания, иннервирующие волосковые клетки, собираются вместе, образуя слуховой нерв, который проходит через несколько структур, прежде чем достичь коры. Слуховая система чрезвычайно чувствительна, способна зафиксировать даже колебание молекул воздуха в очень тихой обстановке. (Источники: (вверху) Standring, 2005; (внизу) Ramachandran, 2002.)

Глава 7

Слух и речь

Содержание

1.0. Введение	303
1.1. Модель обработки информации	304
1.2. Основы звука и слухового восприятия.	307
2.0. Центральная слуховая система	312
2.1. Пути передачи слуховой информации	312
2.2. Слуховая кора	315
3.0. Функциональное картирование обработки слуховой информации	323
3.1. Первичная слуховая кора	323
3.2. Роль височной области в декодировании слухового сигнала.	324
3.3. Корковые системы «что» и «где»	325
4.0. Восприятие речи	336
4.1. История вопроса.	337
4.2. Ранние теории восприятия речи	340
4.3. Функциональное картирование специфических речевых процессов	342
4.4. Связь восприятия и формирования речи	343
4.5. Повреждения систем восприятия речи	344
4.6. Рабочая модель мозговых механизмов восприятия речи	349
5.0. Восприятие музыки	352
5.1. Этапы слуховой обработки музыки	352
5.2. Отдельная система для музыкального восприятия.	353
6.0. Обучение и пластиность	355
6.1. Пластиность, связанная с депривацией	356
6.2. Пластиность, связанная с обучением	356
6.3. Пластиность, связанная с профессиональными навыками	358
7.0. Сознание и слуховые образы	358
7.1. Слуховое сознание во время сна и седативного состояния	359
7.2. Слуховое воображение	360
8.0. Заключение	361
9.0. Задания и упражнения к главе 7	362
9.1. Контрольные задания.	362
9.2. Графические упражнения	362
9.3. Литература	363

1.0. Введение

В этой главе речь пойдет о том, как мы слышим — от самых простых звуков и до сложноорганизованной речи и музыкальных симфоний. Мы начнем с основной информации о том, как происходит обработка звукового сигнала: от уха

через восходящие слуховые пути к слуховой коре головного мозга. Затем мы отдельно обсудим обработку таких особых типов акустических сигналов, как речь и музыка. Как вы можете представить, особенности восприятия звуков изменяются у человека по ходу жизни. Это может быть заметно на примере звуков речи, восприятие которых преобразуется по мере того, как в детстве мы учимся говорить. Вы также можете предположить — и будете правы! — что нейрональные системы, которые лежат в основе обработки звуковой информации у профессиональных музыкантов или лингвистов, знающих несколько языков, могут отличаться от тех, которые мы находим у обычных людей. В связи с этим мы обсудим, как на мозговую организацию слухового восприятия влияет обучение, как она изменяется с течением жизни и какими могут быть ее индивидуальные особенности у разных людей. Более того, обработка звуковой информации не может существовать изолированно от всего остального — то, что мы слышим, связано с тем, что мы видим и воспринимаем на ощупь, и все это вместе связано с тем, что хранится у нас в памяти.

1.1. Модель обработки информации

Окружающий нас мир полон шума, разные типы звуков достигают наших ушей в одно и то же время. Представьте себе большую аудиторию перед тем, как начнется лекция: раздаются голоса, скрипят стулья, двери открываются и закрываются, шумят застежки-молнии от студенческих рюкзаков, учебники с грохотом опускаются на столы. Все эти звуки попадают к нам в уши одновременно, однако для нас не составляет труда воспринимать их по отдельности. Такое разложение всей слуховой информации на отдельные акустические «объекты» называется слуховой анализ сцены (ASA, auditory scene analysis), и именно оно лежит в основе понимания того, как слуховая система декодирует сложноорганизованное звуковое окружение (Bregman, 1990). В этой главе мы обсудим, как расшифровывается информация о таком типе звуковой сцены. Мы начнем с рассмотрения процессов, протекающих внутри слуховой системы, а также их взаимодействия с другими корковыми и подкорковыми системами.

1.1.1. Рабочий диапазон воспринимаемых звуков

В гл. 2 была рассмотрена общая модальностная модель работы мозга (modal model). Для описания принципов работы слуховой системы можно использовать те же основания: существуют сенсорные (звуковые) стимулы, которые поступают в систему и помещаются в специальное хранилище (эхоическая память), где содержатся короткое время (рис. 7.1). Процессы произвольного внимания позволяют выбрать из всех поступивших стимулов какую-то часть, которая затем подвергнется дальнейшей обработке. На этой стадии информация о только что поступивших сенсорных стимулах взаимодействует с уже имеющимся опытом и знаниями, а также с информацией от других сенсорных систем. Кроме того, важную роль играет конечная цель — действие, которое предстоит исполнить в связи с этой информацией, — она оказывает определенное воздействие на то, как информация кодируется и как она будет храниться. Важно отметить, что описанная модель предполагает не односторонний процесс, в котором информация о звуке поступает в систему, декодируется, «понимается», а потом записывается в долговременной памяти. В течение всего времени анализа стимулов



Рис. 7.1. Рабочая схема слуховой обработки на основе общей рабочей схемы, представленной в гл. 2. Входящие сенсорные сигналы, такие как звук голоса или звонок мобильного телефона, поступают в систему (см. красные стрелки слева). Есть ранние влияния восходящих и нисходящих процессов, относящихся к вниманию. Сенсорные входы связаны с рабочей и долговременной памятью, а также с двигательной системой. Важно помнить, что процессы, обеспечивающие функцию слуха, — это высокointерактивные и интегративные процессы с прямыми и обратными связями

в слуховой системе происходит взаимодействие как между ее собственными частями, так и между другими сенсорными, когнитивными, моторными системами и системами памяти. Анатомия и морфология слуховой системы, которая включает в себя несколько последовательных этапов анализа, восходящие пути от уха к коре больших полушарий, нисходящие пути, по которым информация поступает назад к периферической нервной системе, а также большое количество параллельных путей обработки информации, — все это отражает разнообразие и сложность связей внутри и вне слуховой системы.

1.1.2. Ограниченные и имеющие большую емкость возможности

Как уже обсуждалось в гл. 1, мозговые процессы, с одной стороны, достаточно ограничены, а с другой, имеют очень большие возможности. Это действительно и для слуховой системы. Существуют определенные нарушения в декодировании звуковых стимулов. Например, если отрывок речи предъявляется через наушники, можно легко различать каждое отдельно произносимое слово. Однако, если два разных речевых потока предъявляются в два уха одновременно, становится очень трудно прислушиваться к каждому. На самом деле мы выборочно слушаем или один речевой поток, или другой (Broadbent, 1982). Таким образом, возможности слуховой системы ограничены для восприятия сложных звуковых стимулов, и определенную роль в этом процессе играют центральные мозговые механизмы, которые могут направлять внимание на те или иные аспекты звукового окружения. Но наша способность к изучению новых звуков или

акустических объектов (таких как слова, например) неизменна на протяжении жизни и представляется практически неограниченной: средний словарный запас взрослого человека составляет более 100 000 слов. То же самое справедливо и в том, что касается узнавания новых мелодий, а также голосов друзей и знакомых. Получается, что, несмотря на существование ограничения восприятия звуков, как только они восприняты, наша возможность их запомнить оказывается безграничной.

1.1.3. Порядок величин и уровни анализа

Как и в других мозговых системах, в слуховой системе обработка информации идет на разных уровнях: от индивидуальных волосковых клеток на периферическом уровне, через отдельные нейроны слуховой коры к распределенным нейронным сетям, включающим разные отделы мозга. Слуховая система изучается на каждом из этих уровней как на человеке, так и на животных. В этой главе мы рассмотрим те факты, которые относятся к разным уровням. Однако наибольшее внимание мы уделим данным, которые связаны со слуховой системой в целом. Эти данные получены с помощью методов нейровизуализации: ПЭТ (позитронно-эмиссионной томографии), яМРТ (ядерной-магнитно-резонансной томографии), фМРТ (функциональной магнитно-резонансной томографии), МЭГ (магнитоэнцефалографии) и ЭЭГ (электроэнцефалографии). Изобретение неинвазивных методов исследований произвело революцию в области когнитивных нейронаук и психологии. До этого данные получали в экспериментах на животных, поведенческих и психофизических экспериментах на здоровых людях, а также анализировали особенности восприятия звуков и речи у больных, мозг которых по той или иной причине поврежден (механические повреждения, опухоли, удары). Возможность исследовать мозговые процессы у здоровых людей позволила получить большое количество новых данных. Кроме того, появилась возможность изучать системы, которые широко распределены по всему мозгу, такие как, например, речевая система.

1.1.4. Время

Время — это один из ключевых аспектов для обработки слуховой информации: в отличие от зрительной системы все процессы в слуховой системе растянуты во времени. Самым сложным для обработки типом сигнала по праву считается речь: различия между фонемами /b/ и /p/ заметны только на промежутке времени около 20–30 мс. Тем не менее слуховая система справляется с такой задачей даже в относительно зашумленных условиях (Gage *et al.*, 1998, 2002).

Таким образом, система распознавания звуков речи имеет высокое разрешение в области быстрых и тонких изменений на уровне фонем. Однако для речевой системы в целом необходимо также анализировать информацию на более длительных временных промежутках: на уровне слогов и ударений (например, различия в ударениях между словами) изменения происходят со временем порядка 200 мс; интонационные изменения (такие как изменение интонации на вопросительную), которые важны для восприятия целых предложений — со временем около 1–2 с. Каждое из этих временных окон — 20, 200, 2000 мс — оказывается критичным для анализа информации о речевых звуках. Результат такого анализа необходим для целого комплекса процессов, которые лежат в основе преобразования звуков речи в единицы осмыслинной информации (рис. 7.2).

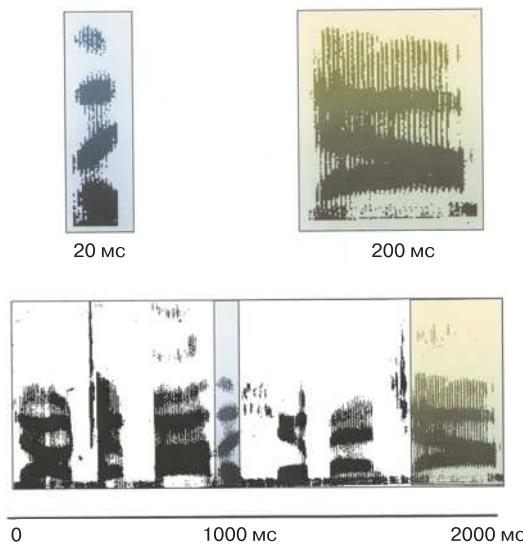


Рис. 7.2. Спектrogramма — это отображение связанных со звуком особенностей речи. По оси x отложено время, по оси y — частота. Более темные участки соответствуют большей интенсивности. Речь включает в себя гармоническую компоненту (форманты) в специфических областях в спектральном (основанном на частоте) аспекте спектrogramмы. Здесь представлена спектrogramма, показывающая три наиболее существенных для расшифровки речи временных масштаба. Вверху слева: детали помех, возникающих при произнесении согласных, масштаб 20 мс. Вверху справа: детали форманты, возникающей при произнесении слов, масштаб 200 мс. Внизу: предложение, масштаб 2000 мс

Перед обсуждением того, как мозг анализирует информацию о своем звуковом окружении, состоящем из человеческих голосов, звуков природы и музыки, нам надо разобраться в базовых характеристиках звука и слуха. Мы начнем с физических характеристик звуковых стимулов и того, как они связаны с характеристиками психологическими. После этого мы перейдем к процессам, протекающим на разных стадиях периферического слуха, и подкорковым механизмам извлечения ключевых для слуховой системы признаков.

1.2. Основы звука и слухового восприятия

1.2.1. Физические свойства звука

Каким образом слуховая система человека превращает набор звуков в понятную речь или узнаваемые мелодии? Давайте вспомним, каким образом мы воспринимаем простые звуки на уровне уха. С точки зрения физики, звук представляет из себя колебания, которые вызваны движением объекта в пространстве. Мы слышим не сами колебания, а то, как они распространяются в пространстве в виде звуковых волн, а затем вступают в контакт с нашими ушами.

Базовым кирпичиком, из которого строятся все остальные звуки, является синусоидальная волна. Три ее основных физических аспекта — частота, интенсивность и время. Частота звука — это характеристика звуковых колебаний, она измеряется как количество колебаний в секунду, единица частоты — 1 Гц. Человеческое ухо способно воспринимать звуки в широком диапазоне частот, в среднем от 20 до 20 000 Гц. Интенсивность синусоидального звука отражает амплитуду (или смещение) звуковой волны за один цикл (или период) колебаний. На рис. 7.3 (слева) показан синусоидальный тон с частотой 1000 Гц, на оси абсцисс отложено время, на оси ординат — интенсивность. На том же рисунке справа — тот же тон с частотой по оси ординат и временем по оси абсцисс. Обратите внимание, что спектральная энергия синусоидального тона ограничена узкой полосой только в области частот, равной частоте тона. В связи

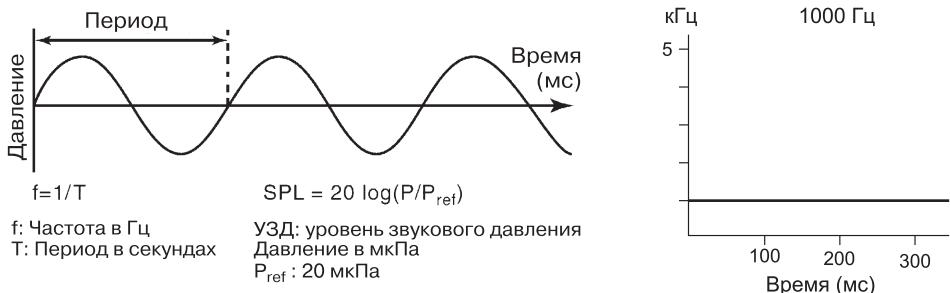


Рис. 7.3. Слева: изображение синусоидального тона. По оси x — время, по оси y — амплитуда. Частота синусоиды связана с количеством циклов в секунду, т. е. тон с частотой 1000 Гц соответствует 1000 циклам в секунду. Справа: изображение синусоидального тона с частотой, сфокусированной на частоте 1000 Гц. Синусоидальные тоны имеют единственную частоту, поэтому их рассматривают как «чистые» тоны. Большинство звуков, которые мы слышим, характеризуются сочетанием множества частот. (Источники: (слева) Brown, 2003; (справа) Boatman, 2006.)

с этим такие тона часто называют «чистыми» тонами. Большинство звуков, которые мы слышим в реальной жизни, конечно, не являются чистыми тонами. Фортепианный аккорд, гудок автомобиля, человеческий голос — все они имеют гораздо более сложную структуру. Каким образом мы можем описать сложные звуковые стимулы в терминах таких трех физических параметров, как частота, интенсивность и время? Джозеф Фурье (1768–1830), французский исследователь, живший в эпоху Наполеона, доказал несколько теорем, которые позволили раскладывать сложные сигналы на набор из более простых. Такая процедура получила название Фурье-анализ (Фурье, 1822). Работу Фурье продолжил Георг Ом (1789–1854), который предположил, что такую же процедуру разложения сложного сигнала на более простые синусоидальные производит человеческое ухо при восприятии звука.

Кроме уже описанных частоты, интенсивности и времени звук имеет и другие характеристики. Когда ноту До (261 Гц) сначала сыгают на фортепиано, а потом на гобое, сможете ли вы отличить одну от другой, даже несмотря на то, что они имеют одинаковую частоту? Да, причем сделать это можно с легкостью, а следовательно звук должен иметь среди своих характеристик не только частоту. В приведенном примере отличить две ноты можно благодаря тому, что они имеют разный тембр звучания. Разный тембр также помогает нам различать человеческие голоса.

1.2.2. Масштаб измерения интенсивности звука

Динамический диапазон слуховой системы человека очень широк: мы можем слышать едва уловимые звуки слабой очень маленькой интенсивности и очень громкие звуки, которые иногда даже вызывают болевые ощущения. Интенсивность в таком диапазоне колеблется от 1 ед. до $1\ 000\ 000\ 000\ 000\ 000$ (10^{15}). Поэтому для того, чтобы измерять интенсивность звука, удобно пользоваться логарифмической шкалой *децибел* (dB). Шкала децибел относительна (а не абсолютна), она основана на отношении пары величин: собственно интенсивности звука и либо уровня звукового давления в воздухе (тогда измеряется dB по

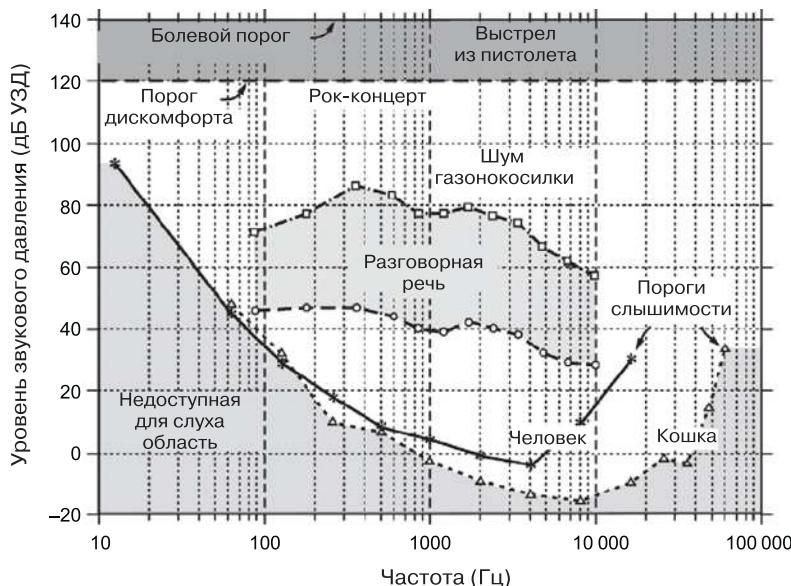


Рис. 7.4. Порог слышимости и границы слуха у человека. Показаны также частотные характеристики и уровни звукового давления распространенных звуков окружающей среды, в том числе человеческой речи. Наиболее интенсивные звуки могут повреждать рецепторный аппарат внутреннего уха. Также показаны слуховые чувствительности у кошки, лабораторного животного, обычно используемого в изучении центрального и периферического отделов слуховой системы. (Источник: Brugge and Howard, 2002, с изменениями с разрешения.)

УЗД, уровню звукового давления), либо уровня, который соответствует слуховому порогу испытуемого (дБ СП). (Заметьте, что это только два чаще всего используемых варианта измерения интенсивности, существуют и другие.) Человеческое ухо способно воспринимать звук интенсивностью от 1 дБ до 150 дБ УЗД (рис. 7.4).

1.2.3. Психологические характеристики звука

Звук имеет физические характеристики, которые мы можем измерить с достаточно большой точностью. Однако как нам узнать как он воспринимается? Частота звука связана с психологическим параметром высоты. Человеческий голос или нота, сыгранная на пианино, могут звучать «высоко» или «низко». Когда мы говорим о восприятии звука, нам необходимо различать его физические и психологические характеристики. Так, мы точно знаем частоту звука, который мы предъявляем испытуемому, но не знаем, звук какой высоты он на самом деле слышит. То, как воспринимает различия между звуками разной высоты опытный оперный певец, может сильно отличаться от того, как те же различия воспринимает обычный человек даже при условии, что оба они имеют нормальный слух. То же самое касается и интенсивности, которая связана с психологической громкостью звука. Разные люди сильно различаются по тому, как они воспринимают громкость. Факторы, которые могут влиять на этот

процесс, также разнообразны, от нарушений слуха до индивидуальных предпочтений и привычек. Таким образом, когда мы описываем звуковые стимулы надо хорошо различать, говорим ли об *измеренных физических* или о *субъективных психологических* характеристиках.

1.2.4. От барабанной перепонки к слуховому нерву

Как мы уже говорили выше, мы будем идти постепенно, затрагивая разные уровни переработки слуховой информации и извлечения ключевых признаков звука в той же последовательности, которую звук проходит на пути к слуховой коре. Вы увидите, что даже при анализе простых звуковых стимулов в тихом окружении необходимо задействовать комплексные сложные механизмы. Давайте начнем с рассмотрения того, как звук через барабанную перепонку воздействует на жидкость внутреннего уха для того, чтобы иннервировать волокна слухового нерва (рис. 7.5).

Колебание объекта вызывает звуковые волны, которые распространяются в воздухе. Звуковые волны достигают барабанной перепонки, механически задействуют три слуховых косточки среднего уха: молоточек, стремечко и нако-

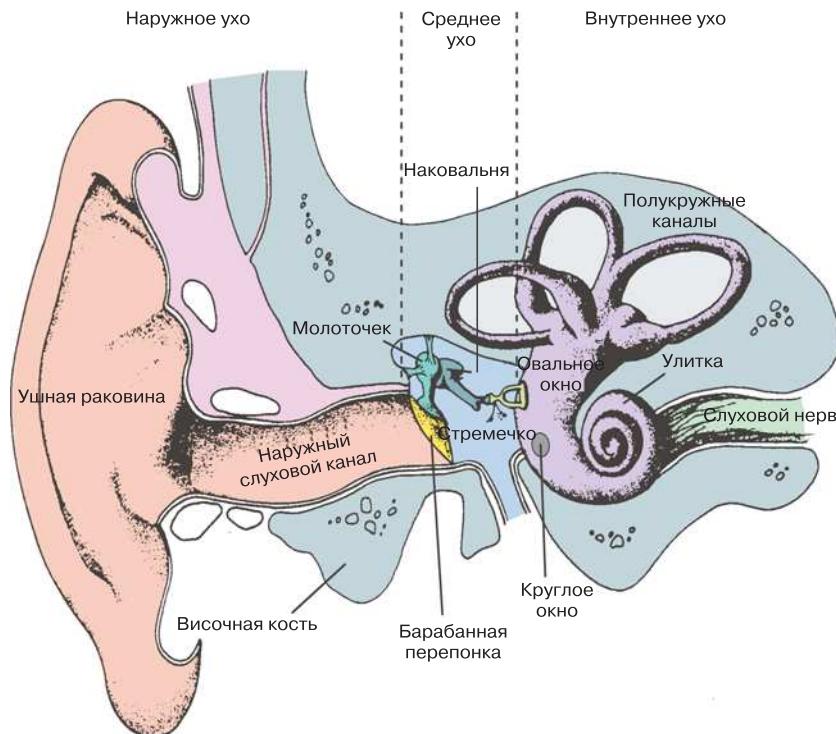


Рис. 7.5. Рисунок периферического отдела слуховой системы человека. Указаны наружное ухо (ушная раковина и наружный слуховой проход) и среднее ухо (мембрана барабанной перепонки и три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко). Также показано внутреннее ухо, включающее улитку слуховой системы и полукружные каналы вестибулярной. Два слуховых окна: круглое и овальное. Через овальное окно стремечко передает звуковые колебания жидкости, заполняющей полость внутреннего уха. (Источник: Brown, 2003.)

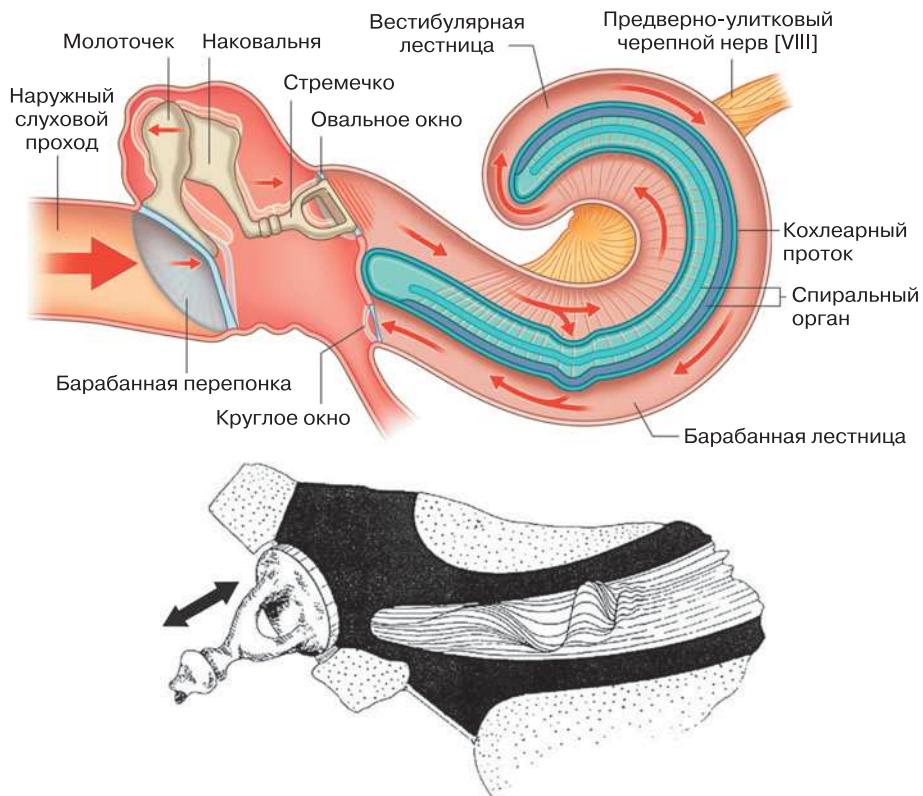


Рис. 7.6. Вверху: передача звука с изображением улитки в таком разрезе, что видна базилярная мембрана. Стоит отметить, что красные стрелки показывают направление передачи звука и действуют в двух направлениях. Внизу: изображение движения звуковой волны через базилярную мембрану. Волна показана в застывший момент времени и увеличена, чтобы проиллюстрировать движение звука по мемbrane. (Источники: (вверху) Drake, 2005, (внизу) Javel, 2003.)

валью. Колебания звука таким образом усиливаются и достигают органа слуха — улитки, расположенного во внутреннем ухе (рис. 7.5) (более подробно см. Moore, 1995).

На уровне улитки происходит декодирование физических характеристик звука (рис. 7.6, вверху, представлена форма базилярной мембранны улитки). Бегущая волна звука движется по базилярной мембране от основания к вершине (рис. 7.6, внизу). Базилярная мембра на имеет частотно-специфическую топографическую (тонотопическую) организацию, звуки высокой частоты кодируются у основания мембранны, низкой — у вершины.

Каким образом бегущая волна преобразуется в нейронный код и передается мозгу?

Внутри улитки находится около 16 000 рецепторных клеток, которые называются *волосковыми*. Движение бегущей волны вдоль базилярной мембранны приводит в движение крохотные волосковые клетки. В том месте, где бегущая волна имеет максимальную амплитуду, происходит максимальное смещение

волосковых клеток. Они, в свою очередь, расположены в определенных местах на базилярной мембране, таким образом кодируя частоту стимула. Такой принцип кодирования называется принципом места. Он основан на предположении, что мозг декодирует информацию о частоте стимула на основе максимальной активации волосковых клеток в определенном локусе на базилярной мембране.

На этом этапе обработки информации движение волосковых клеток, вызванное бегущей волной, преобразуется в электрический сигнал внутри волокон слухового нерва (Kelly *et al.*, 1996). Отдельные волосковые клетки связаны с конкретными нервными волокнами. Эти волокна имеют свою *характеристическую частоту*, к которой они наиболее чувствительны.

Связь волосковых клеток с определенными волокнами слухового нерва позволяет сохранить информацию о частотных характеристиках звука на всем пути от колебаний барабанной перепонки через движение жидкости во внутреннем ухе и бегущую волну в улитке к нейронному коду внутри слухового нерва. На рис. 7.7 вверху схематически изображен путь слуховой информации в мозге, внизу — нервные волокна, которые показывают наилучший ответ на определенной частоте.

Таким образом, звук проходит путь от наружного слухового прохода к среднему и внутреннему уху, а оттуда в слуховую систему мозга. На этом этапе информация, закодированная в электрических импульсах волокон слухового нерва, поступает в слуховую кору. Вы можете заметить, что до того, как информация достигает коры, много раз происходит ее преобразование и перекодирование. Эти преобразования являются ключом к пониманию того, как мозг расшифровывает сложную звуковую картину окружающего мира, подобную ситуации в аудитории, которая была описана в начале этой главы.

2.0. Центральная слуховая система

Информация о звуковых стимулах многократно изменяется в процессе передачи в слуховую кору головного мозга. В данном разделе мы рассмотрим основные анатомические и нейрофизиологические аспекты центральной слуховой системы. В слуховой системе можно выделить различные этапы обработки информации, начиная от уха и заканчивая стволом головного мозга, подкорковыми ядрами и корой. Тремя основными отделами слуховой системы являются периферическая система, которая уже обсуждалась нами ранее, пути передачи (восходящие пути к коре, нисходящие пути от коры и параллельные пути между корковыми областями) и центральная (корковая) система. Хотя на каждом этапе происходит обработка различных аспектов звуковой информации, важно рассматривать слуховую систему как единое целое в связи со сложным характером взаимодействия как между ее составляющими, так и внутри них.

2.1. Пути передачи слуховой информации

Как упоминалось ранее, процесс обработки звуков растянут во времени. Отличительной чертой слуховой системы является способность к восприятию информации с высоким временным разрешением (Gage, Roberts, 2000; Gage *et al.*, 2006). Важным аспектом временной разрешающей способности слуховой системы является быстрая и точная передача поступившей звуковой информации. Кроме того, необходима не только быстрая передача сигнала от среднего

Кортиев орган

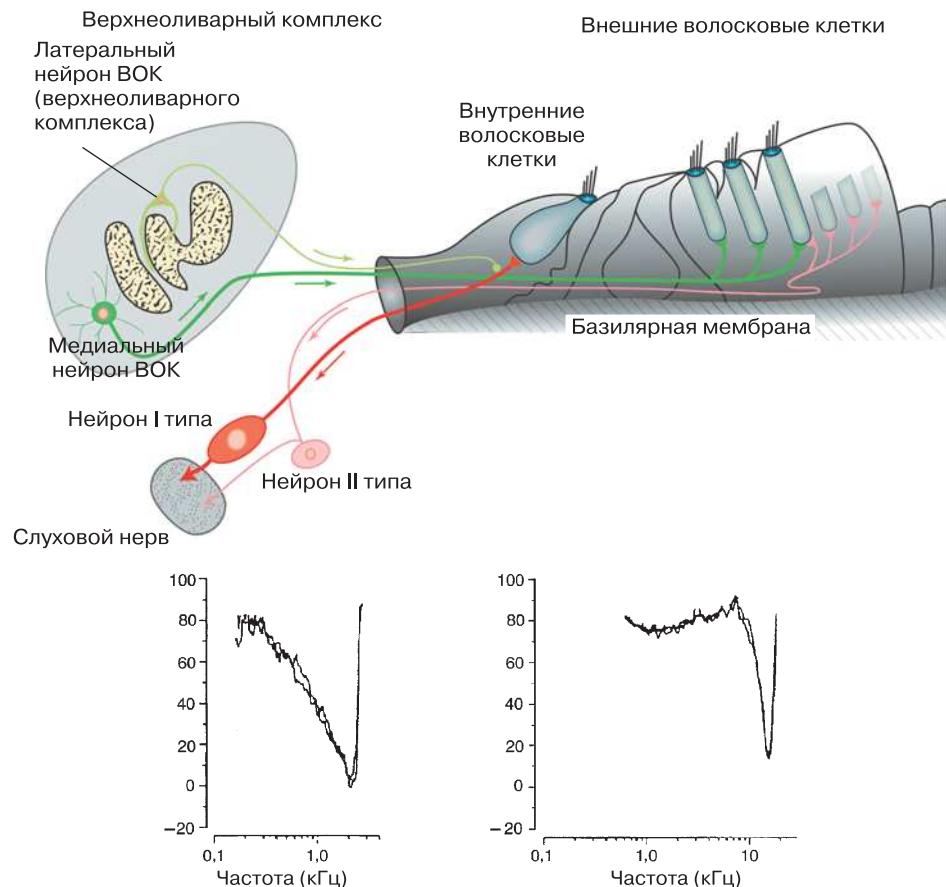


Рис. 7.7. Вверху: изображение афферентной и эфферентной иннервации клеток Кортиева органа, расположенных внутри улитки (см. рис. 7.6). Афферентная иннервация обеспечена ганглиозными клетками спирального ганглия улитки, которые, в свою очередь, иннервируются волокнами слухового нерва. Изображены два типа чувствительных нейронов: 1) нейроны типа I, получающие информацию от внутренних волосковых клеток, и 2) нейроны типа II, получающие информацию от внешних волосковых клеток. Аксоны ганглиозных клеток направляются в центральный отдел слуховой системы и формируют слуховой нерв. Эфферентная иннервация обеспечивается субпопуляцией нейронов ядер верхней оливы, которые посыпают аксоны в улитку и потому называются оливокохлеарные (OK) нейроны. Существует два типа OK нейронов: 1) латеральные OK нейроны иннервируют внутренние волосковые клетки, 2) медиальные OK нейроны иннервируют наружные волосковые клетки. Латеральные OK нейроны расположены в основном ипсолатерально по отношению к иннервируемой области улитки, в то время как медиальные — билатерально, из них две трети контролатерально и треть ипсолатерально. Внизу: кривые настройки слухового нерва. На левой кривой нервное волокно настроено на 2000 Гц, на правой на 15 000 Гц; частота по оси x . По оси y пороговые значения уровня слухового давления в децибеллах. (Источники: (вверху) Brown, 2003; (внизу) Javel, 2003.)

уха (барабанной перепонки) к коре, которая необходима для составных частей сложных звуков, например согласных звуков в речи или элементов музыкальной фразы, важно также то, что информация, получаемая от обоих ушей, должна быть объединена и передана в надлежащем виде. Давайте обсудим, где и каким образом это происходит в процессе обработки звука. *Восходящие* (афферентные) пути передают информацию о поступающих звуках от периферии к коре. Данные пути включают множество этапов обработки: они не является простой системой передачи сигналов, так как в процессе прохождения сигнал подвергается многочисленному кодированию и расшифровке. Нервный сигнал идет от слухового нерва в нижнее (центральное) *кохлеарное ядро*. Кохлеарное ядро имеет тонотопическую структуру. От ядра сигнал далее по восходящему пути проходит через латеральную петлю, нижние бугры и таламус к слуховой коре (рис. 7.8). Данный путь передачи сложен и включает множество этапов обработки и процессов комбинирования звуков, поступающих от обоих ушей. Ключевой функцией восходящего пути является оценка информации, поступающей от обоих ушей, с целью определения местонахождения источника звука в пространстве — позже мы остановимся на этом более подробно. *Нисходящие* (эфферентные) пути проходят от различных областей корковой и подкорковой слуховых систем коры к периферии под прямым или непрямым контролем коры. Недавно проведенные исследования говорят о том, что данный контроль наблюдается на протяжении всего пути вплоть до волосковых клеток улитки! Важной функцией нисходящего пути является проведение информации, позволяющей избирательно обрабатывать отдельные звуки из массы всех поступающих звуков. Механизм, с помощью которого происходит обработка звуков при нисходящем пути у человека, не изучен до конца. Однако вот пример некоторых аспектов слушания, в которых ключевую роль играют нисходящие пути. Представьте, что у вас проходит очень важная беседа с близким другом снаружи классной комнаты. Вы сосредоточены на разговоре, но в это время на соседней стоянке паркуется мотоцикл, над головой пролетает вертолет, а садовник косит близлежащую лужайку мощной газонокосилкой. Вы стараетесь услышать своего друга, но при этом еще игнорируете большинство конкурирующих звуков.

Неожиданно дверь классной комнаты открывается и оттуда выбегает толпа переговаривающихся и смеющихся учащихся. Это может положить конец вашей беседе на некоторое время, однако в процессе слушания голоса вашего друга среди всего этого шума ваши слуховые пути находятся в работе, направленной на то, чтобы помочь вам обоим сконцентрироваться на беседе и выделить голоса друг друга на фоне других звуков, идущих отовсюду.

Слуховые пути не только восходят к коре или исходят от нее, но и существует множество важных связей между слуховой корой левого и правого полушарий, чье сообщение происходит через мозолистое тело. Данные связи между полушариями имеют тонотопическую организацию. Существуют также кортико-кортикальные пути, обеспечивающие связь между процессами обработки слуховой информации и другими сенсорными системами, равно как и с процессами работы и долговременной памятью. Совместно с восходящими и нисходящими путями кортикальные пути представляют собой паттерны связи, являющиеся необходимыми не только для обработки звука, но и для интегрирования информации в другие отделы головного мозга.

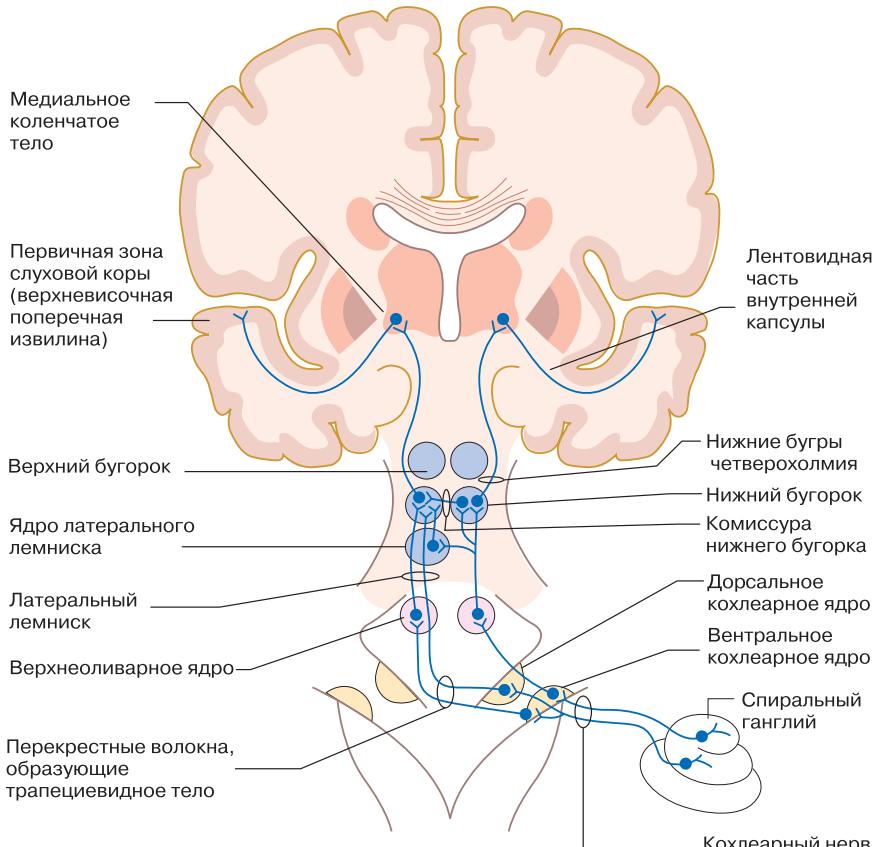


Рис. 7.8. Слуховая система человека. Показаны пути и подкорковые ядра восходящих и нисходящих путей. (Источник: Standring, 2005.)

2.2. Слуховая кора

Мы подошли к рассмотрению слуховой коры и в данном разделе обсудим анатомию отделов мозга в слуховой коре, равно как и нейрофизиологические особенности данных областей. Слуховая кора является отделом мозга, специализирующимся на обработке звука. Она расположена в каждом полушарии в области сильвиевой борозды на поверхности надвисочной области и верхних височных извилин (рис. 7.9).

Как обсуждалось ранее, информация о звуковых стимулах передается из уха в слуховую кору по восходящим слуховым путям. В процессе передачи сигнал множество раз трансформируется и пересчитывается.

Слуховая кора не является конечной точкой данного пути, однако служит в качестве основы или звена для процесса обработки звука, динамично взаимодействуя с другими системами в пределах коры, через полушария и по нисходящим путям к улитке. Данные динамические процессы обеспечивают широкий диапазон перцепционной остроты и позволяют нам выполнять сложные перцепционные задачи, такие как селективное слушание голоса отдельного чело-

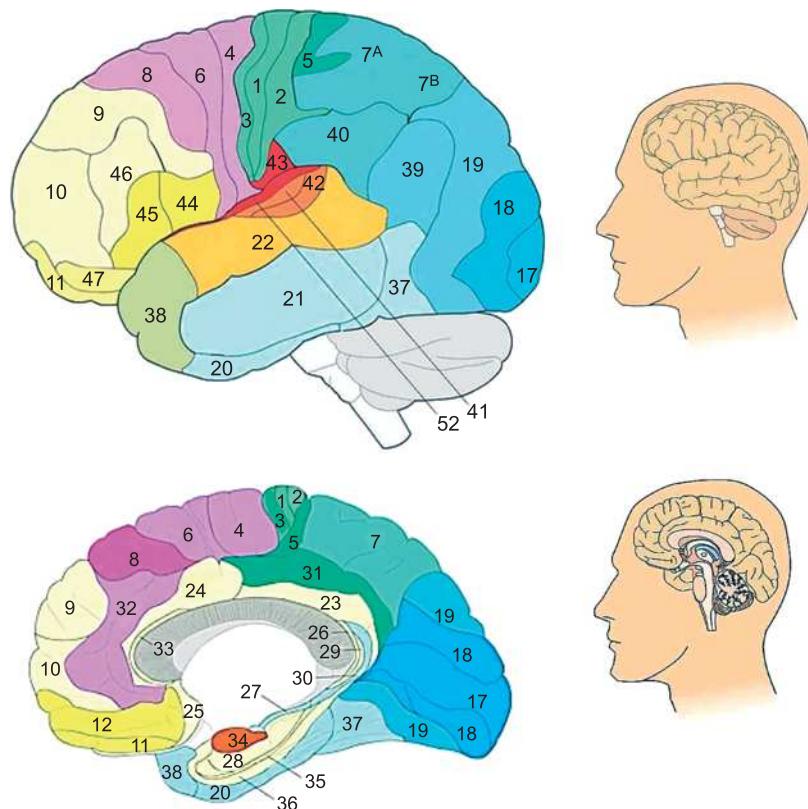


Рис. 7.9. Вверху: вид с латеральной стороны головного мозга человека. Внизу: вид с медиальной стороны. Раскраска полей коры головного мозга из Бродмана (1909). Слуховые и рецептивные языковые области включают поля 22, 41, 42, и 52 по Бродману

века в шумной комнате, полной людей, или узнавание мелодии, даже если она сыграна в другой тональности или в другом темпе.

Данные перцепционные задачи настолько сложны, что мы полностью не понимаем, каким образом их решает слуховая система. Однако мы проделываем их каждый день без осознания или с лишь незначительным осознанием нашего в них участия. Слуховая кора не является одиночной областью головного мозга, она представлена несколькими структурными (анатомическими) областями, различающимися по их роли в декодировании звука. Ранние описания этих областей в пределах слуховой коры, например цитоархитектоническая классификация, были сделаны на основании структур, в частности извилин в корковой области или нейрофизиологических черт. Несмотря на то что роль каждой области в пределах слуховой коры человека до конца не изучена, работа в этом направлении ведет к выявлению границ этих областей и пониманию их функций в перцепции. Ниже представлено обсуждение текущих знаний о слуховой коре человека с описанием структуры или анатомического строения, сопровождающееся детальным описанием их клеточной организации и свойств отклика, а также нейрофизиологических свойств.



Рис. 7.10. Вверху: изображены уровни и области обработки слуховой информации в коре макак. Изображенные области располагаются в верхней части височной извилины и в глубине височной борозды, которая раскрыта, чтобы показать расположение коры, связанной со слухом внутри борозды. ДБ — дугообразная борозда; ЦБ — центральная борозда; НТБ — нижняя теменная борозда; СБ — серповидная борозда. Внизу: аналогичные области у человека, с разрезом сильвииевой (латеральной) борозды, чтобы показать слуховую кору в суправисочных областях

2.2.1. Анатомия слуховой коры

Большинство из того, что мы знаем об анатомии слуховой коры, происходит из работ по изучению обезьян (Galaburda and Pandya, 1983). У макак основными отделами слуховой коры являются ядра, пояс и парапояс (рис. 7.10) (в русской анатомической традиции такие зоны не выделяют, а говорят о участках височной коры; поясная извилина находится в другом месте. — Прим. перев.). Данные отделы известны своими цитоархитектоническими, физиологическими и соединительными свойствами. Ядро принимает сигналы от таламуса и, в свою очередь, передает его в латеральные поясные области (Kaas *et al.*, 1999). Эта анатомическая и связующая структура привела исследователей к предположению, что слуховая кора имеет иерархическую организацию с подкорковыми проекциями на ядро или первичную слуховую область (A1). Предполагается,

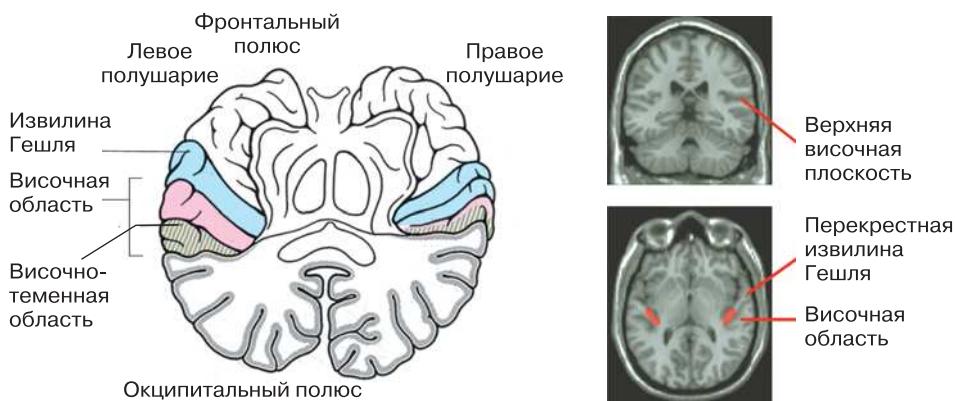


Рис. 7.11. Слева: области слуховой коры, которые отражают типичную асимметрию правого и левого полушария. Справа: МРТ-визуализация обработки звука в этих же областях. (Источник: (слева) Standring, 2003; (справа) Frackowiak, 2004.)

что A1 декодирует базовые характеристики и свойства звуков. От A1 исходят проекции на поясные области, где происходят процессы дальнейшей расшифровки более сложных компонентов звука (Kaas *et al.*, 1999). Области пояса и парапояса, окружающие A1, специализируются на обработке звука и, таким образом, являются однородной слуховой корой. В слуховой коре человека (см. рис. 7.10, правая панель) имеются те же области, сильвиева борозда раскрыта, чтобы показать области слуховой коры, соответствующие областям, имеющимся у макак (см. рис. 7.10, слева).

У человека первичная слуховая кора расположена в извилине Гешля (рис. 7.11, слева) и практически полностью аналогична корковым областям, описанным у обезьян. *Извилина Гешля* соответствует полю 41 (Бродманн, 1909). Как правило, первичная слуховая кора является составной частью извилины Гешля. Наблюдается широкое разнообразие в анатомии этой структуры как между обоими полушариями, так и между отдельными индивидуумами: в правом полушарии *извилина Гешля* обычно расположена немногим более впереди (на 6 мм), чем в левом, также у некоторых индивидуумов имеется более одной извилины Гешля. Структурное разнообразие в извилине Гешля имеет важное значение при интерпретации результатов нейровизуализации, так как реальный размер и расположение извилины Гешля сильно различаются между индивидуумами (рис. 7.11, справа; Frakowiak, 2004).

Слуховая кора располагается в направлении сверху вниз в извилине Гешля, а также в направлении назад и сверху вдоль надвисочной области и верхнего края верхней височной извилины. Второй анатомически важной областью слуховой коры человека является *височная область*, расположенная позади извилины Гешля. В строении височной области наблюдаются различия как между полушариями, так и между индивидуумами. Однако, в отличие от извилины Гешля, эти отличия проявляются в том, что височная область, как правило, намного крупнее в левом полушарии по сравнению с правым. В действительности *височная область* в левом полушарии может быть до десяти раз больше у праворуких индивидуумов (см. рис. 7.11, слева). Асимметрии височной области

были описаны в серии анатомических исследований, проведенных Гешвиндом и коллегами (Geschwind and Galaburda, 1985a, b, c). Учеными был отмечен тот факт, что речевая функция преобладает в левом полушарии. Предполагается, что большие размеры височной области, расположенной в левом полушарии, отражают ее роль в декодировании звуков речи. Последующие недавние исследования, однако, дали возможность специфически проанализировать данную гипотезу, что, в свою очередь, породило различные взгляды на роль височной области в обработке звука. Впереди извилины Гешля располагается *planum polare*. Эта область не являлась объектом многочисленных исследований у человека, в связи с чем данных о ее роли в перцепции звука крайне мало. Позади *planum polare* и однородных слуховых областей располагается поле Бродмана 22. Карл Вернике выдвинул гипотезу о важности данной области в понимании речи (Wernicke, 1874/1977). В соответствии с гипотезой Вернике эта область не является слуховой по существу, но образует языковую область, необходимую для процессов понимания речи, которые тесно связаны (физически и функционально) с процессами обработки звука. Данная область, как правило, рассматривается как область Вернике.

2.2.2. Нейрофизиология

Некоторые руководящие принципы организации слуховой коры были установлены в исследованиях, проведенных на кошках и обезьянах. Основными организационными единицами слуховой коры, как и в других корковых сенсорных зонах, являются нейроны, колонки неокортекса и нейронные сети.

В слуховой системе наблюдается несколько различных видов нейронов (рис. 7.12). Различные свойства ответов данных нейронов кодируют частоту, интенсивность и временные характеристики звуков, а также кодируют пространственную информацию, необходимую для локализации звуков в пространстве. Большинство корковых нейронов откликаются на сигналы от обоих ушей, демонстрируя тем самым важность корковых процессов декодирования бинауральной информации для локализации звука, а также других сложных слуховых процессов. Сообща все типы нейронов формируют динамическую сеть, кодирующую временные свойства звуков. Значительно меньше известно о типах нейронов в слуховой коре человека. Однако крупные пирамидные клетки, распределенные вдоль надвисочной области, вероятнее всего, играют ключевую роль в обработке звуков.

Определение местоположения рецептивных полей в нейронах слуховой коры являлось предметом многочисленных исследований на животных. Большая часть нейронов слуховой коры откликаются на сигналы от обоих ушей. Однако оба уха представлены по-разному в пределах одного полушария. В слуховой коре левого полушария правое ухо, т. е. противоположное, представлено намного значительнее или интенсивнее, чем левое, размещенное на той же стороне.

Тот же образец схожести и различия наблюдаются в слуховой коре правого полушария, левое ухо представлено значительнее, чем правое. Данная асимметрия в представлении обоих ушей при бинауральном слушании справедливо также и для человека (Woldorff *et al.*, 1999). Важным аспектом декодирования характеристик звука является определение местоположения звука относительно слушателя. На рис. 7.13 представлены рецептивные свойства двух нейронов

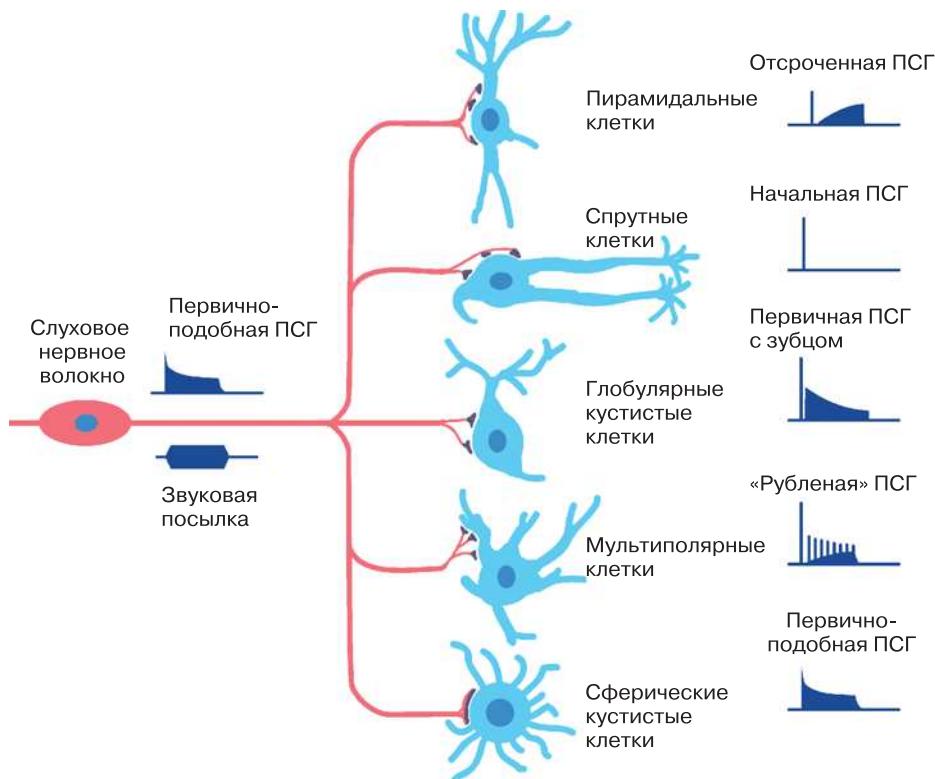


Рис. 7.12. Схематичное изображение основных анатомических типов клеток кохлеарных ядер, а также их постстимульные (ПСТ) гистограммы. Слева: волокно слухового нерва и его типичный ответ, первичная ПСТ. В центре: разветвление слухового нерва для иннервации разных типов клеток кохлеарного ядра. Справа: ПСТ-гистограммы для каждого типа клеток

слуховой коры в виде функции, в которой ось x представлена определением местоположения звука в пространстве относительно головы, а ось y — громкостью звука. Рецептивные свойства, представленные на верхней панели, демонстрируют, что нейрон способен воспринимать широкий набор оттенков поступающего звука от противоположного уха, а также различать их интенсивность. Эти свойства показывают, что данный нейрон неспецифичен в отношении звуковой информации, передаваемой через уровни громкости от противоположного уха. На нижней панели у нейрона наблюдается чувствительность, сфокусированная в большей степени и представленная диапазоном громкости 30–60 дБ, исходящих от ипсилатерального уха. Нейрон специчен. Специфичные и неспецифичные нейроны играют разную роль в обработке звука. Неспецифичный нейрон не способен предоставить детализированную информацию о точном местоположении звука в пространстве или о его точной громкости. Однако данный нейрон будет высокочувствителен при определении какого-либо звука в широком диапазоне громкости, исходящего от противоположного уха.

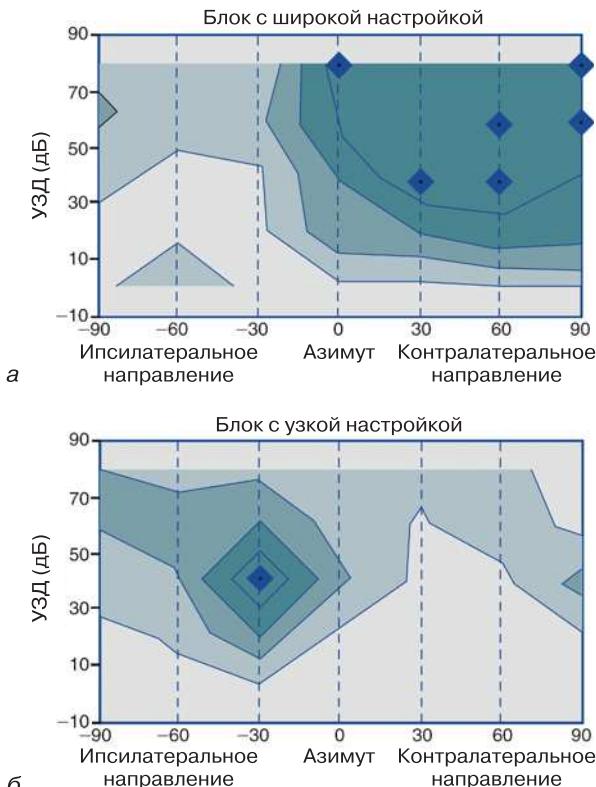


Рис. 7.13. Рецептивные поля двух нейронов слуховой коры, изображенные как функция звукового давления с азимутом во фронтальной полуобласти. В качестве стимулов использовались шумовые посылки. Небольшими ромбами показаны области максимальной активности, уменьшение яркости цвета показывает уменьшение активности. Нулевой азимут относится к направлению прямо перед головой, положительный — к контралатеральной полуобласти. УЗД — уровень звукового давления. (Источник: Brown, 2003.)

Таким образом, этот нейрон необходим для *обнаружения* новых появляющихся звуков и предоставлении общей информации о том, от какого уха исходит этот звук. Специфичный нейрон предоставляет более специфическую информацию о местоположении звука, т. е. не только от какого уха он исходит, но и о положении головы относительно звука, а также специфическую информацию о его громкости. Таким образом, этот нейрон важен для *дискриминации* детальной информации о звуке.

Аналогично другим корковым сенсорным областям, слуховая кора имеет колончатую *структур*, т. е. нейроны слуховой коры расположены в виде колонок, проходящих через все шесть корковых слоев (см. гл. 3). В пределах одной колонки нейроны проявляют одинаковые свойства ответов. Главная особенность колончатой структуры слуховой коры состоит в том, что нейроны, откликающиеся на бинауральные сигналы, образуют перемежающиеся колонны,

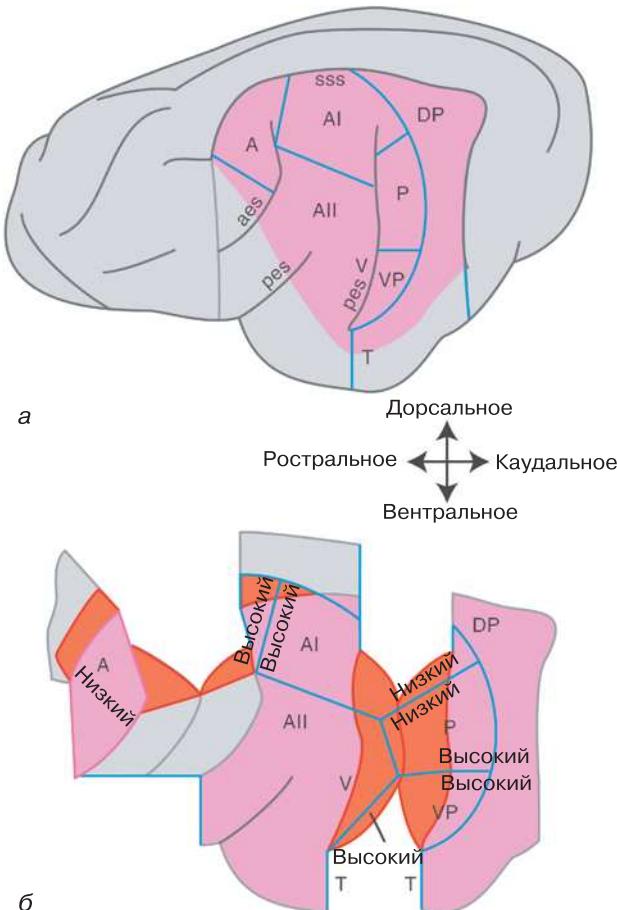


Рис. 7.14. Слуховые поля в височной коре кошки. (а) Латеральный срез. (б) «Развертка» латерального среза для изображения областей, которые обычно скрыты внутри извилины (выделены оранжевым), а также связаны с низкочастотными и высокочастотными ограничениями полей с тонотопической организацией. Выделяют четыре тонотопических области: передняя (A, anterior), первичная (AI), задняя (P, posterior), задняя вентральная (VP). Обратите внимание, что на границах тонотопических областей направление инвертировано таким образом, что прилегающие поля имеют «зеркальную» тонотопическую организацию. В других областях коры тонотопическая организация выражена меньше. Это вторичная (AII), височная (T) и заднедорсальная (DP, dorsoposterior) области. Также изображены надсильвиева борозда (sss) и передняя и задние эктосильвиевые борозды (aes, pes). (Источник: Brown, 2003.)

играющие различные роли в обработке звука, порождая как возбуждающий (суммация), так и ингибирующий (супрессия) эффект на информацию, идущую от обоих ушей (Brugge and Merzenich, 1973). Эти комплексные взаимодействия суммации и супрессии информации, идущей от обоих ушей, вероятно, лежат в основе перцепционных функций, в частности избирательного восприятия информации, идущей от одного уха.

Основной главенствующий принцип слуховой коры обезьян заключается в тонотопической организации. К примеру, в слуховой коре кошек рецептивные области нейронов демонстрируют тонотопическую организацию первичного поля (A1), которые, в свою очередь, имеют зеркальные проекции в смежных (впереди и позади) корковых областях (рис. 7.14).

В то время как основные нейрофизиологические аспекты, вероятнее всего, аналогичны для человека, уникальность восприятия человеческой речи, языка и музыки, а также значительно большая доля всей коры, отданная слуховой коре, возможно, означает, что существуют нейроны и сети нейронов, специализирующиеся на этих сложных процессах и характерных только для человеческой слуховой коры. К примеру, ряд областей слуховой коры у обезьян имеет тонотопическую организацию, наличие тонотопии было менее очевидно в исследованиях на людях, поскольку исследование ограничено первичной слуховой корой (Wessinger *et al.*, 2001). Исследование принципов организации человеческой слуховой коры ведется и на данный момент, причем существенную помощь оказывает открытие новых технических возможностей для этих исследований, в частности транскраниальной магнитной стимуляции (ТМС) или функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ).

3.0. Функциональное картирование обработки слуховой информации

Существуют ли внутри слуховой коры отдельные области, которые специфически связаны с восприятием отдельных тонов или речевых или музыкальных звуков? Или вся кора целиком включена в процесс обработки информации целиком, вне зависимости от типа стимуляции? Однаковы ли процессы обработки слуховой информации в правом и левом полушариях или между ними существуют тонкие различия? Ученые, которые работают в области слухового восприятия, до сих пор ищут ответы на эти вопросы. Изобретение методов нейровизуализации открыло новые пути исследования зон мозга, связанных с обработкой слуховой информации. Большинство работ в этой области направлены на изучение областей, которые ответственны за расшифровку речевых сигналов. В то время как нейropsихологические исследования больных с поражениями мозга принесли большое количество данных, которые касаются языковых нарушений и их связи с конкретными областями мозга, методы нейровизуализации позволяют лучше понять, как протекают речевые процессы у здоровых испытуемых. Эти методы позволяют также изучить те аспекты функционирования слуховой системы, которые были недоступны для исследователей до этого, например отличия мозговых зон, которые задействованы при реальном восприятии стимула и воображаемом. Другой аспект новых исследований — изучение того, что происходит со слуховой корой, пока мы спим.

3.1. Первичная слуховая кора

Мы уже обсудили иерархическую модель обработки слуховой информации, которая была разработана в экспериментах на животных. Суть этой модели сводится к тому, что нейроны первичной слуховой коры настроены на извлечение физических характеристик звука, нейроны более высоких областей слуховой коры — на извлечение более сложных, комплексных характеристик. Недавние

эксперименты на людях говорят о том, что иерархическая организация слуховой функции совпадает с таковой у животных. Кодирование основных характеристик звука связано у человека с первичной слуховой корой, более сложная информация кодируется в височной области (*planum temporale*) (Wessinger *et al.*, 2001). Однако исследования в этой области находятся пока на ранней стадии, поэтому к полученным результатам необходимо относиться с осторожностью. В целом можно сказать, что функциональная роль первичной слуховой коры пока не изучена до конца. Вероятно, что функции, которые выполняются слуховой корой, могут отличаться у человека и животных.

3.2. Роль височной области в декодировании слухового сигнала

Анатомические исследования показывают, что строение слуховой коры человека асимметрично: височная область (*planum temporale*, PT) у праворуких испытуемых больше в левом полушарии (Geschwind and Levitsky, 1968). Близость PT с зоной Вернике заставило выдвинуть гипотезу, что эта область связана с восприятием речи и обработкой языковой информации. Это предположение было подтверждено исследованиями с применением методов нейровизуализации, в которых изучалась роль PT при восприятии речи. Однако анализ активации этой области при предъявлении разных типов речевых и неречевых звуков заставляет сделать вывод, что функция PT не ограничена обработкой речевой информации.

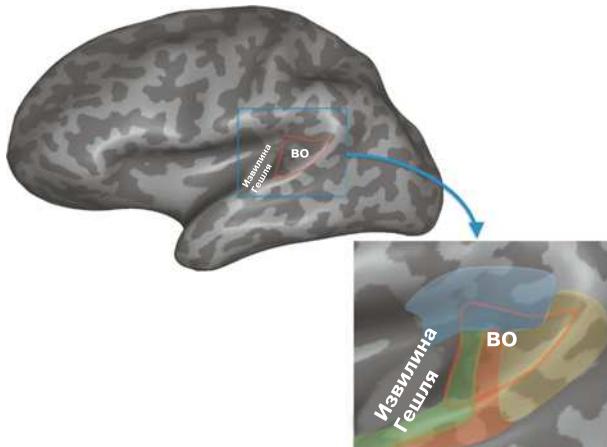


Рис. 7.15. Какую роль играет PT в восприятии звука и речи? Ученые, работающие в области нейронаук, до сих пор не могут точно ответить на этот вопрос. Недавно опубликованный обзор функциональной нейроанатомии языка (Hickok, 2009) показывает, что область, которую мы называем PT, скорее всего, не является единой с функциональной точки зрения. Если проанализировать цитоархитектоническую организацию PT, можно увидеть, что в ее анатомических границах выделяется 4 отчетливо различающихся поля (выделены зеленым, красным, желтым и синим). Скорее всего, эти поля связаны с разными функциями, которые осуществляются при участии PT. Возможно, именно этим объясняется большое количество нейровизуализационных данных об активации PT при разных типах заданий и предъявлении разных типов стимулов. (Источник: Hickok, 2009.)

Эти данные привели к изменению взглядов на то, какую роль играет РТ в восприятии звука.

В недавнем обзоре Хикок с коллегами (2004) указывают на то, что наличие ответа РТ на такое количество разнообразных акустических стимулов не должно удивлять, если рассматривать эту область с точки зрения ее цитоархитектонической организации. На рис. 7.15 видно, что внутри РТ можно выделить четыре различающихся поля. Разные поля, вероятно, связаны с различными функциями, которые осуществляются в этой области. Таким образом, можно объяснить данные нейровизуализационных исследований, которые говорят об активации РТ при предъявлении большого количества стимулов разных типов. Для того чтобы уточнить роль разных областей слуховой коры, таких как РТ, необходимо проделать еще много работы.

3.3. Корковые системы «что» и «где»

Основная функция слуховой системы заключается в том, чтобы вычленить из слухового окружения конкретную информацию о том, что происходит вокруг нас.

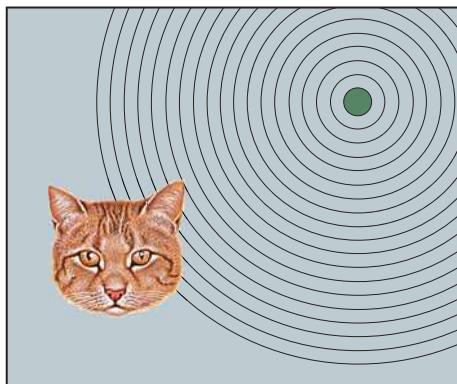
Давайте опять представим аудиторию в колледже, в которой слышно, как открываются и закрываются двери, разговаривают студенты, расстегиваются молнии рюкзаков и учебники со стуком кладутся на парты. Все эти звуки появляются одновременно, а их частоты и интенсивность пересекаются. Каким образом слуховая система распознает отдельные слуховые «объекты», такие как голос друга, стук двери или звонок телефона? Для того чтобы можно было справиться с этой задачей, необходимо сохранять информацию о том, где в пространстве и когда во времени произошло событие. Из этих аспектов слуховой информации формируется слуховая сцена восприятия для того, чтобы можно было отличить разные слуховые объекты друг от друга. Конечно, такие перцептивные задачи лежат не перед слуховой системой в отдельности. При восприятии в одно целое объединяется информация о том, что мы видим, чувствуем и ощущаем обонянием. Кроме того, такие задачи также требуют информации об уже хранящихся в памяти слуховых объектах.

3.3.1. Система «где» — локализация звука

Важным аспектом восприятия слуховой сцены является информация о том, откуда идет звук. Представьте себе выдачу багажа в аэропорту, где вы ждете друга, который вот-вот должен приехать. В помещении постоянно звучит речь, часто появляются общие объявления по громкой связи: вся эта картина представляет из себя сложную слуховую сцену! В конце концов, ваш друг находит вас в толпе и кричит вам: «Я здесь!». Вам эта информация не очень помогает, ведь вы не знаете, где это «здесь». Крик «Я немного справа и в 3 метрах позади от тебя», выглядел бы гораздо более полезным. Несмотря на информационную ограниченность фразы «Я здесь», вы, скорее всего, обернетесь и быстро установите с этим человеком визуальный контакт. В этом примере слуховая система делает то, что умеет лучше всего: локализовывает звук в пространстве, даже при наличии конкурирующих звуковых стимулов.

Локализация звука — это один из фундаментальных для слуховой системы процессов. Знать, откуда идет звук, достаточно важно для расшифровки инфор-

а Интерауральные различия по времени



б Интерауральные различия по громкости

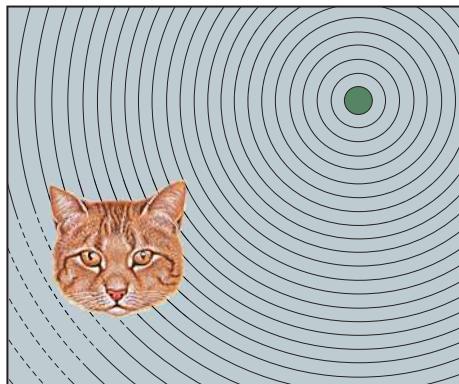


Рис. 7.16. На рисунке схематично проиллюстрированы две характеристики, необходимые для бинауральной локализации звука. Источник звука изображен в виде черной точки справа от кошачьей головы. Концентрические линии представляют звуковые волны. **(а)** Интерауральные различия во времени прихода звука возникают из-за того, что звуковым волнам требуется разное время, чтобы пройти расстояние от источника звука до разных ушей. **(б)** Интерауральные различия в уровне громкости возникают из-за «звуковой тени» от головы, которые снижают громкость звука, поступающего в более далекое от источника ухо. (Источник: Brown and Santos-Sacchi in Squire *et al.*, 2008.)

мации о слуховой сцене. Но, кроме того, это крайне важно и для выживания, потому что позволяет нам, например, отскочить от приближающейся машины, когда мы слышим ее шум. Каким образом мозг локализует информацию в пространстве? Вы можете догадаться, что в некоторых отношениях это гораздо более сложный процесс, чем локализация стимула зрительной системой (см. гл. 6). Таким его делает, например, то, что сами звуки изменяются во время своего звучания.

Система локализации работает следующим образом: когда мы слышим звук, его источник, скорее всего, находится по одну или другую сторону от вас. Кроме того, он может находиться и позади. Для того чтобы понять, где находится источник звука, слуховая система должна очень быстро сравнить сигналы, пришедшие к разным ушам. Она оценивает два основных показателя: первый — это различия во времени прихода стимулов к разным ушам, второй — это различия в интенсивности стимулов. Различия в интенсивности возникают из-за того, что когда звук идет по направлению к голове, она может создать так называемую «звуковую тень», и звук, который попадает в то ухо, которое расположено дальше, оказывается несколько тише. Абсолютные различия между интенсивностью звуков, которые поступают на разные уши, также зависят от частоты звука (рис. 7.16).

Таким образом, процессы локализации звука в основном связаны с тем, что если источник звука находится слева от вас, то звуковая волна чуть раньше приведет в движение барабанную перепонку левого уха, так же как интенсивность звука слева окажется чуть больше, чем справа. Действительные вычислитель-

ные механизмы, которые используются для того, чтобы определить положение источника звука в пространстве, связаны с вычислением *головных передаточных функций*. Нейронные механизмы, которые лежат в основе этих вычислений до конца неясны. Один из ключевых вопросов касается того, что при взрослении размер головы человека существенным образом изменяется. Следовательно, нейронный код, связанный с вычислением передаточных функций, должен каким-то образом учитывать возрастные изменения.

Недавние исследования показали, что эти вычисления протекают как в подкорковых, так и в корковых слуховых областях мозга. Однако характер взаимодействия разных зон остается дискуссионным. Получены данные (Tiiainen *et al.*, 2006), которые говорят в пользу того, что вклад правого полушария в декодирование информации о положении источника звука более значителен (рис. 7.17). Значит ли это, что правое полушарие специализируется на локализации? Скорее всего, нет: в то время как для правого полушария более характерно обрабатывать информацию о положении источника звука, необходимо более подробно исследовать, как изменяющаяся во времени комплексная информация о пространственных характеристиках звука декодируется в слуховой коре. Тем не менее все исследователи согласны, что интерауральные (межушные) различия во времени прихода звука и его интенсивности крайне малы (порядка долей миллисекунд) и требуют системы, которая способна расшифровать крохотечные

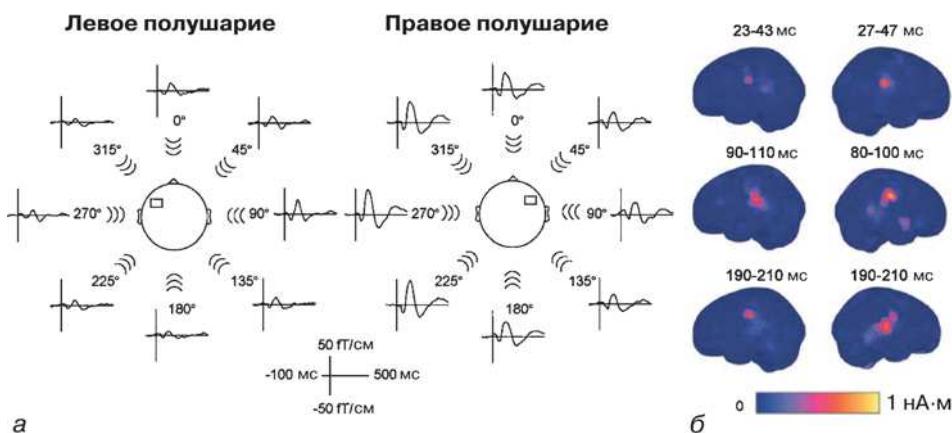


Рис. 7.17. Пики P1m, N1m, N2m и P2m как индикаторы корковой активности, связанной с обработкой информации о направлении источника звука. Реалистичные звуковые стимулы предъявлялись с восьми пространственно эквивалентных направлений. (а) Общие усредненные МЭГ ответы. Источники звука для каждого из восьми направлений вызывали сложный тип ответа, содержащий пики P1m, N1m и P2m. Пики P1m, N1m правого полушария имеют более короткий латентный период для звуков контраполатерального полушария. Амплитуды P1m и N1m для каждого из полушарий и P2m для правого полушария изменяются в зависимости от направления источника звука. В целом звук с источником в контраполатеральном направлении вызывали ответы с большей амплитудой, при этом амплитуды ответов в правом полушарии были больше, чем в левом. (б) Усредненные минимальные текущие оценки (МТО), полученные на латентном периоде пиков P1m, N1m, N2m и P2m, при предъявлении объемного звука с источником в направлении под 90°. Активация в окрестностях слуховой коры была проанализирована на всех латентных периодах. (Источник: Tiiainen *et al.*, 2006, с разрешения.)

различия между стимулами с удивительной точностью. Фактически система, которая локализует источник звука, должна лежать в основе таких сложных систем, как системы восприятия речи и музыки.

Система «где» и слуховое внимание

Несмотря на то что нейроны слуховой коры имеют входы от обоих ушей, информация в нейроны разных полушарий поступает асимметрично, преобладает сигнал от контрлатеральной стороны тела. Сохраняется ли такой же эффект для разных участков слухового пространства? Исследования (Hillyard *et al.*, 1973) дают основания полагать, что да. Используя методику потенциалов, связанных с событием (ССП), он показал, что компонент N1 потенциала имеет большую выраженность в зонах коры, расположенных контролатерально предъявляемым стимулам (Hillyard *et al.*, 1973). Последние работы с использованием методов нейровизуализации, также направленные на изучение особенностей восприятия слухового пространства, подтвердили эти результаты в рамках другой методологии (Tzourio *et al.*, 1997; Woldorff *et al.*, 1999). С помощью методики ПЭТ было показано, что слуховая кора правого полушария активируется сильнее в случае, когда испытуемый должен обращать внимание на то, что находится слева, а слуховая кора левого полушария — наоборот (рис. 7.18) (Tzourio *et al.*, 1997). Эти результаты представляют из себя пример обработки информации «сверху вниз»: экспериментаторы не просто предъявляли звуковые стимулы справа или слева, а просили испытуемых сосредоточиться на том, что происходит в той или иной области. Таким образом, можно видеть то, какой вклад оказывают процессы внимания на функционирование слуховой системы. Кроме того, учитывая, что различия между полушариями могут быть связаны с установкой внимания на разных областях слухового восприятия, эти данные также заставляют более тщательно относиться к планированию эксперимен-

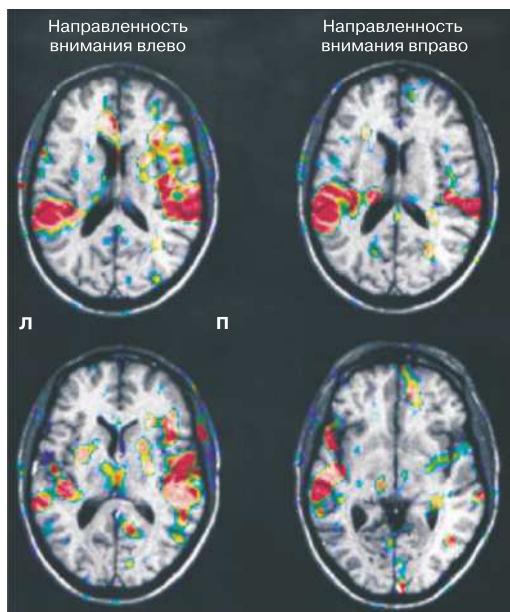


Рис. 7.18. Пример ПЭТ-изображения активации, полученного в области извилины Гешля (*сверху*) и верхней височной извилины (*снизу*) у одного испытуемого. В левой части рисунка изображен ответ на отклоняющиеся звуки слева, в правой части — ответ на отклоняющиеся звуки справа. (Источник: Tzourio *et al.*, 1997.)

тальных процедур. К примеру, изучая роль разных полушарий при восприятии инструментальной музыки и музыки с вокалом, важно обращать внимание на то, чтобы испытуемые не концентрировались на информации, которая поступает только слева или только справа.

Роль тренировки в процессах слухового внимания

Несмотря на то что роль процессов внимания при обработке информации о пространстве изучается на протяжении многих лет, мы до сих пор остаемся в неведении относительно того, каким образом наш мозг справляется с теми трудностями, которые перед ним возникают. Одна из недавних работ была направлена на изучение того, как люди используют внимание для того, чтобы извлекать пространственные характеристики стимулов (Munte *et al.*, 2001). Хотя в этой области исследования находятся только на ранних стадиях, работа Мунте с соавторами заслуживает упоминания. Они изучали, как воспринимают характеристики пространства дирижеры, пианисты и контрольная группа людей без музыкального образования. Гипотеза заключалась в том, что в связи с особенностями работы дирижеров, когда необходимо воспринимать множество звучащих инструментов одновременно, у них должно быть более развито слуховое пространственное внимание. Было показано, что дирижеры лучше других групп воспринимают звуки, которые предъявляются на периферии (рис. 7.19). Эти данные достаточно интересны, тем не менее необходимы дополнительные исследования перед тем, как мы сможем сказать, какую роль индивидуальные особенности играют в процессах слухового внимания.

3.3.2. Система «что» — распознавание звуковых объектов и анализ слуховой сцены

Наши знания о звуках и о том, что они значат, начинают формироваться еще до рождения (см. гл. 15) и продолжают на протяжении всей жизни, пока мы анализируем сложное слуховое окружение. Можно представить, что нейронные процессы, которые участвуют в расшифровке информации о таком слуховом окружении, как аудитория перед началом лекции, формируется не за одну ночь, а на протяжении многих лет. В этом разделе мы обсудим процессы обучения и формирования мысленных образов как слуховых объектов, так и сложноустроенного слухового окружения. Начнем мы с слуховых объектов.

Распознавание слуховых объектов

Знать, где находится источник звука, — это важный аспект анализа слуховой сцены, который важен для выживания. Следующим шагом должно стать понимание того, что ты слышишь. Для того чтобы справиться с восприятием звуковых событий или звуковых объектов, слуховая система должна в реальном времени декодировать информацию о звуках в том порядке, в котором они возникают. Новые объекты появляются, когда мы растем, они изменяются в зависимости от того опыта, который мы приобретаем. Так же как объекты зрительные, слуховые объекты могут принимать разные формы. Они могут отличаться по сложности, начиная с простых звуков и заканчивая человеческой речью и звучанием симфонии. Кажется, что мозг обладает безграничными возможностями хранения и воспроизведения слуховых объектов. Объекты организованы в определенные категории, такие как, например, человеческие голоса, музыкальные инструмен-

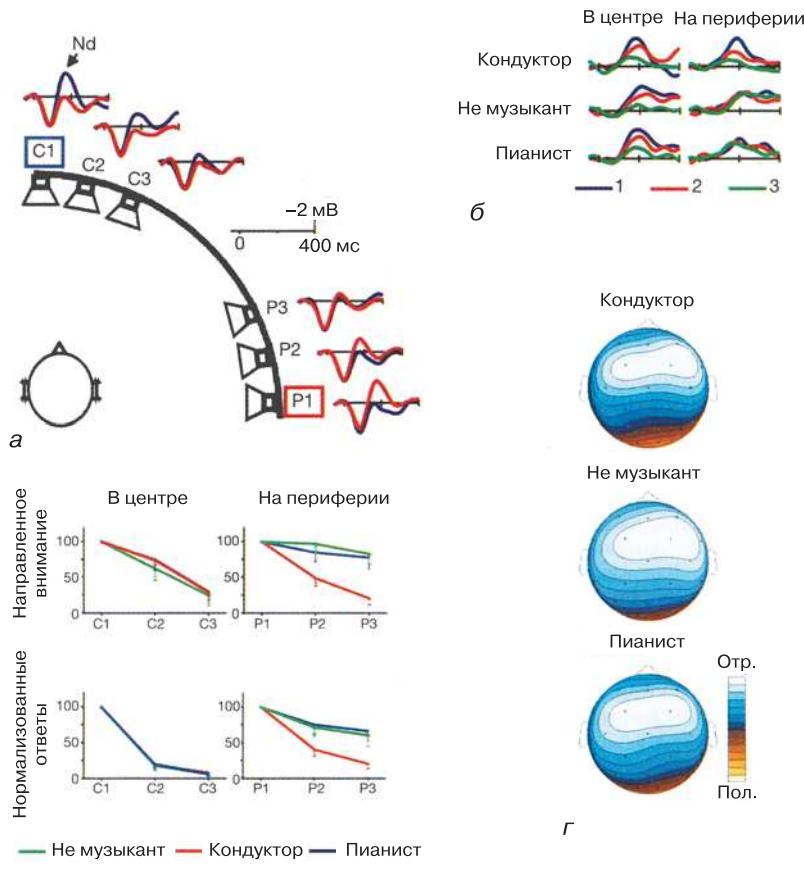


Рис. 7.19. Эффекты звукового внимания у дирижеров, пианистов и контрольной группы. **(а)** Экспериментальная установка; громкоговорители расположены в шести разных направлениях. Изображены усредненные по группе ВП (фронтальное центральное отведение) для группы дирижеров. Синей линией около каждого из громкоговорителей изображен ответ на стимул от этого громкоговорителя при концентрации внимания на громкоговоритель С1, красной линией — Р1. Направление внимания на стимул связано с усилением негативности с латентным периодом 60 мс. ВП, связанные с прилегающими громкоговорителями, показывают уменьшающийся градиент. **(б)** Разностные волны, полученные путем вычитания ответов с ненаправленным вниманием из ответов с направленным вниманием. У всех испытуемых для центральных локализаций обнаружен градиент ВП, градиент для периферических звуков обнаружен только у дирижеров. **(в)** Верхний ряд: электрофизиологические эффекты внимания (фронтальное центральное отведение, средняя амплитуда, 180–220 мс; отношение С1/Р1 установлено 100%). Для центральных локализаций не обнаружено межгрупповых различий. Для группы дирижеров характерен более крутой градиент для периферических звуков. Нижний ряд: нажатие кнопки в ответ на предъявление малочастотного стимула. У дирижеров снижено количество ложных тревог для звуков из соседних областей при периферической локализации стимулов. **(г)** Спин-интерполированные карты мозга для эффектов внимания при центральном расположении стимулов (временное окно 180–220 мс): для всех групп характерна одинаковая топографическая локализация. (Источник: Munte *et al.*, 2001.)

ты, звуки животных. Категоризация помогает декодировать информацию о новых объектах и встраивать их в уже существующие схемы. С течением времени между различным объектами начинают укрепляться ассоциативные связи, все вместе они объединяются с информацией от других сенсорных систем. Так формируется общая концептуальная репрезентативная система.

Первой работой, в которой описывалось, как формируются и комбинируются концептуальные знания, была работа Вернике (Wernicke, 1874/1977). Он говорил о том, что когда у человека уже есть достаточно опыта, если он слышит звук колокольчика, у него возникают зрительные, тактильные и т. д. ощущения.

В связи с тем что способность говорить — это уникальное человеческое свойство, неудивительно, что было предпринято много попыток изучить то, каким образом мы воспринимаем звучащую речь. Эту тему мы обсудим позже. Сейчас сосредоточимся на том, как декодируется информация о неречевых звуках, таких как, например, звуки окружающей среды. На рис. 7.20 видны результаты работы Биндера и его соавторов (Lewis *et al.*, 2004), направленной на изучение восприятия звуков окружающего мира. Основным выводом можно считать то, что при восприятии как опознаваемых, так и неопознаваемых звуков привычного окружения активируется область передней височной извилины. При восприятии опознаваемых звуков при этом также активируется передняя височная борозда и срединная височная извилина (СВИ) как правого, так и левого полушария. Эти результаты интересны в связи с более ранними исследованиями, в которых изучались функции СВИ. Активировавшиеся в подобных условиях области частично пересеклись с областями, связанными с семантическими процессами и восприятием зрительных объектов как конкретных орудий.

Когда мы запоминаем звук из нашего привычного окружения, очень вероятно, что мы воспринимаем его одновременно с каким-то видимым действием. Так, стук молотка обычно воспринимается вместе со зрительным образом самого молотка. Биндер с соавторами (Lewis *et al.*, 2004) предположили, что и в том, и в другом случае СВИ активируется при распознавании конкретного объекта. Их результаты хорошо согласуются с данным, полученными у пациентов с поражениями мозга, которые страдали слуховой агнозией, невозможностью распознать слуховые объекты. При этом ухудшение распознавания только звуков окружающего мира возникало достаточно редко. Изучение таких редких случаев показало, что локализация поражений может оказываться очень сложной, включая отдельно правое, отдельно левое или оба полушария одновременно (Clarke *et al.*, 2002). Данные показывают, что распознавание слуховых объектов включает разнообразную активность в связанных между собой областях коры. Это доказывает, что слуховое восприятие объектов окружающего мира включает сложные механизмы, которые реализуются в разных областях мозга, в обоих полушариях. Приведенная работа служит примером того, каким образом исследования, проведенные на больных с поражениями мозга дополняют результаты, полученные с помощью методов нейровизуализации.

Эффект вечеринки с коктейлем

Выше мы обсудили, каким образом звук воспринимается слуховой системой и как он становится слуховым объектом, который необходимо опознать или выучить заново. Такой механизм характерен для ситуации, когда одиничный звук предъявляется в тишине. Каким образом перцептивная задача решается, если

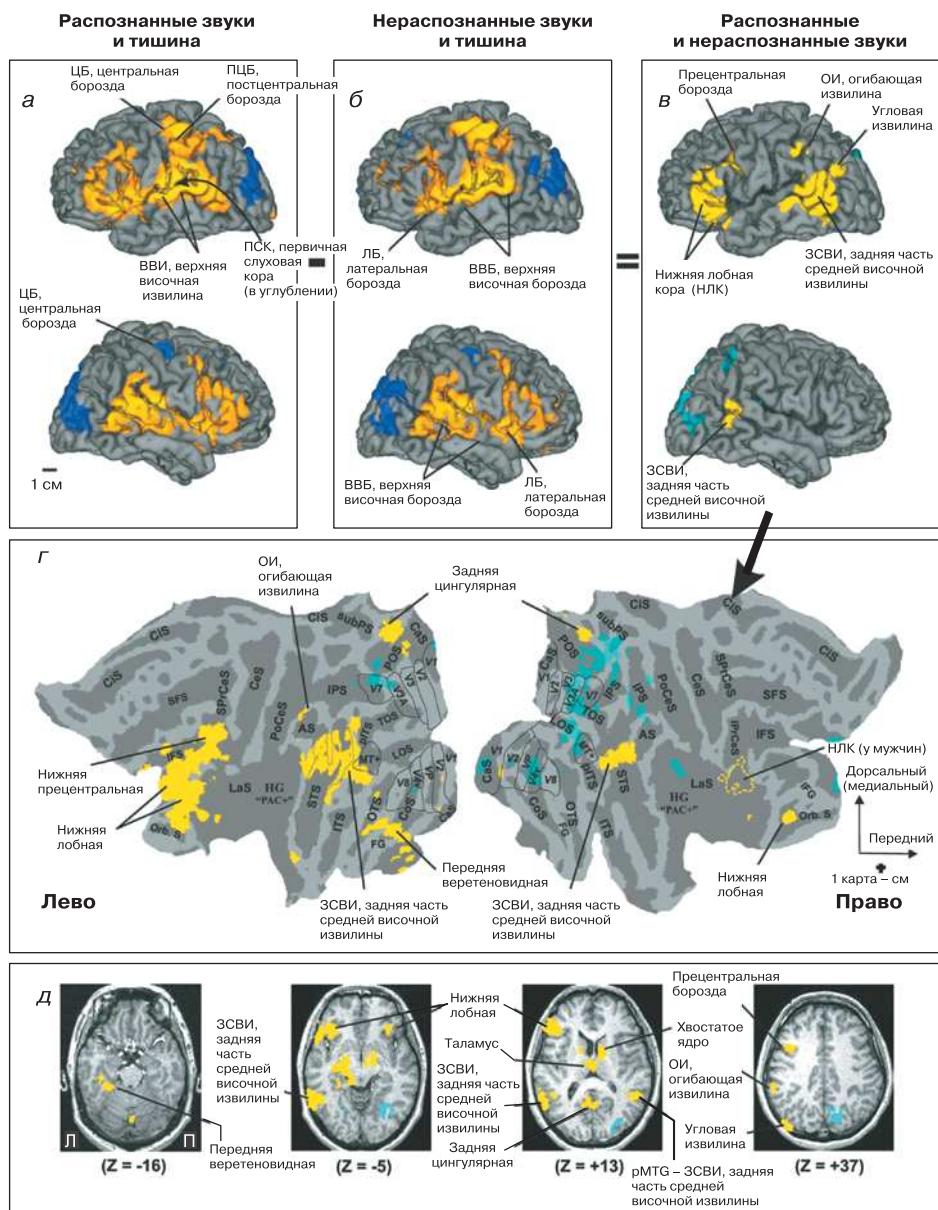


Рис. 7.20. Области мозга, вовлеченные в распознавания звуков окружающей среды. Желтым цветом окрашены усредненные по группе активные области и темно-синим цветом показано относительное уменьшение активности, вызванное (а) узнаваемыми, прямыми звуками по сравнению с тишиной, или (б) соответствующие неузнаваемые обратные звуки по сравнению с тишиной. (в) Вычитание данных (б) из (а) выявило области, преимущественно вовлеченные в узнавание звуков (желтые) по сравнению с соответствующими неузнаваемыми звуками, проигранными в обратном направлении (голубой); изображение получено относительно активности во время тишины. (г) Развернутые карты, отображающие данные с (в). Левая верхняя височная борозда отмечена серым цветом для четкости представления данных. (д) Аксиальные срезы данных с (в), наложенные на изображение мозга одного испытуемого. (Источник: Lewis et al., 2004.)

вокруг много посторонних шумов, источники которых, возможно, находятся в одинаковых точках пространства? Каким образом слуховая система разделяет эти шумы на отдельные слуховые объекты? Перцептивная задача такого рода получила название феномена «вечеринки с коктейлем» (Cherry, 1953). Этот феномен связан с большим количеством исследований. С теоретической точки зрения, интерес в данном случае представляет то, как слуховая система вычленяет из сложного звукового окружения отдельные сигналы, с практической — эти исследования перспективны для разработки систем распознавания речи.

Брегман (Bregman, 1990) разработал модель, которая позволяет описать, как происходит разделение различных сигналов в зашумленном окружении. Модель включает четыре элемента.

1. Источник.
2. Поток.
3. Группировка.
4. Разделение потока.

Источник — это сам звуковой сигнал. *Поток* — перцептивный образ, который связан со звуком. Такое различие между физической составляющей сигнала и его восприятием схож с различием между частотой звука и высотой, которую воспринимает слушающий. Источник описывается в терминах физических характеристик, а поток отражает психологические аспекты восприятия, которые могут быть различны для разных людей.

Группировка относится к тому, как комбинируется сигнал для идентификации и удержания внимания к определенным аспектам слуховой сцены (таким как выделения знакомого голоса в толпе). Процессы перцептивной группировки создают поток. Существует два типа группировок: первый тип — симультанная (одновременная) группировка, когда вместе группируются два или более стимула, которые начинают звучать одновременно. Представьте себе оркестр или хор: вы скорее будете воспринимать отдельный звуковой поток, а не разделять его на отдельные голоса или инструменты. (Но, если вы осознанно направите на них свое внимание, вы сможете их услышать. Это отличный пример того, какие возможности имеет слуховая система!) Второй тип — последовательная группировка, когда вместе группируются стимулы, которые в разные промежутки времени имеют одни и те же характеристики. Примером такого рода процессов может служить ситуация, когда вы слушаете лекцию, и вдруг перед вами кто-то начинает кашлять. Звуковой поток, который идет от лектора, прерывается кашлем, однако это вряд ли окажет воздействие на ваше восприятие того, что говорится. Слуховая система распознает голос лектора как отдельный поток, несмотря на короткую помеху от кашля.

Разделение потоков — это процесс выделения отдельных слуховых объектов или событий, их разделение на разные потоки.

Ниже представлены основные принципы группировки, разработанные в рамках модели Брегмана.

1. Близость: звуки, которые воспринимаются близко по времени и имеют общие качества и характеристики, могут быть сгруппированы вместе.
2. Родство: звуки, которые принадлежат одному и тому же объекту, группируются вместе. В примере с лекцией — кашель не «принадлежит» потоку, который идет от лектора.

3. Хорошее продолжение: звуки, переход между которым оказывается гладким, скорее всего, группируются вместе (этот принцип схож с принципом близости)
4. Общая судьба: вместе группируются звуки от одного источника или совпадающие во времени (как в примере с оркестром).
5. Эксклюзивное распределение ресурсов: этот важный принцип для восприятия речи и состояний, когда необходимо распределять внимание на два разных потока, которые невозможно воспринять одновременно. По другому этот процесс иногда называют селективным слушанием. Когда чей-то голос предъявляется в наушники, проблем в распознавании речи не возникает. Однако если предъявить два разных речевых потока в разные уши, то воспринимается смысл только одного из них. При этом остается возможность переключаться между разными потоками.

Каким образом мозг осуществляет анализ слуховой сцены? Исследования нейронных механизмов перцептивной организации в слуховой системе привели к возникновению нескольких теорий того, где и как происходит декодирование информации о слуховом потоке. Одна из точек зрения предполагает, что разделение разных потоков происходит при участии первичной слуховой коры, а механизмы разделения включают подавление информации, не относящейся к определенному потоку (Fishman *et al.*, 2001). Вторая точка зрения состоит в том, что в этом процессе участвует корковый механизм детекции изменений, который отслеживает изменения, не относящиеся к одиночному потоку (Sussman, 2005). Согласно этой точке зрения, индивидуальный слуховой поток формируется на основе акустических аспектов сигнала, таких как частота и расположение в пространстве. Как только эти характеристики сформированы в нейронную модель потока, входные сигналы, которые с этими характе-

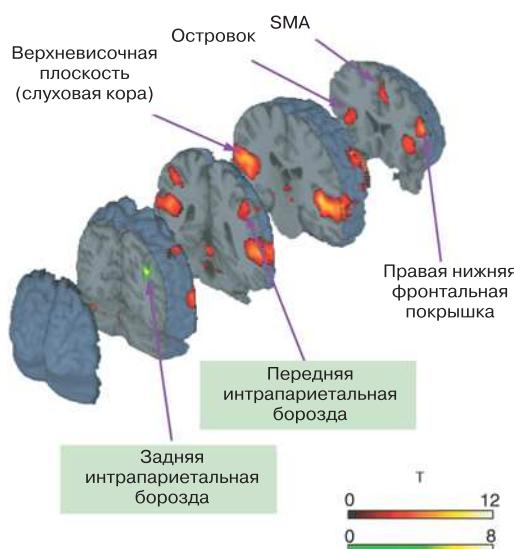


Рис. 7.21. Зоны коры, отвечающие за анализ слуховых потоков: область (выделена салатовым) в межтеменной борозде (МТБ), где два слуховых потока воспринимаются в противоположность одному. МТБ рассматривается в качестве области, отвечающей за организацию (совмещение) чувствительности к мультимодальной информации. (Источник: Cusack, 2005.)

ристиками не совпадают, детектируются с помощью специальных корковых механизмов. Третье представление о механизмах разделения потоков состоит в том, что процессы перцептивной организации протекают в областях коры, в которых происходит связывание зрительной и соматосенсорной информации, а конкретно — во внутритеменной борозде (Cusack, 2005). Эта точка зрения предполагает, что перцептивная организация сложных звуковых стимулов протекает вне слуховой коры, в мультимодальных ассоциативных областях коры (рис. 7.21).

Разделение слуховой сцены на составляющие части или потоки — это сложная, комплексная проблема для слуховой системы, и, скорее всего, в решении этой проблемы также участвуют комплексные мозговые механизмы. Таким образом, неудивительно, что нейронный субстрат процессов анализа слуховой сцены до сих пор остается *сложной темой для анализа в рамках когнитивной нейронауки*.

3.3.3. Потоки обработки информации «что» и «где»

Мы рассмотрели важные аспекты слухового восприятия, такие как декодирования бинауральных характеристик того, где звук локализуется в пространстве, и каким образом анализируются временные и спектральные характеристики для того, чтобы определить, что за звук мы слышим. Потоки информации «что» и «где» активно изучались в большом количестве инвазивных исследований на обезьянах для зрительной и для слуховой модальности. Если обобщить результаты этих работ, можно сделать вывод, что существуют четко оформленные и разделенные потоки информации о том, «что» за стимул воспринимается и «где» это происходит (рис. 7.22).

Существует много данных, которые говорят о том, что кортикальные сети, которые участвуют в процессе декодирования этих аспектов звуковой информации, разделены (хотя и активно взаимодействуют между собой) и в человеческом мозге. Предполагается, что височная пластина выступает как некоторый узел связи между потоками «что» и «где» на ранних корковых этапах обработки

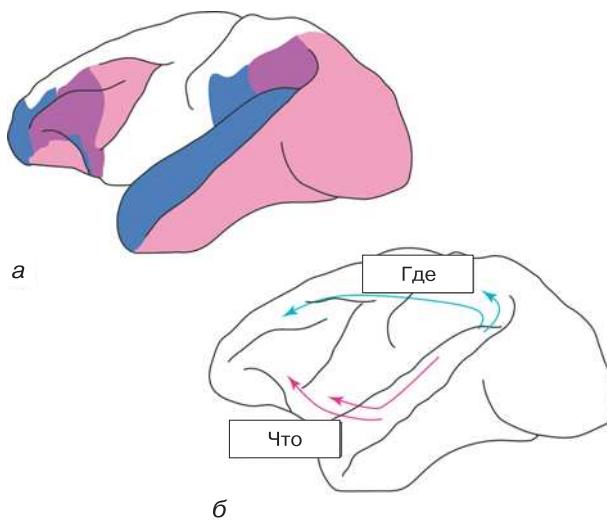


Рис. 7.22. Слуховые области и потоки в мозге приматов. (а) Латеральная поверхность мозга макаки, выделены области зрительной (розовым цветом) и слуховой (синим) чувствительности. (б) Два широких «потока» обработки в слуховой системе. (Источник: Scott, 2005.)

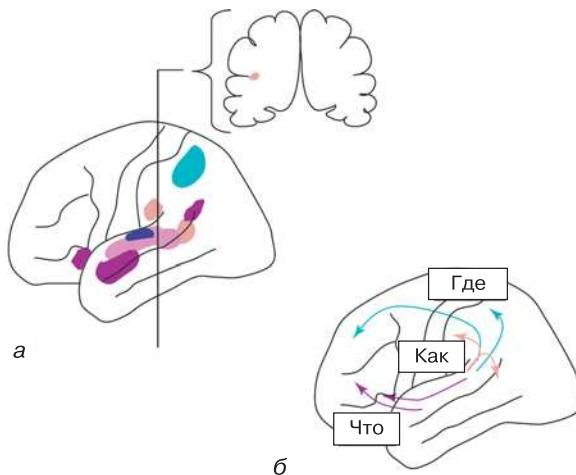


Рис. 7.23. Функциональные ответы на речь и возможные потоки обработки информации в мозге человека. (а) Латеральная поверхность человеческого мозга: раскрашенные области указывают на какой тип акустического сигнала отвечает каждая часть височной области (соответствующие части теменной и лобной областей). Синие участки отвечают на специфичные, связанные с языком фонологические структуры. Сиреневые участки отвечают на стимулы с фонетическими сигналами и характеристиками речи, в то время как фиолетовые участки реагируют на разумную речь. Розовые участки отвечают на вербальные, связанные с кратковременной памятью, и артикуляционные проявления речи. Зеленые участки реагируют при возникновении пространственных слуховых задач. (б) Предполагаемые направления потоков обработки «что», «где» и «как» в человеческом мозге. Источник: Scott, 2005

информации (Griffiths and Warren, 2002). Тем не менее роль височной пластиинки остается не до конца выясненной.

Последние исследования процессов обработки «что» и «где» информации с применением методов нейровизуализации показали, что при декодировании разных типов информации можно выделить разные паттерны активации. Были обобщены имеющиеся на данный момент результаты исследований и выдвинута гипотеза о том, какие области человеческого мозга связаны с «что», «где» и «как» потоками (Scott, 2005) (рис. 7.23). Однако картирование областей, которые связаны с обработкой звуковой информации, до сих пор остается предметом активного изучения.

4.0. Восприятие речи

Давайте теперь обратим свое внимание на такую важную часть функций слуха человека, как декодирование речевых звуков. Так как язык — это уникальная способность человека, вполне вероятно, что наша слуховая система может резко отличаться от слуховой системы приматов. Обсуждение способов распознавания речи мы начнем с краткого обсуждения того, какие элементы анализа можно в этой области выделить.

Основная задача речевой системы — из группы звуков получить некоторую осмысленную информацию. Такой процесс представляется достаточно прямолинейным: когда мы слышим речевой звук, например «д», его физические характеристики связываются с абстрактным представлением этого звука как *фонемы*. Два основных типа фонем — это согласные (например, «д») и гласные (например, «и»). В то время как произносится слово (допустим, слово «дом»), отдельные фонемы сохраняются в эхоической памяти. Для того чтобы это слово было декодировано, необходимо, чтобы была последовательно декодирована информация о фонемах «д», «о» и «м», которая напрямую связана с физическим звучанием слова. Результатом работы такой системы становится активация слова «дом» в концептуальной/семантической системе знаний. К сожалению, эта весьма разумная схема не отражает того, как на самом деле работает система распознавания речи. Фактически между исследователями в области восприятия речи нет согласия даже относительно простейших «блоков» речи: действительно ли одиночные фонемы являются элементами анализа для речевой системы? Или на эту роль больше подходят слоги? Позже мы еще вернемся к поставленному вопросу. Сейчас же давайте обратим внимание на то, что речевая система должна не только декодировать смысл того, что говорится, но и «кто» информацию о говорящем, а также «когда» информацию для анализа порядка звучания фонем, слогов, слов и предложений. Как уже отмечалось выше, анализ речи идет в разных временных промежутках (20, 200, 2000 мс, см. рис. 7.2). Эта информация должна быть точно воспринята вне зависимости от индивидуальных характеристик говорящего, таких как высокий ли это голос ребенка или низкий голос мужчины, говорим ли громко или шепотом, быстро или медленно.

Очевидно, что речевая система не просто вычленяет смысл из звука, она не может опираться только на физические характеристики речи, так эти характеристики могут сильно варьироваться для разных людей. Несмотря на сложность процессов восприятия речи, они происходят без участия внимания или видимых усилий с нашей стороны. Давайте начнем наше обсуждение с истории того, как развивались науки о речи.

4.1. История вопроса

Исследования в области декодирования речевой информации ведутся сравнительно недавно. Несмотря на то что связь языка и мозга давно стала предметом изучения, а анализ физических характеристик звука ведется с начала XIX в., специфика того, каким образом из акустических сигналов рождается смысл, — это относительно новая область (блок 7.1). Исследования восприятия речи начались в период перед Второй мировой войной. Несколько событий выдвинули эту тему на передовую науки. Во-первых, перед и во время войны существовала необходимость разработки систем распознавания речи для передачи секретной, скрытой военной информации. Первой такой системой стал вокодер (от англ. *voice coder* — кодировщик голоса), разработанный Дадли из Bell Telephone Laboratories (Dudley, 1936). Вокодер предоставлял возможность передавать речевые сигналы через телефонные узлы при помощи анализа и рекодирования речевых сигналов в более простые сигналы, которые содержали меньше информации, чем человеческая речь. На выходе получался гораздо более простой речевой сигнал, который тем не менее был узнаваем. Это служило доказательством

Блок 7.1. От вокодера к «бионическому уху»

Технологии, которые лежат в основе ранних вокодеров, по-прежнему активно используются и составляют основу, которая позволяет слуховым имплантантам стимулировать слуховую систему для коррекции слуха у людей с некоторыми конкретными типами дефектов слуха (рис. 7.24).

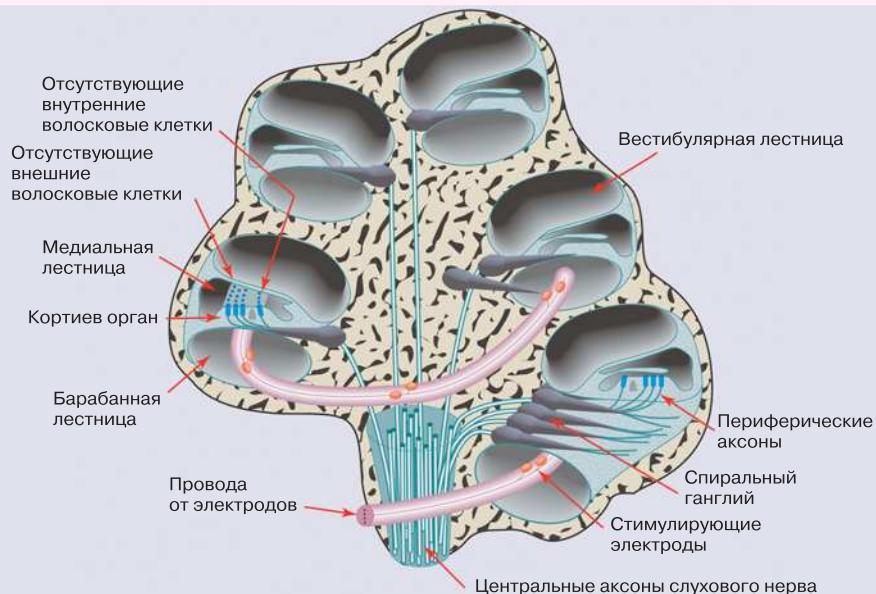


Рис. 7.24. Источник: Brown, 2003

того, что речь содержит множество избыточных характеристик. Полученные результаты запустили серии экспериментов, целью которых было определить минимальное количество информации, необходимой для понимания речи.

Следующим изобретением, которое было создано во время Второй мировой войны, однако оставалось засекреченным до тех пор, пока война не кончилась, был спектрограф. Он также был разработан специалистами из Bell Labs на некоторых принципах, сформулированных Дадли во время разработки вокодера. Спектрограф анализировал звуковой сигнал и выдавал изображение видимой речи, которое называлось спектрограммой (рис. 7.25) (Potter *et al.*, 1947).

В спектрограмме по оси ординат расположена частота сигнала, по оси абсцисс — время. Затенение относится к третьему измерению, интенсивности (или энергии) сигнала. Интенсивность представлена в двух видах — во времени (по оси *x*) и по частоте (по оси *y*). В такой ситуации количество энергии (интенсивности) может быть представлено и как функция от длительности предложения, и как функция от частотного диапазона внутри слогов или слов. Белые области спектрограммы по оси *x* указывают, что в этой точке была тишина. Белые области по оси *y* говорят о том, что интенсивность на данной частоте равна нулю. Соответственно, чем темнее область по той же оси, тем больше

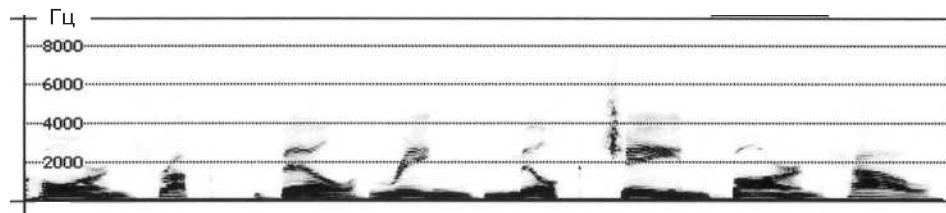


Рис. 7.25. Спектрограмма индивидуально произнесенных слов. По оси x время, по оси y частота. Более темные участки соответствуют большей амплитуде, в основном расположены в области формант каждого звука речи. (Источник: Binder *et al.*, 2000.)

интенсивность в этом частотном диапазоне. На рис. 7.25 можно видеть, что существуют темные области в достаточно узком диапазоне частот: эти области называются *формантами*. Форманты располагаются на относительно постоянных интервалах и связаны с потоками воздуха, идущего через голосовой тракт. Форманты различаются у разных людей, что связано с размерами голосового тракта. Спектрограф радикально изменил способы изучения восприятия речи и дал совершенно новый метод изучения структурных элементов речевого сигнала. Из ранних исследований с помощью спектрографа следует два основных вывода: во-первых, промежутки или моменты тишины в предложениях не совпадают с границами слов, но часто оказываются внутри самих слов; во-вторых, формантная структура фонем, таких как «д», сильно различается в зависимости от того, какая за ними следует гласная (рис. 7.26).

Эти данные оказали существенное влияние на то, на какие типы моделей разделялись представления о декодировании речи. Во-первых, промежутки, пустоты в речевом потоке не предоставляют речевой системе информацию о начале и конце слов. Тогда ясно, что требуются другие указатели для опознания разных слов. Во-вторых, физические характеристики отдельных фонем достаточно сильно различаются в зависимости от предшествующих и последующих фонем. Отсутствие инвариантов указывает на то, что в мозге не может существовать звуковых шаблонов, которые один к одному соотносятся с фонемами.

Несмотря на открывшуюся сложность декодирования информации, спектрограммы позволили исследователям описать важные характеристики фонем,

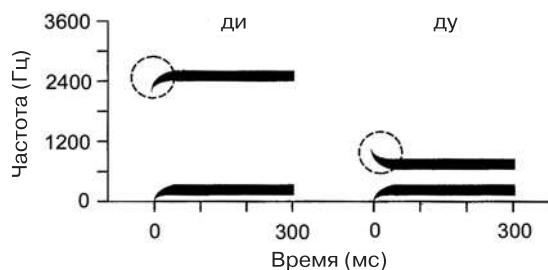


Рис. 7.26. Схематическое направление и частота начала формант в слогах /ди/ и /ду/ демонстрируют, что, хотя восприятие двух слогов начинающихся со звука «д» будет отображено в области одной и той же фонемы /д/, физические реализации начальной /д/ различаются. (Источник: Carroll, 1999, цитируется из Liberman, 1970.)

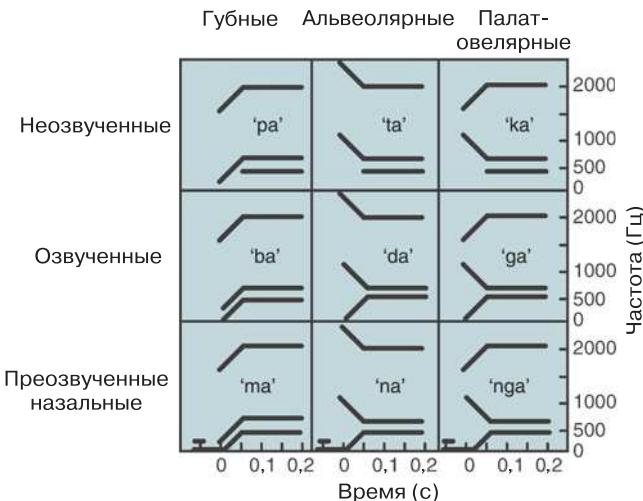


Рис. 7.27. Схематическая иллюстрация образцов формант, имеющих отличительные особенности различных классов звуков речи. (Источник: Brown, 2003.)

такие как место артикуляции (где в артикуляторной системе они производятся) и длительность звучания голоса. Согласные могут быть категоризованы относительно этих *отличительных характеристик* (рис. 7.27).

4.2. Ранние теории восприятия речи

Важным выводом, который был на ранних этапах изучения речи, стало понимание того, что физические характеристики сигнала или отдельные фонемы не содержат инвариантной информации для декодирования. Вспомните, что работы Фурье и Ома предоставили основу для разложения сложных звуковых сигналов на ряд простых синусоидальных составляющих. Данные об отсутствии инвариантов в речевых звуках указали на то, что система анализа речевой информации должна отличаться от анализа других типов звуков.

Если восприятие речи не связано с разложением сигнала на более простые части (а это так, потому что физические характеристики фонем могут сильно различаться), то каким образом протекает этот процесс? Одна из теорий предполагает, что нейронная система декодирования речи специализирована и не является частью общей слуховой системы. В строгой формулировке эта теория гласит, что речевые звуки воспринимаются специальной системой уже на уровне уха (Liberman *et al.*, 1967). Отсутствие инвариантов в речи привело Либермана и его соавторов к разработке *моторной теории восприятия речи* (Liberman and Mattingly, 1985). Согласно этой теории, восприятие речи тесно связано с порождением речи, особенно с процессами артикуляции. В то время как для фонем не удается выделить инвариантные характеристики, моторная теория гласит, что артикуляторные процессы обладают такими инвариантами и при восприятии речи есть доступ к нейронным механизмам ее порождения.

С того момента, как была сформулирована теория моторного восприятия, появились и новые представления о том, как происходит восприятие речи. Общим для всех теоретических взглядов было представление о том, что речевая система должна иметь возможность сохранять константность восприятия вне зависимости от широкого спектра физических характеристик фонем и слов. Основные дискуссии в этой области науки разразились между 1950-ми и 1960-ми, после выхода работы Либермана, в которой постулировалась специфичность речи и существование отдельной речевой системы. Альтернативой этой точке зрения было представление о том, что язык и речь опираются на общие познавательные системы мозга. Работы Tallal показали, что латерализованная обработка речевой информации связана скорее со спецификой работы слуховой системы в левом полушарии (обработка быстро изменяющихся характеристик звука, свойственных, в том числе, звукам речи), а не с выделением отдельной речевой системы (Tallal, 2001).

Разделение на две подобные противоречащие друг другу точки зрения существует до сих пор, однозначного ответа в пользу того или иного взгляда пока не существует. Тем не менее наиболее вероятной представляется ситуация, когда в восприятии речи участвует как специфическая речевая система, так и более общие познавательные механизмы.

4.2.1. Элементы анализа — составные части речевой системы

Что служит базовыми элементами для системы распознавания речи? Фонемы? Слоги? Данные об отсутствии инвариантных характеристик у фонем служат серьезным доводом против представления о фонемах как о таких базовых элементах, хотя они и являются критически важными для восприятия речи. Однако в звуках речи содержится большое количество информации, так что не удивительно, что прямое сопоставление фонем и слов не позволяет полностью описать процессы распознавания речи (Scott and Wise, 2004). Обратите внимание, что слуховая система имеет сложные обратные связи на всем протяжении обработки информации от улитки до коры, существуют параллельные связи внутри слуховой коры, между слуховой системой правого и левого полушария, а также связи с другими сенсорными и моторными системами. Такая комплексная обработка информации, естественно, помогает при декодировании сигнала.

Слог интуитивно представляется адекватным в качестве основного элемента речи, в том числе из-за важности силлабического ударения для понимания смысла. К примеру, в словах мелодия и мелодический набор фонем кажется достаточно схожим. Основной характеристикой, которая помогает в различении этих двух слов, является различие в ударениях. Несмотря ни на что, у исследователей не существует единой точки зрения на базовые элементы, необходимые для понимания речи.

4.2.2. Минимальное количество информации, которое необходимо для декодирования слухового сигнала

Если речевые сигналы оказываются настолько сложными, возможно, более продуктивным для понимания процессов декодирования окажется исследовать минимальное количество информации, которая необходима для понимания речи? Такой подход использовали Шенон с соавторами (Shannon *et al.*, 1998). Основ-

ное предположение заключалось в том, что минимальная информация, которая необходима для распознавания речевого сигнала содержится в его форме, т. е. в подъемах и падениях или *временной огибающей* сигнала. Shannon предъявлял речевые звуки, в которых была устранена информация о частотных составляющих и варьировались временные характеристики сигнала. Испытуемые с поразительной точностью распознавали речь. Эти данные указывают на то, что хотя частотная составляющая сигнала безусловно важна для декодирования речевых стимулов, ее наличие не обязательно. Было показано, что временная огибающая речи может нести больше информации, необходимой для распознавания, чем более тонкие характеристики, связанные с фонемами.

Тот факт, что исследователи не могут прийти к согласию относительно основных элементов речи, делает исследования мозговых механизмов речевого восприятия крайне непростой. Однако существует много работ, которые направлены на изучения того как в мозге происходит анализ речевых и некоторых других типов звуков. Мы рассмотрим часть из них в следующем разделе.

4.3. Функциональное картирование специфических речевых процессов

В работе Биндера (Binder, 1997) с применением методов нейровизуализации были изучены различия в активации слуховой коры, связанные с восприятием речевых сигналов (слов), тонов или шума. Было показано, что при восприятии слов сильнее активируется верхняя теменная извилина и верхняя теменная борозда (*superior temporal gyrus* и *superior temporal sulcus*) по сравнению с восприятием тонов или шума. Хотя эти результаты можно трактовать как доказательство в пользу существования в мозге специфической речевой системы, в этом исследовании остаются неучтенные факторы. Тоны и шум отличаются от речевых звуков не только тем, что относятся к языку или нет. Они также отличаются по сложности своего устройства. Таким образом, разные паттерны активации мозга могут быть связаны не только с наличием функциональных речевых зон, но и с обработкой комплексных характеристик звуковых стимулов.

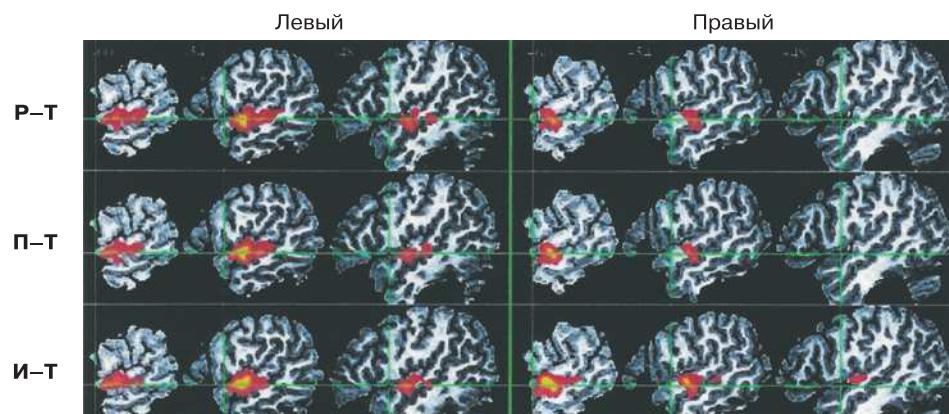


Рис. 7.28. Сравнение трех вариантов различий Речь–Тон: Речь–Тон (Р–Т), Псевдоречь–Тон (П–Т) и Инвертированная речь–Тон (И–Т). Области, отвечающие больше на Тоны, очень похожи во всех случаях. (Источник: Binder *et al.*, 2000.)

В одном из исследований (Binder *et al.*, 2000) изучалась активация слуховых корковых областей, связанных с восприятием речевых и неречевых звуков (для этого предъявлялся широкий набор звуковых стимулов: шумов, тонов и т. д.), а также различий в активации при предъявлении слов, псевдослов (таких как англ. «high», не имеющих смысловой нагрузки), а также инвертированной речи. (рис. 7.28). В результате было показано, что извилина Гешля и область височной пластиинки одинаково активируются при предъявлении всех типов звуковых стимулов. Эти данные служат в пользу предположения, что обработка звука протекает иерархично, при этом извилина Гешля активируется при восприятии всех типов сигналов и, скорее всего, связана с ранними этапами сенсорного анализа. При восприятии речевых звуков по сравнению с неречевыми активируются более широкие области слуховой коры, включая верхнюю заднюю височную извилину и верхнюю теменную борозду. Паттерн активации одинаков как при анализе слов, так и псевдослов и инвертированной речи.

Эти результаты указывают на то, что при восприятии речи активируются более широкие сети слуховой коры, чем при восприятии шумов и тонов. В связи с тем, что различия в активации для слов, псевдослов и инвертированной речи не были выявлены, Биндер делает вывод, что эти области, скорее, связаны не с семантическими процессами, а с процессом обработки фонологической информации о речевых стимулах.

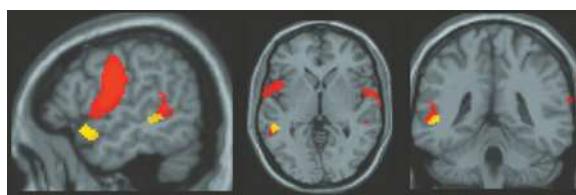
На данный момент можно выделить много линий исследований в области нейронных механизмов декодирования речи, ведется активная работа в этом направлении. Давайте обратим внимание на связь процессов «слушания» и «говорения», как взаимодействуют процессы восприятия и формирования речи.

4.4. Связь восприятия и формирования речи

В ранних работах с применением методов нейровизуализации изучалась активация мозга во время формирования речи. Выяснилось, что и в этом случае активируется слуховая кора. Эти данные были многократно воспроизведены. (рис. 7.29)

Почему слуховая кора оказывается активной во время порождения речи? Может, дело в том, что, когда мы говорим, мы одновременно слышим собственный голос? Или слуховая система играет при этом особую роль?

Результаты нейровизуализации, так же как данные, полученные на больных афазией с поражениями мозга говорят о том, что процессы восприятия и по-



Красным: Порождение речи
(имя и сказать OK > выбор объекта и круга)

Желтым: Восприятие речи
(прослушивание речи > инвертирование речи)

Рис. 7.29. Красные области активируются во время речи, желтые во время слушания речи. (Источник: Frackowiak, 2004.)

рождения речи тесно связаны. С раннего детства, когда человек овладевает языком, существует взаимодействие между слышимой и произносимой речью. Это взаимодействие во многом определяет развитие языковых навыков. Карл Вернике в конце XIX в. предложил модель, которая включала связь перцептивных речевых областей мозга с моторными. Он предположил, что «звуковой образ» слова необходим для коррекции произносимых слов. Эта модель используется по сей день. Она содержит важные теоретические предпосылки к изучению речевой системы даже сейчас, несмотря на то, что наши знания о протекающих в мозге процессах существенно шире, чем во времена Вернике.

4.4.1. Внутренняя речь

Какие процессы протекают в мозге, когда мы разговариваем сами с собой? Анализ мозговых механизмов внутренней речи раскрывает перед исследователями возможность исследовать сознание человека. Предложена упрощенная модель мозговой активности, связанной с внутренней речью (Hesslow, 2002) (рис. 7.30).

Взаимосвязь между процессами декодирования речевой информации и порождения речи сначала была предсказана теоретически в моторных теориях речевого восприятия. Наличие этой связи было доказано экспериментально и на сегодняшний день признается всеми. Однако точно природа интегративных процессов и мозговых областей, которые с ними связаны, до сих пор неясна. В этой области требуются дополнительные исследования.

4.5. Повреждения систем восприятия речи

До изобретения методов нейровизуализации основным источником информации о системах мозга, которые связаны с декодированием речи, было изучение больных с поражениями мозга. Чаще всего это были больные, перенесшие инсульт, так как в этом случае повреждения более локальны, чем при травмах головы. Тем не менее при инсульте может быть затронут очень разный объем мозга. В результате инсульта происходит блокада кровяного потока, которая вызывает массовую гибель нейронов в определенной области мозга. Повреждения специфической области вызывают поведенческие нарушения. Когда повреждения касаются речевых зон, у человека развивается *афазия*. Симптомы афазии могут быть разнообразны в зависимости от локализации и размера затронутых при инсульте областей мозга (блок 7.2). Две основные классификации афазий связаны с нейроанатомическими исследованиями XIX в. Поль Брока обнаружил зону во фронтальных отделах мозга, которая связана с порождением речи, Карл Вернике — зону в височной доле, связанную с восприятием речи. Повреждения этих зон вызывают два разных типа афазий: когда в качестве основного симптома выступают проблемы с порождением речи, говорят, что больной страдает от *афазии Брока*, когда нарушается понимание речи — *афазии Вернике*. (рис. 7.31).

Блюмштайн (Blumstein, 1997) пытался с помощью тестирования определить, какие аспекты понимания речи нарушены при афазии. В одной из серий экспериментов проверялась гипотеза о том, связаны ли проблемы с пониманием речи с перцептивными процессами (нарушено восприятие абстрактных фонем, *фонематический дефицит*) или страдают процессы распознавания слов и переход от фонем к смысловым характеристикам стимулов (*семантический дефицит*).

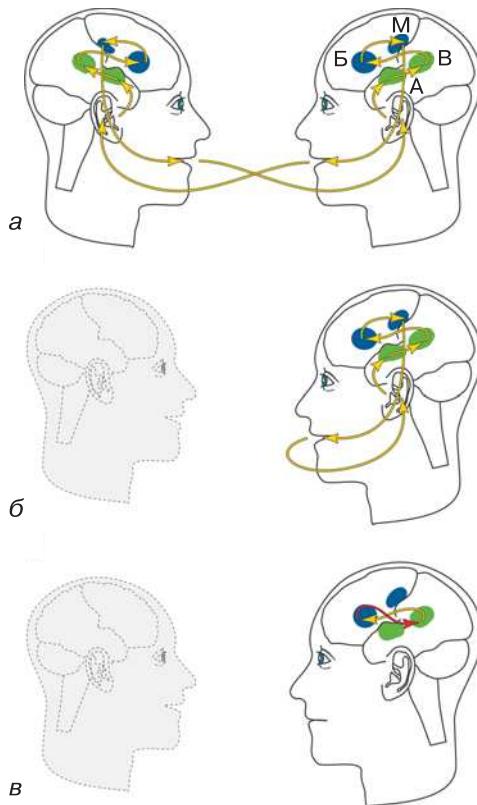


Рис. 7.30. Внутренняя симуляция разговора. (а) Можно отвечать на вопрос бессознательно. Верbalный сигнал поступает в слуховую кору, а затем в зону Вернике (Б). Это вызывает формирование ответа в зоне Брока (Б) и первичной моторной коре (М). (б) Можно слушать и отвечать на собственную речь, используя те же самые области мозга. (в) Если подготовка верbalного ответа может непосредственно быть связана (красная стрелка) с сигналами из слуховой коры или зоны Вернике, мы также можем говорить молча сами с собой, используя в основном те же механизмы. (Источник: Hesslow, 2002.)

Неврология XIX в.

Зона Брока – порождение речи
Зона Вернике – восприятие речи

Данные фМРТ

Красным – порождение речи
Желтым – восприятие речи

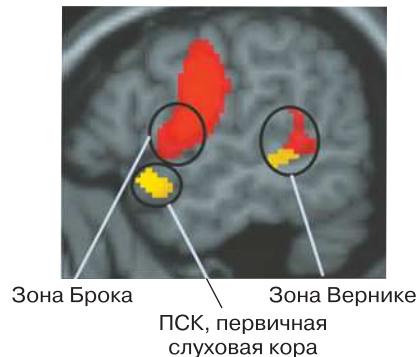
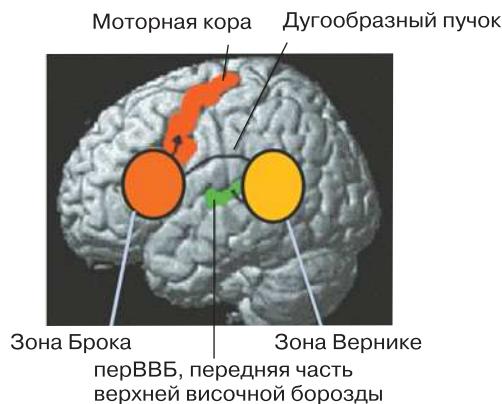


Рис. 7.31. Слева: классические области, связанные с языком, с изменениями из работ нейроанатомов XIX в. Справа: современные взгляды на классические модели. (Источник: Frackowiak, 2004.)

Для того чтобы оценить нарушения при афазии, автором использовалась методика сопоставления слов и картинок. Суть этой методики заключается в том, что человеку на слух предъявляется слово, и он должен подобрать к этому слову картинку. Для каждого слова испытуемый мог выбрать одну из четырех картинок: один правильный вариант и три ошибочных. Среди неподходящих картинок одна изображала предмет, название которого совпадало с предъявлением словом по звучанию, на другой был предмет с похожим по смыслу названием, третий предмет не подходил ни по смыслу, ни по звучанию. На рис. 7.33 представлен этот эксперимент: на левой панели изображены ключи («keys») и бобы («peas»). На правой панели также изображена морковь и калькулятор. Испытуемому на слух предъявляется слово «peas» (бобы). В этом случае картинка с ключами — это пример ошибки по звучанию, морковь — семантической ошибки, калькулятор — никак не связанного со стимулом предмета. Характер ошибок, сделанных пациентами, позволяет проанализировать особенности нарушений в процессах декодирования информации. Если ошибки в основном связаны со звуковым сходством, можно сделать вывод, что нарушены процессы анализа акустических характеристик речевых звуков. Если пациенты делают в основном семантические ошибки, значит анализ акустических характеристик сохранен, а трудности в распознавании речи связаны с декодированием смысла предложений.

В результате проведенных исследований было сделано два вывода. Во-первых, характер ошибок, которые делают пациенты, существенным образом

Блок 7.2. Новый взгляд на классическую модель: реконструкция языковых путей

Недавние открытия в области нейровизуализации позволили найти новые способы рассмотреть работу мозга. Одной из главных нервных «магистралей» мозга, долгое время привлекающей интерес исследователей языка, является дугообразный пучок. Этот большой тракт соединяет анатомические области, функционально соотносящиеся с зонами Брука и Вернике в левом полушарии. Разрушение этого тракта, как считается, лежит в основе одного из типов приобретенного слухового поражения (афазии), называемого проводниковой афазией. Однако после тщательного обследования больных с диагнозом проводниковая афазия был выявлен широкий спектр симптомов, поднимающий вопрос о том, одно ли и то же повреждение мозга вызывает эти симптомы. Исследователи Катани с коллегами использовали метод диффузной тензорной трактографии, чтобы реконструировать трехмерную картину проводящих путей, соединяющих зоны Брука и Вернике (Catani *et al.*, 2005). Они нашли доказательства того, что волокна белого вещества, называемые дугообразным пучком, напрямую соединяют зоны Брука и Вернике, как показано красным на рис. 7.32. Тем не менее были также обнаружены непрямые пути, которые идут латерально по направлению к переднему сегменту (показано зеленым на рис. 7.32) и соединяют зону Брука с участком нижней теменной коры около извилины Гешвинда. Задний сегмент соединяет область около извилины Гешвинда с зоной Вернике. Несмотря на то, что эти новые открытия ожидают подтверждения, они уже могут говорить о том, почему у пациентов с проводниковой афазией так сильно варьируют симптомы: если прямые и непрямые пути параллельно соединяют зоны Брука и Вернике, тогда нарушения речи будут сильно различаться в зависимости от того, в каком именно месте проводящего пути возникло повреждение.

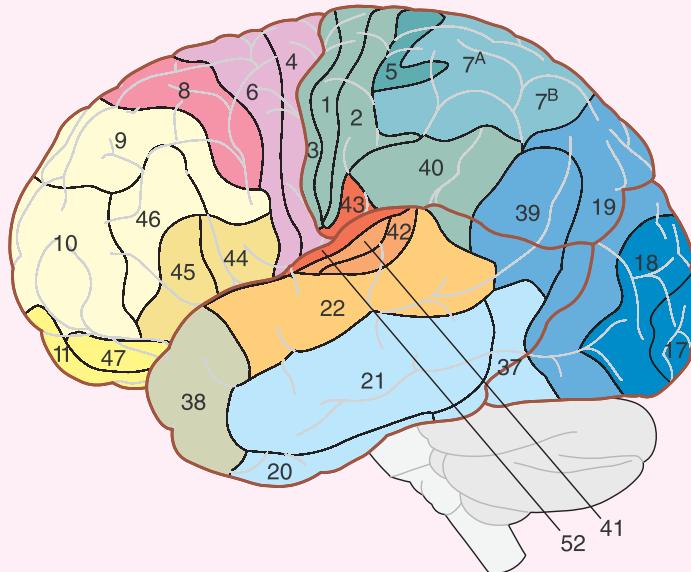


Рис. 7.32. Внизу: проводящие пути, соединяющие функциональные участки зоны Вернике в височной доле и зоны Брока в лобной доле в левом полушарии. Пути реконструированы с использованием методов трактографии и МРТ. Прямой путь между зонами Брока и Вернике, показанный красным, соответствует классическому описанию дугообразного пучка, который долгое время считался главной «магистралью», соединяющей эти важные области, связанные с языком. Обнаружены также непрямые пути: передний сегмент соединяет зону Брока с областью в нижней теменной доле рядом с извилиной Гешвинга, а задний сегмент соединяет эту область с зоной Вернике (показано желтым). Вверху: показана связь этих путей с анатомическими структурами левого полушария. (Источник: Catani *et al.*, 2005, с изменениями с разрешения.)

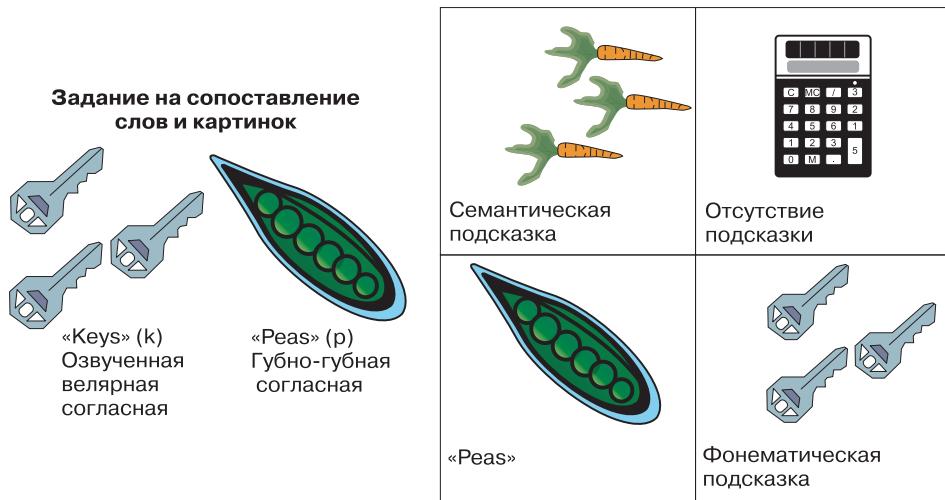


Рис. 7.33. Слева: минимальные пары слов, у которых начальные согласные отличаются только по одному признаку. В таком случае начальные /k/ и /p/ отличаются областью артикуляции (задненебный против губно-губного), но сопоставимы генерацией звука голосовыми связками (беззвучно) и манерой (взрывной согласный). Справа: стимулы, используемые в одиночном слуховом испытании называния картинки словом. Испытуемый слышит слово, в данном случае «peas», и должен указать на картинку, соответствующую слову. Сверху слева: семантический профиль, сверху справа: независимый профиль, снизу слева: корректный (целевой) ответ, снизу справа: фонематический профиль

не связан с тем, какой тип афазии у них диагностирован. Можно предположить, что больные с афазией Вернике должны делать больше фонематических ошибок, чем больные с афазией Брука. Однако полученные результаты не соответствуют этой гипотезе. Во-вторых, больные как с афазией Брука, так и с афазией Вернике в принципе достаточно хорошо справлялись с заданием такого рода. Следовательно, речевое восприятие, способность связывать акустические характеристики звука со смыслом слов при афазии нарушено не так сильно. Таким образом, сложности при понимании речи не связаны со способностью анализировать звуковые сигналы.

Эта и другие работы в области изучения мозговых механизмов речевого восприятия говорят о том, что хотя языковые функции у праворуких людей локализованы в левом полушарии, перцептивные процессы, связанные с речью могут быть организованы билатерально, т. е. при участии обоих полушарий. Последующие исследования в этой области предоставили данные в пользу такого вывода: грубые нарушения восприятия речи («полная глухота на слова») проявляются только в том случае, когда повреждения затрагивают оба полушария или повреждения в левом полушарии затрагивают также мозолистое тело, и информация не может быть передана в правое полушарие (Poeppel, 2001).

4.6. Рабочая модель мозговых механизмов восприятия речи

Языковые функции у большинства праворуких людей локализованы в левом полушарии. Однако речевая система не однородна, она включает разные этапы, от обработки информации о речевых звуках при восприятии до взаимодействия семантических и грамматических систем при порождении речи. Разработанная недавно модель слухоречевой системы предполагает, что на ранних этапах речевые процессы организованы билатерально в слуховых областях правого и левого полушария, в то время как более поздние семантические и синтаксические процессы связаны только с левым полушарием (рис. 7.34) (Hickok and Poeppel, 2007).

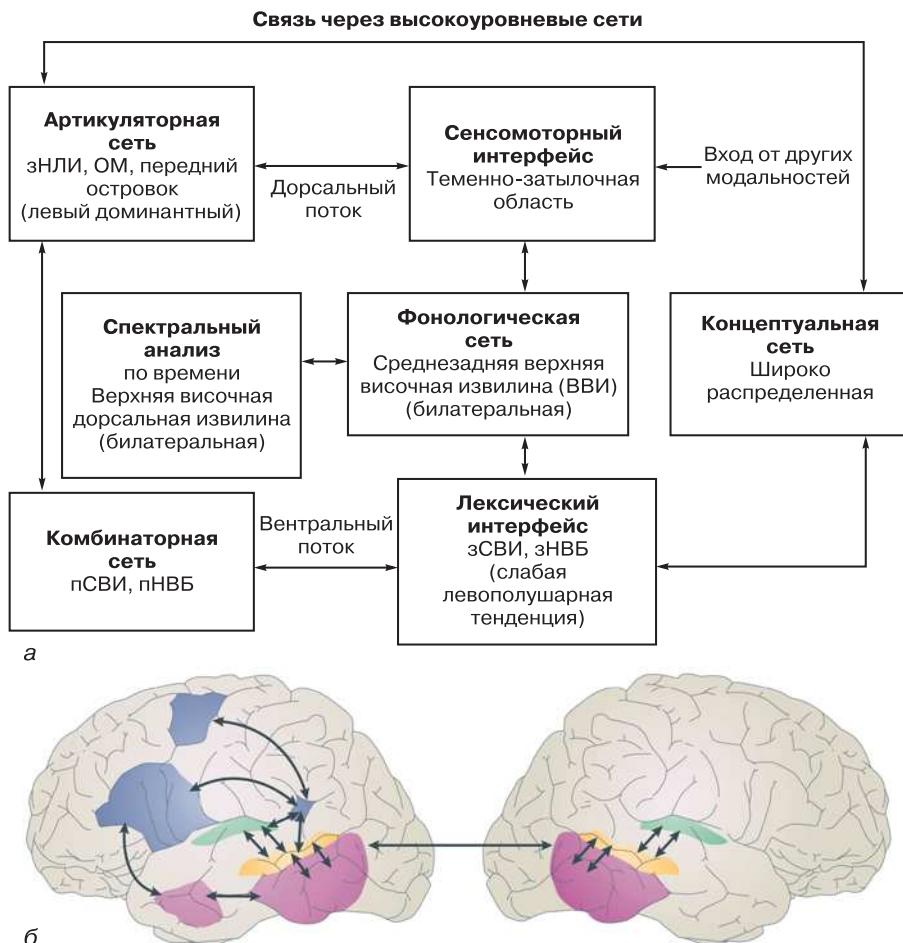


Рис. 7.34. (а) Изображена схематическая модель обработки слухоречевой информации Hickok и Poeppel (2007). (б) Показаны области мозга, которые должны отражать разные этапы обработки информации, характерные для модели. Обратите внимание, что ранние перцептивные системы (выделены зеленым и желтым), как предполагается, локализованы билатерально, в обоих полушариях, более поздние процессы связаны только с работой областей левого полушария. (Источник: Hickok & Poeppel, 2007.)

Хотя благодаря методам нейровизуализации и изучению больных с поражениями мозга на сегодняшний день имеется достаточно много данных о том, как организованы речевые процессы в мозге, наше понимание неполно. Это не кажется таким удивительным, так как исследователи до сих пор не могут договориться о базовых элементах анализа системы восприятия речи. Новые методы, например транскраниальная магнитная стимуляция (TMC), а также инновационные экспериментальные процедуры предоставляют новые данные о процессах декодирования информации и локализации речевой системы в мозге.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Музыка и мозг



Рис. 7.35. Амируд Д. Патель (Aniruddh D. Patel, PhD), Институт нейронаук, Сан-Диего, США. (*Источник:* Tom Cogill.)

Музыка, как и язык, является достоянием любой человеческой культуры. Ее появление уходит корнями глубоко в прошлое. Самые старые из найденных музыкальных инструментов, флейты из костей птиц и бивней мамонтов, были сделаны более 35 000 лет назад (Conard *et al.*, в печати). Несмотря на то что сила влияния музыки на человека поражала мыслителей со времен Платона, связь музыки и мозга начала активно изучаться недавно (Peretz & Zatorre, 2003).

Несколько фактов на сегодняшний день уже очевидны. Во-первых, изучение пациентов с поражениями мозга с нарушенным слухом показало, что восприятие музыки — это высокоорганизованная когнитивная структура с большим количеством разных компонентов (Stewart *et al.*, 2006). Во-вторых, исследования с применением нейровизуализационных методов на нормальных испытуемых дало понять, что при прослушивании музыки задействовано большое количество разных зон мозга (связанных не только со слухом) даже у людей без музыкального образования (Koelsch *et al.*, 2005). В-третьих, обучение игре на музыкальных инструментах влияет на мозговые

структуры и их функции как на корковом, так и на подкорковом уровне и повышает немузыкальные когнитивные способности (Schellenberg, 2005; Wong *et al.* 2007; Hyde *et al.*, 2009). В-четвертых, восприятие музыки показывает тесную взаимосвязь между когнитивными и эмоциональными процессами (Huron, 2006; Steinbeis *et al.*, 2006).

Как и в других областях науки, в исследованиях связи музыки и мозга много противоречий и споров. Я участвовал в одном из таких споров, касавшихся проблемы «модульности», т. е. связи восприятия музыки со специально отведенным участком мозга или задействования других когнитивных систем, таких как языковая, например (Peretz, 2006). Музыка, конечно, связана с определенным уровнем мозговой специализации, но работы некоторых моих коллег и мои собственные указывают на то, что обработка музыкальной и речевой информации имеет множество пересечений (Patel, 2008). Эти данные могут иметь значение для ряда проблем, включая, например, изучение и разработку методов лечения речевых нарушений (Patel *et al.*, 2008; Schlaug *et al.*, 2008).



Рис. 7.36. Снежок, желтохохлый какаду (*Cacatua galerita eleonora*), который синхронизировал свое поведение с музыкальным ритмом. (Источник: Irena Schulz.)

Другой важный спор касается эволюции. Появилась ли музыка как биологическая адаптация, которая помогла нашим предкам выжить? Или это человеческое изобретение, которое основано на мозговых механизмах, связанных с другими функциями? Эти вопросы могут легко увести к спекуляциям на тему, однако в последнее время наметились тенденции решать их лабораторно, изучая восприятие музыки у разных видов животных. В моей лаборатории, например, было показано, что животные могут двигаться под музыкальной ритм (Patel *et al.*, 2009; см. рис. 7.36). Таким образом, как минимум один фундаментальный аспект музыкального восприятия не требует специально отобранных в эволюции мозговых механизмов.

Основной вопрос для будущих исследований: почему музыка оказывает такое сильное эмоциональное воздействие на людей? Биологические основы эмоционального восприятия музыки только начинают изучаться (Juslin & Västfjäll, 2008) и в будущем нас ждут волнующие открытия в этой области.

Литература

1. Conard, N. J., Malina, M., Müntzel (in press). New flutes document the earliest musical tradition in southwestern Germany. *Nature*.
2. Juslin, P. N., & Västfjäll, D. (2008). Emotional responses to music: The need to consider underlying mechanisms. *The Behavioral and Brain Sciences*, 31, 559–621.
3. Hauser, M. D., & McDermott, J. (2003). The evolution of the music faculty: A comparative perspective. *Nature Neuroscience*, 6, 663–668 .
4. Huron, D. (2006). *Sweet Anticipation: Music and the Psychology of Expectation*. Cambridge, MA: MIT Press.
5. Hyde, K. L., Lerch, J., Norton, A., Forgeard, M., Winner, E., Evans, A. C., & Schlaug, G. (2009). Musical training shapes structural brain development. *The Journal of Neuroscience*, 29, 3019–3025.
6. Koelsch, S., Fritz, T., Schulze, K., Alsop, D., & Schlaug, G. (2005). Adults and children processing music: An fMRI study. *NeuroImage*, 25, 1068–1976.
7. Patel, A. D. (2008). *Music, Language, and the Brain*. New York: Oxford Univ. Press.
8. Patel, A. D., Iversen, J. R., Wassenaar, M., & Hagoort, P. (2008). Musical syntactic processing in agrammatic Broca's aphasia. *Aphasiology*, 22, 776–789.
9. Patel, A. D., Iversen, J. R., Bregman, M. R., & Schulz, I. (2009). Experimental evidence for synchronization to a musical beat in a nonhuman animal. *Current Biology*, 19, 827–830 .
10. Peretz, I. (2006). The nature of music from a biological perspective. *Cognition*, 100, 1–2 .
11. Peretz, I., & Zatorre, R. (2003). *The Cognitive Neuroscience of Music*. New York: Oxford Univ. Press.

12. Schellenberg, E. G. (2005). Music and cognitive abilities. *Current Directions in Psychological Science*, 14, 317–320.
13. Schlaug, G., Marchina, S., & Norton, A. (2008). From singing to speaking: Why singing may lead to recovery of expressive language function in patients with Broca's aphasia. *Music Perception*, 25, 315–323.
14. Steinbeis, N., Koelsch, S., & Sloboda, J. A. (2006). The role of harmonic expectancy violations in musical emotions: Evidence from subjective, physiological, and neural responses. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 1380–1393.
15. Stewart, L., von Kriegstein, K., Warren, J. D., & Griffiths, T. D. (2006). Music and the brain: Disorders of musical listening. *Brain*, 129, 2533–3553.
16. Wong, P. C. M., Skoe, E., Russo, N. M., Dees, T., & Kraus, N. (2007). Musical experience shapes human brainstem encoding of linguistic pitch patterns. *Nature Neuroscience*, 10, 420–422.

5.0. Восприятие музыки

Как и в случае с восприятием речи, для человека характерно и восприятие музыки. Существует множество сходств в восприятии речи и музыки: музыка имеет сложную фразовую структуру и ее восприятие предполагает преобразование звуков в какое-либо значение (и эмоцию). В процессе восприятия музыки возможно опознавание мелодии, даже если она сыграна другим инструментом, в другой тональности или темпе; таким образом, данная система не является оценивающей абсолютные высоты звука, но должна воспринимать относительные. В связи с вышесказанным, очевидно, что системы восприятия музыки должны иметь возможность поддерживать перцептуальное постоянство в отображении музыки. Основное различие между восприятием речи и музыки состоит в том, что все нормально развивающиеся люди научаются воспринимать речь. Мы не только способны к восприятию речи, мы — мастера! Однако это не справедливо для восприятия музыки: существует множество градаций способности к восприятию музыки и значительно больше усилий необходимо приложить для развития остроты восприятия музыки. Различия в способностях к восприятию музыки вкупе со множеством степеней музыкальных навыков весьма осложнили процесс исследования восприятия музыки в связи с унаследованными индивидуальными различиями. Эти сложности, однако, дают возможность понимания эффектов обучаемости и пластичности областей головного мозга, декодирующих музыку.

5.1. Этапы слуховой обработки музыки

Восприятие элементов музыки включает множество этапов обработки как в пределах слуховой системы, так и между различными областями головного мозга (рис. 7.37) (Zatorre, Chen, and Penhune, 2007). Процесс обработки должен включать в себя системы обратной и прямой связи, взаимодействие с памятью и эмоциями. Восприятие музыки несколько отличается от восприятия речи тем, что множество музыкальных звуковых сигналов не содержит никакого текста. Таким образом, процесс восприятия музыки, вероятно, имеет более абстрактную (нелингвистическую) презентативную основу.

В то время как музыкальный сигнал, как и всякий другой звуковой сигнал, является сложным, музыка в общем состоит из основных физических элементов: частоты, интенсивности и продолжительности. Физиологические аспекты частоты и продолжительности музыки соответствуют высотной (мелодия) и временной (ритм) структурам. Обычно мелодические и временные аспекты музыки изучаются по отдельности, т. е. как различные аспекты восприятия музыки. Однако, судя по всему, они не являются полностью независимыми. В то время как ученые, исследующие речь, утверждают, что обработка речи в мозге происходит в специальных областях, ответственных непосредственно за речь, ученые, исследующие музыку, утверждают, что могут существовать системы нейронов, специализирующихся на музыке. Факты, подтверждающие гипотезу о музыкально-специализированных системах нейронов, обнаружаются в нейрофизиологических исследованиях с участием пациентов, страдающих поражением мозга. Проведена серия исследований индивидуумов с поражением головного мозга, показавших, что у некоторых из них восприятие мелодии может быть нарушено частично, а система временного восприятия остается неповрежденной, в то время как у других система временного восприятия может быть нарушена, а восприятие мелодии неповреждена. Данные открытия привели к развитию модели организации системы музыкального восприятия в головном мозге (Peretz and Zatorre, 2005), при которой мелодические элементы музыки обрабатываются преимущественно в правом полушарии, и которая может избирательно повреждаться при поражениях правого полушария головного мозга, в то время как временная структура музыкальной ткани подвергается декодированию в обоих полушариях.

5.2. Отдельная система для музыкального восприятия

Является ли восприятие музыки отдельным аспектом обработки звука? В то время как работа Peretz и коллег предоставляет веские доводы в пользу этого утверждения, недавно опубликованный обзор (Koelsch, 2005) исследований восприятия музыки с применением нейровизуализации представляет увеличивающуюся совокупность данных, говорящих в пользу того, что некоторые аспекты музыкального восприятия, в особенности музыкальной структуры или синтаксиса, музыкальных значений и семантики, функционируют совместно в областях головного мозга, отвечающих за обработку речи (рис. 7.38).

Хотя наблюдается значительное число подтверждений того, что восприятие музыки может быть избирательно (Peretz и Zatorre, 2005) и дифференциально нарушено при поражениях левого или правого полушария, обзор исследований (Koelsch, 2005) приводит веский довод в пользу того, что по крайней мере некоторые системы обработки музыки и речи функционируют совместно. Речь и музыка являются специфичными для человека и в значительной степени комплексными сигналами со множеством измерений по спектральной и временной оси для более полного понимания их основной и детализированной структуры. Возможно, не существует единой области в головном мозге, отвечающей как за речь, так и за музыку: весьма вероятно, что речь и музыка имеют некоторые области нейронов, специфичных для их обработки, но также и области совместного функционирования. Усложнение уже сложных задач является отличительной особенностью музыкального образования и возможности оценивания среди людей, музыкантов и немузыкантов.

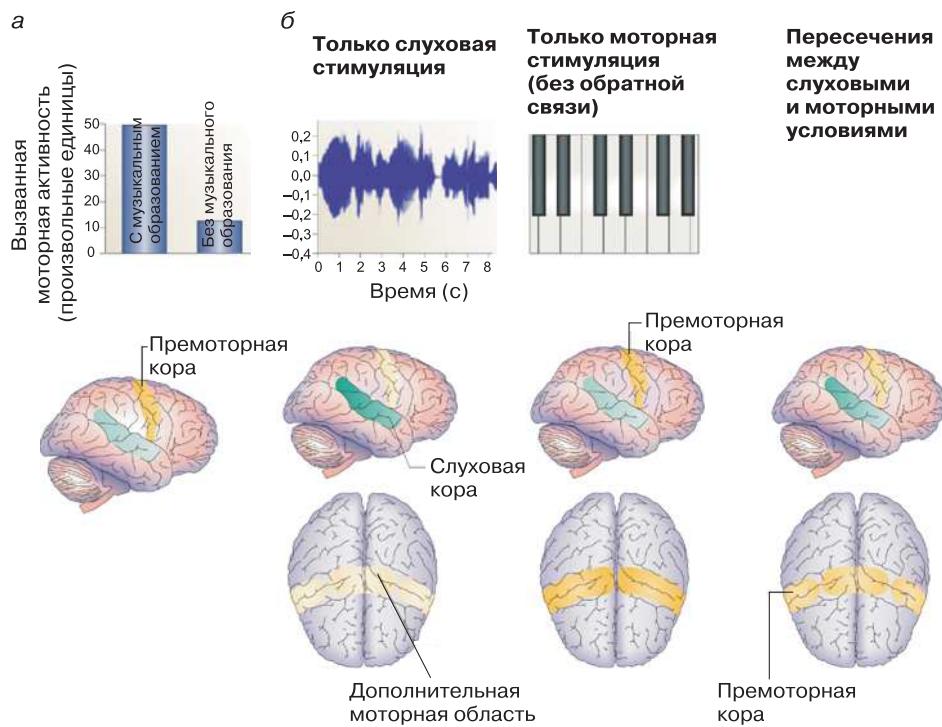
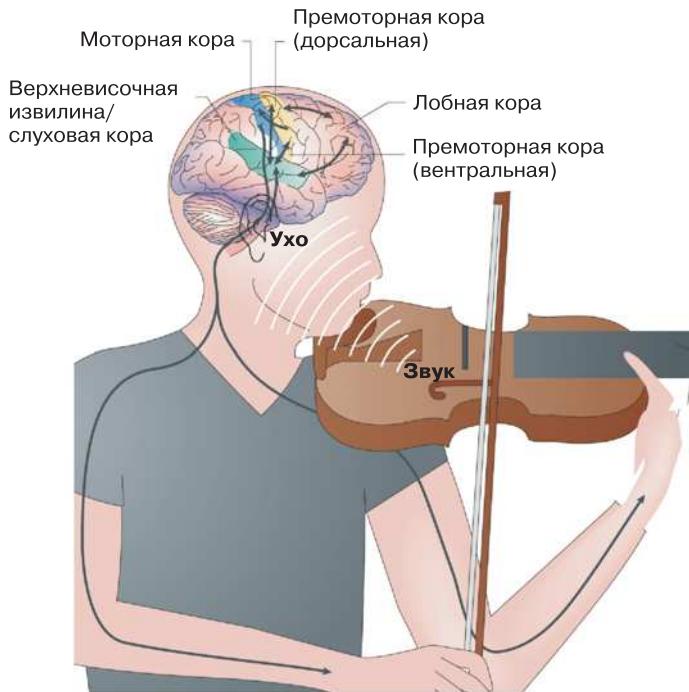


Рис. 7.37. Вверху: вы когда-нибудь задумывались, какие области мозга «зажигаются», когда вы слышите или играете музыку? Конечно, когда вы играете на каком-нибудь инструменте, активируются слуховые зоны, однако также активируются моторные зоны, которые связаны с извлечением звука. Эти моторные и сенсорные (слуховая) системы тесно связаны нервными сетями, передающими обратную связь, а также управляющие команды, необходимы для игры на инструменте. Внизу: результаты нейровизуализационных исследований показали тесную связь между моторными и сенсорными системами. (а) Люди без музыкального образования обучаются играть простую мелодию на клавиатуре. Анализируется активация мозга при прослушивании мелодии до и после обучения. (б) В других работах изучается активация мозга музыкантов при прослушивании композиции, которую они умеют играть (слева), и когда они играют эту мелодию, но не получают обратную связь (в центре). Показаны существенные пересечения в активации премоторной и слуховой коры, что предполагает их тесную связь при восприятии и порождении. (Источник: Zatorre *et al.*, 2007.)

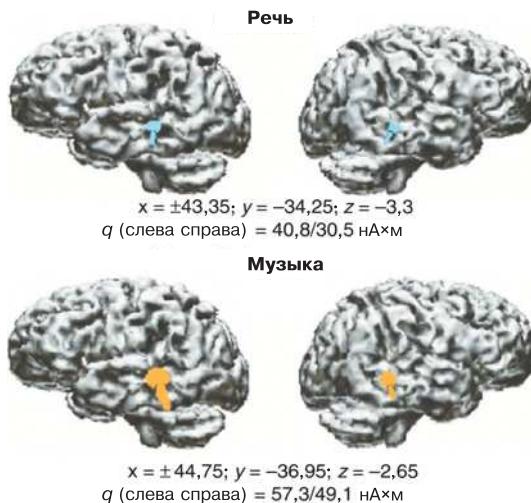


Рис. 7.38. Верхняя часть рисунка отображает активные речевые области мозга. Нижний рисунок иллюстрирует местоположение областей, ответственных за музыку. (Источник: Koelsch, 2005.)

6.0. Обучение и пластичность

Центральным направлением при изучении когнитивной деятельности человека является исследование кодирования новой информации в мозге во время процесса обучения, а также выяснение того, как мозг адаптируется и реорганизуется в зависимости от новых ситуаций или в результате травм, т. е. пластичность. Эти вопросы имеют важное теоретическое значение для понимания функционирования мозга, а также практическую ценность. Одной из центральных проблем является то, как слуховая кора отвечает на потерю сенсорного входа вследствие потери слуха, нервных повреждений или глухоты. Например, если ребенок рождается полностью глухим, и ему вставляют кохлеарный имплант в возрасте двух лет, будет ли его слуховая кора чувствительна к звуку, и смо-

жет ли ребенок нормально слышать? Или эти два года без звуковой стимуляции ограничат эффективность применения имплантата? Эти и другие вопросы, касательно корковой пластиности, в настоящее время интенсивно изучаются учеными.

6.1. Пластиность, связанная с депривацией

Многое из того, что мы знаем о пластиности слуховой системы, связанной с депривацией, исходит от работ на животных. Вспомним, что улитка и слуховые ядра ствола мозга организованы тонотопически, и то, что тонотопия присутствует в слуховой коре. При изучении нейрональной пластиности после депривации у животных были повреждены специфические участки улитки и ствола так, что диапазон частот больше не мог быть закодирован и передан в слуховую кору. После повреждения изучали организацию слуховой коры для того, чтобы определить, были ли какие-либо специфические частотные изменения, отражающие нейрональную пластиность. Ирвин и коллеги провели многочисленные исследования, используя общие подходы, и нашли доказательства того, что корковые карты частот действительно подвергаются изменениям после травмы (Rajan *et al.*, 1993). Мы не можем по этическим соображениям повреждать улитку или ствол мозга человека, так что наше изучение пластиности, связанной с депривацией, у человека может выполняться только неинвазивными методами. Хотя эти исследования находятся пока на начальном этапе, существуют доказательства того, что у взрослых людей с резким проявлением потери высокочастотного слуха происходят некоторые изменения в популяциях нейронов в слуховой коре, допуская, что организационные изменения коры, возникающие в результате потери слуха у людей, сходны с таковыми у животных (Dietrich *et al.*, 2001). Тем не менее в данном случае идет разговор о резкой потере слуха, о том, что происходит при постепенной, могущей занимать много лет потере слуха или при ее легких формах, известно меньше. А что насчет детей, рождающихся с частичной или полной глухотой? Если их снабдить слуховыми аппаратами или сделать улитковые имплантаты, разовьется ли у них нормальный слух? Эггермонт и коллеги исследовали ответы слуховой коры у нормальных детей и детей с потерей слуха, у которых были улитковые имплантаты (Ponton *et al.*, 1996а, б). У детей с имплантатами было показано отставание в развитии по сравнению с контролем. Однако в дальнейшем их слуховая система развивалась типичным образом, что свидетельствует о пластиности. Эти результаты вдохновляют, так как демонстрируют, что слуховая кора может развиваться нормально даже после сенсорной депривации в раннем возрасте.

6.2. Пластиность, связанная с обучением

Наша слуховая система постоянно встречается с новой сенсорной информацией, которая должна быть декодирована для того, чтобы мы могли интерпретировать процессы, протекающие в нашем слуховом окружении. Каждый день мы выучиваем новые голоса, музыку, звуки окружающей среды. Что представляют из себя мозговые механизмы обучения новым звукам? Каким образом формируются новые сенсорные воспоминания, и где они хранятся в мозге? Все эти вопросы были предметом исследований на модели обучения и пластиности слуховой системы животных.

Некоторые ученые считают, что сенсорные воспоминания хранятся там же, где и остальные типы воспоминаний, в центральных системах памяти. Другие считают, что специфическая сенсорная память связана с теми областями, которые ответственны за выучивание новой сенсорной информации. Вайнбергер с коллегами (Rutkowski and Weinberger, 2005) разработали модель обучения слуховой системы, которая предполагает, что изменение нейронных механизмов для восприятия новых звуков происходит в первичной слуховой коре (A1) практически мгновенно, во время первых же тренировочных проб. Согласно этой точке зрения подстройка нейронов зоны A1 связана с восприятием релевантных в данных условиях характеристик звука. Вайнбергер использовал классическую методику выработки условных рефлексов, предъявляя разные тоны одновременно со слабым электрическим током.

После обусловливания карта нейронов зоны A1 реорганизовывалась таким образом, что большие области коры отводились для кодирования частоты предъявленных тонов (рис. 7.39).

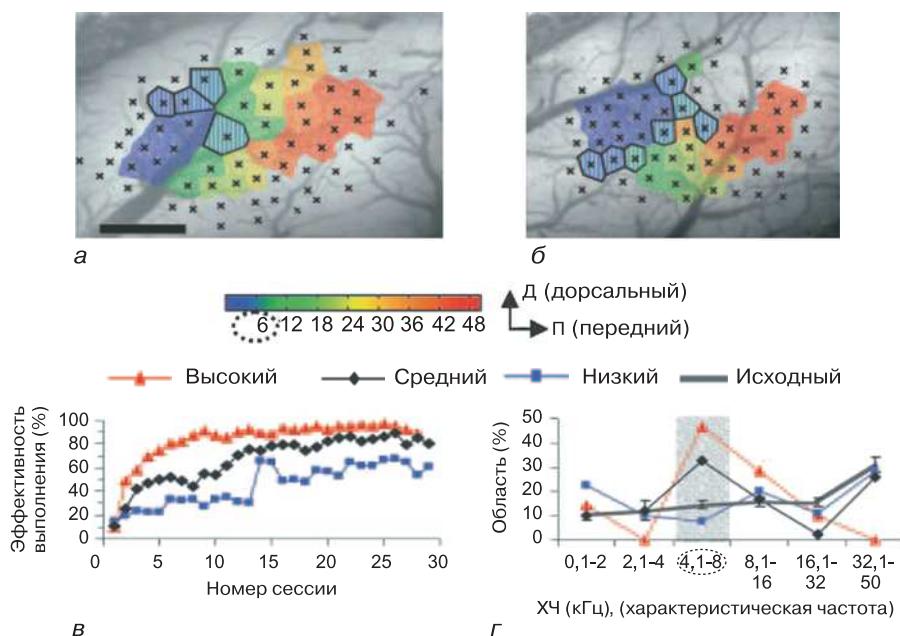


Рис. 7.39. Примеры эффектов тренировки на репрезентационные области. Организация центральных частот (ЧЧ) в зоне A1 (первичная слуховая кора) для наивных (**а**) и тренированных (экспериментальная группа) (**б**) крыс. Каждый « \times » указывает на место проникновения электрода, цветом выделены оцениваемые зоны A1 для каждой ЧЧ (соотношение цветов и ЧЧ изображено под рисунком); Д — вид сзади (дорсальный), П — спереди. Зоны коры, связывающие ЧЧ с условными стимулами внутри октавной полосы 4,1–8 кГц, выделены подчеркиванием и вертикальной штриховкой. (**в**) Кривые обучения для трех животных с низким (синие квадраты), средним (черные ромбы) и высоким (красные треугольники) уровнем мотивации. (**г**) Распределение репрезентационных зон (процент от общей площади A1) для каждого животного, и средние зоны у необученных животных (серая линия). (Источник: Rutkowski and Weinberger, 2005.)

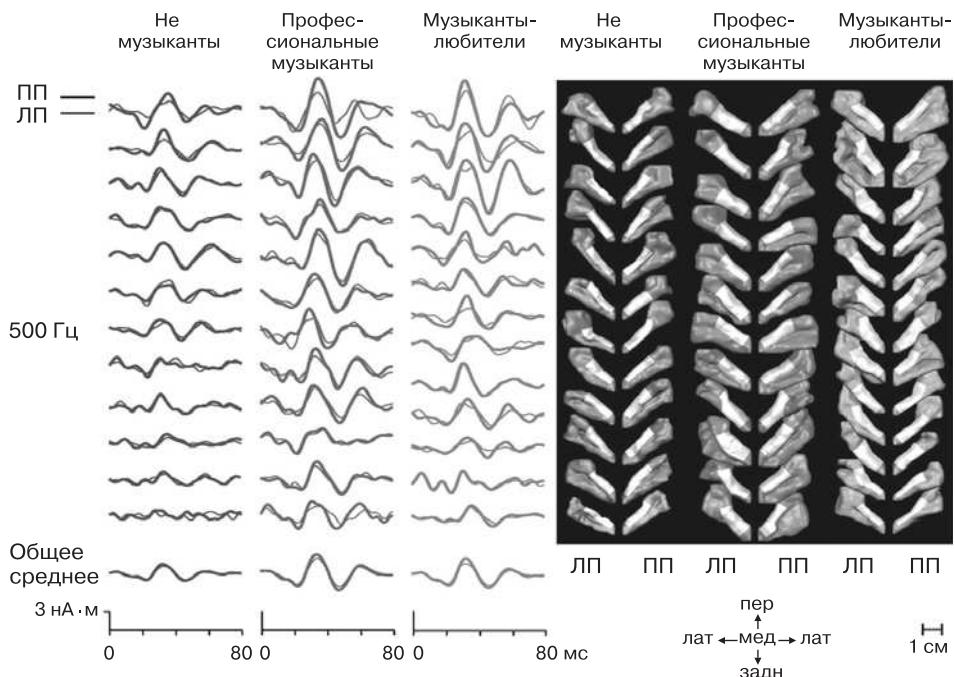


Рис. 7.40. Нейрофизиологические и анатомические данные указывают на сильные изменения у профессиональных музыкантов и меньшие изменения у любителей. Слева: сила ответа первичной слуховой коры на звук частотой 500 Гц. Справа: выделенные области показывают извилину Гешля для разных испытуемых, выровнено в порядке первичных вызванных ответов. (Источник: адаптировано из Schneider *et al.*, 2002.)

6.3. Пластиность, связанная с профессиональными навыками

Неинвазивные поведенческие эксперименты на людях показали, что обучение происходит достаточно быстро, а изменения запоминаются на относительно большой промежуток времени. Один из вопросов, который интересовал исследователей, заключался в том, отличается ли мозг профессиональных музыкантов от мозга людей неискушенных в музыке. Музыканты, конечно же, больше времени проводят, тренируя свои музыкальные навыки. Влияет ли это каким-нибудь образом на их слуховую кору? Было показано (Schneider *et al.*, 2002), что определенное влияние существует (рис. 7.40).

Специфические изменения мозга, которые происходят в разных ситуациях, например в случае потери слуха, депривации, при обучении, — это крайне интересная область, в рамках которой активно идут исследования.

7.0. Сознание и слуховые образы

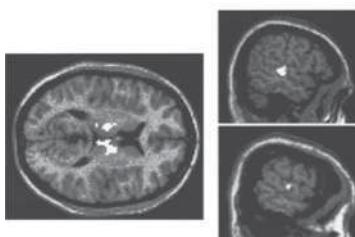
Мы можем закрыть глаза и исключить всю зрительную информацию, но мы не можем препятствовать слуховой системе воспринимать звуки. Что оказывает влияние на слуховую систему? Слуховая система в последнюю очередь погружается в сон (или переходит в неосознаваемое состояние при полной седации),

и первая пробуждается. В этом разделе мы познакомимся с некоторыми наиболее новыми данными исследований слухового сознания во время наименее осознаваемых состояний, таких как нормальный или наркотический сон. Мы также рассмотрим работы с активацией слуховой системы при восприятии выдуманных неслышимых звуков. Эти процессы обработки слуховой информации имеют место в младенчестве, однако при помощи методов нейровизуализации можно измерить мозговые ответы, которые невозможно зарегистрировать другими способами. Предстоит сделать огромную работу, прежде чем мы сможем что-либо с полной определенностью сказать о том, как слуховое сознание и восприятие реализуются в мозге.

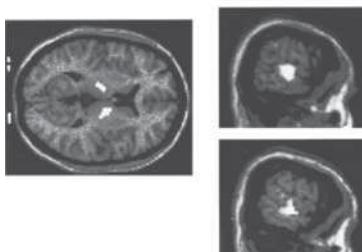
7.1. Слуховое сознание во время сна и седативного состояния

Подумайте о наиболее эффективном способе разбудить спящего друга — произнесите его имя! При помощи методов нейровизуализации исследовали мозговые ответы во время сна и бодрствования в ответ на два типа звуковых стимулов: нейтральный, или простой звуковой тон, и значимый, который являлся именем испытуемого (Portas *et al.*, 2000). Два главных вывода из этой работы: во-первых, звуковые тоны и имена активируют слуховую кору во время бодрствования и сна, что указывает на то, что звуки воспринимаются и обрабатываются даже во сне (рис. 7.41), во-вторых, ответы слуховой коры не различались во сне при предъявлении нейтральных стимулов и имен, что указывает на то, что в состоянии сна мозг регистрирует наличие звуковых стимулов, но дифференцировки не производит. Однако области, активированные именами и тонами, все же отличались в средней височной извилине и областях лобной коры. Также были обнаружены области в миндалине, которые оказались более

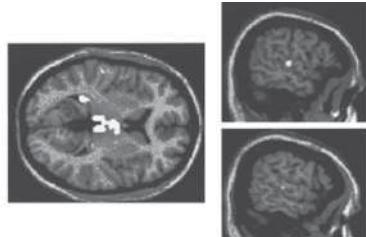
Звуковые сигналы (гудки)
и фон во время БОДРСТВОВАНИЯ



Имя и фон во время БОДРСТВОВАНИЯ



Гудки и фон во время СНА



Имя и фон во время СНА

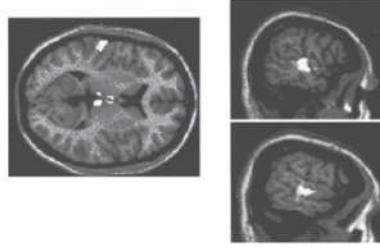


Рис. 7.41. Вверху: зоны мозга, активные во время подачи гудков во сне и во время бодрствования. Внизу: зоны мозга, активные при предъявлении имен во время сна и бодрствования. (Источник: Portas *et al.*, 2000.)

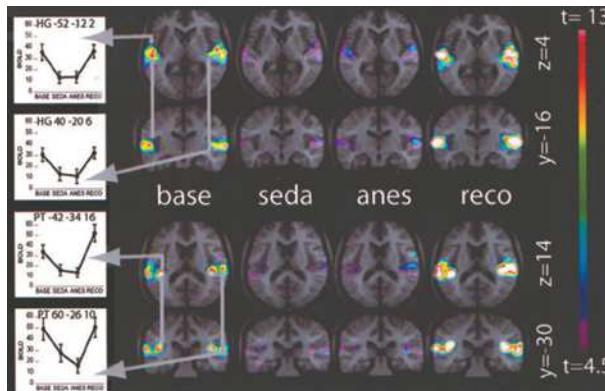


Рис. 7.42. Усредненные ответы на все звуки-тишину. Карта активации изображена на усредненных анатомических снимках. Правая часть изображения относится к правому полушарию. Линейные диаграммы показывают среднюю амплитуду сигнала (разницу между двумя условиями — тишиной и предъявлением стимула). (Источник: Plourde *et al.*, 2006.)

активны при предъявлении имени испытуемого в состоянии сна по сравнению с бодрствованием. Принадлежат ли эти зоны системе предупреждения, которая заставляет нас проснуться при произнесении нашего имени? Необходимо провести больше исследований для того, чтобы подтвердить эту теорию, но существующие работы обеспечивают нас удивительными данными о том, как слуховая система «будит себя сама».

Похожие результаты были недавно получены Цаторре с коллегами (Plourde *et al.*, 2006) при наблюдении хирургических пациентов, находящихся под наркозом. В ряде современных работ исследован уровень слухового сознания у хирургических пациентов под наркозом, преимущественно для того, чтобы убедиться в том, что пациенты не слышат происходящего в операционной. Данные полученные Цаторре с коллегами совпадают с результатами Портаса с коллегами: слуховая кора во время наркоза активируется простыми и сложными звуками, но паттерн ответа не отличается для речевых и неречевых звуков (рис. 7.42).

Согласно интерпретации авторов, такие результаты указывают на то, что в седативном состоянии слуховая кора отвечает на предъявление звуков, однако ее ответы неспецифичны. Это совпадает с данными исследования предъявления звуковых тонов и имен в состояниях сна и бодрствования. Однако авторы исследований, проведенных на пациентах под наркозом, предполагают, что обнаруженное ими отсутствие различий при восприятии звуков означает, что сложные (семантические, эмоциональные) процессы, активные в состояниях сознания, не работают в седативных состояниях. Результаты какой работы отражают реальность? Необходимо провести больше исследований с похожими стимулами и экспериментальными условиями, чтобы точно установить, существуют ли разные области, активируемые во время сна и при наркозе, которые могли бы отразить процессы обработки звуковой информации мозгом.

7.2. Слуховое воображение

Звуки, которых нет на самом деле, целый день крутятся у нас в голове. Некоторые из них появляются сами собой: навязчивая мелодия, внутренний голос, раз-

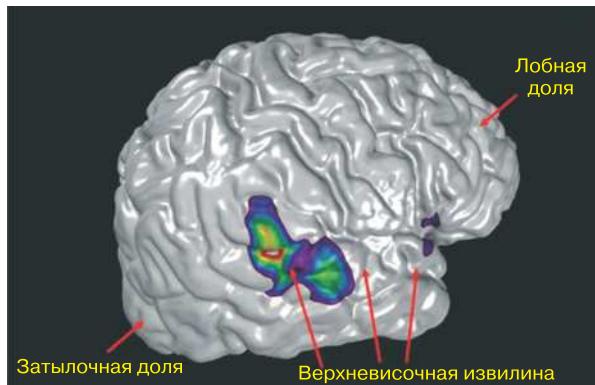


Рис. 7.43. Активация мозга при мысленном представлении звука. (Источник: Zatorre and Halpern, 2005.)

говаривающий сам с собой. Другие мы вызываем сознательно: когда повторяем слова, чтобы выучить их наизусть для школьной пьесы, или проговариваем номер телефона перед тем, как позвонить. С какими процессами в мозге связаны эти звуки? Нам кажется, что мы действительно слышим эти внутренние звуки. Активируется ли при этом слуховая кора, несмотря на то что информации о реальном звуке к ней не поступает? Была изучена (Zatorre & Halpern, 2005) активация мозга при воображении звуковых стимулов и наличие реального сигнала с помощью методов нейровизуализации. Результаты (рис. 7.43) показывают, что во время мысленного представления звуков действительно активируется не-первичная слуховая кора.

Похожие данные были получены другими авторами (Bunzeck *et al.*, 2005). Их работа посвящена воображению звуков окружающей среды. Использовался метод фМРТ. Результаты представлены на рис. 7.44. При предъявлении звуковых стимулов активируется первичная и вторичная слуховая кора в обоих полушариях (слева), тогда как во время мысленного представления звуков — только вторичная (справа). Таким образом, существуют неоспоримые доказательства того, что при воображении звуков работают те же зоны мозга, что и при восприятии реальных звуков. Вспомните также данные Вайнбергера, которые говорят о том, что слуховая память и обучение также связаны со слуховой корой. Даже несмотря на то, что здесь приведена только малая часть результатов непрекращающихся работ в области слухового воображения, можно говорить о том, что процессы мысленного представления звуков и их восприятия протекают в схожих областях мозга.

8.0. Заключение

В этой главе был дан обзор слуховой системы, начиная с базовых механизмов слуха и заканчивая восприятием музыки и слуховым воображением. Изобретение методов нейровизуализации предоставило возможность получить большое количество данных, которые позволяют лучше понять корковую организацию слуховой системы, а также связь разных корковых областей между собой. Несмотря на то что намечены основные пути, ведущие к пониманию загадок слухового восприятия, остается сделать еще много. К примеру, только первые шаги сделаны в области изучения нейронных систем восприятия музыки и речи.

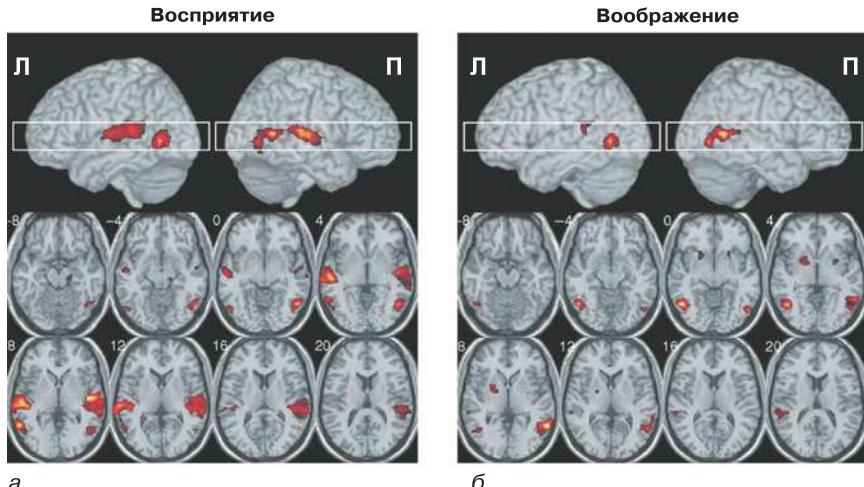


Рис. 7.44. фМРТ-исследование восприятия реальных и воображаемых звуков. Звуковые стимулы не относились ни к речевым, ни к музыкальным, для того чтобы определить локализацию воображаемых неречевых или музыкальных звуков. Первичная слуховая кора была активна во время перцептивной фазы эксперимента, но не во время фазы воображения. (*Источник:* Bunzeck *et al.*, 2005.)

В области организации слуховых механизмов мозга остается еще много ключевых вопросов. Одним из них является вопрос о роли правого и левого полушарий при музыкальном и речевом восприятии. Плодотворно идет работа по изучению потоков обработки информации в слуховой системе и мозге в целом. И хотя работы на приматах показали наличие потоков «что» и «где», у людей они могут иметь другую организацию в связи с уникальной ролью речи и музыки в эволюции и развитии человеческого мозга. В следующий раз, когда вы почувствуете, что незнакомая мелодия крутится у вас в голове, подумайте о зонах мозга, которые могут активироваться, когда вы слышите беззвучную песню.

9.0. Задания и упражнения к главе 7

9.1. Контрольные задания

1. Каковы базовые физические и психологические характеристики звука?
2. Какие основные части слуховой системы можно выделить и какова их роль в восприятии?
3. Опишите вкратце различия между «что» и «где» потоками переработки информации.
4. Что собой представляют основные единицы анализа речи?
5. Какие новые возможности для изучения предоставили методы нейровизуализации в области слуховой функции?

9.2. Графические упражнения

Мы настоятельно рекомендуем выполнить графические упражнения для того, чтобы запомнить физическое устройство мозга.

1. Вверху, рис. 7.45: определите слуховые области коры, которые видны при латеральном взгляде на мозг.

2. Внизу, рис. 7.45: определите слуховые области коры, выделенные синим, розовым и коричневым.

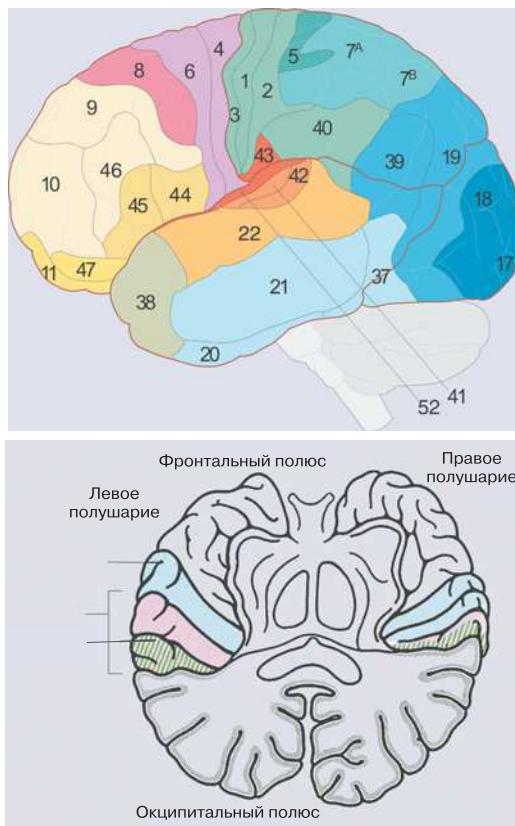


Рис. 7.45. Аксиальный (горизонтальный) срез мозга. Показана анатомическая структура слуховой коры левого и правого полушарий.

9.3. Литература

Рекомендуемый материал для чтения и интернет-источники:

- Blumstein, S. E. (1997). A perspective on the neurobiology of language. *Brain and Language*. 60 (3), 335–346.
- Hickok, G., & Poeppel, D. (2004). Dorsal and ventral streams: A framework for understanding aspects of the functional anatomy for language. *Cognition*. 92, 67–99.
- Moore, B. C. (2002). Psychoacoustics of normal and impaired hearing. *British Medical Bulletin*, 63, 121–134.
- Peretz, I., & Zatorre, R. J. (2005). Brain organization for music processing. *Annual review of Psychology*, 56, 89–114.
- NIH website on the auditory cortex <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/bv.fcgi?rid=neurosci.section.919>>.
- NIH website for searching the literature on auditory processes Entrez Pubmed — <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez>>.
- You can enter names of scientists mentioned in this chapter into a search engine like Google. Many have laboratory websites that are interesting to explore.<<http://www.google.com>>.

Миллионы вещей... присутствуют в моих чувствах, которые никогда, строго говоря, не входят в мои сознательные впечатления. Почему? Потому что они не интересны для меня. Мои впечатления — это то, чему я согласился уделить внимание... Каждый из нас буквально выбирает, используя свой опыт и уделяя внимание событиям, в какой вселенной он окажется, чтобы там жить.

Уильям Джеймс (1890), «Принципы психологии»



Центральная сцена знаменитой картины Диего Веласкеса (1599–1660) «Менины», или «Фрейлины», изображающая юных особ, которые были королевскими спутницами инфанты (маленькая девочка в центре), принцессы Испании и дочери короля Филиппа IV и его жены (показаны на затуманенном изображении в задней части комнаты). Большинство предполагает, что эта картина является размышлением автора о самосознании, одной из тем этой главы. Обратите внимание, что почти все на этом полотне, кажется, уделяют внимание себе или зеркальному отображению себя, начиная с самого Веласкеса (слева), который смотрится в большое зеркало для того, чтобы изобразить всю сцену. Мы, наблюдатели, таким образом, являемся частью этой сцены, так как она нарисована с точки зрения зрителей. Саму инфанту, кажется, тоже интересует, выглядит ли она красивой. У детей развивается социальное самосознание в возрасте около четырех лет. Это крайне важная сторона человеческого разума и нашей социальной жизни. (Источник: Wikimedia. Оригинал картины хранится в музее Прадо в Мадриде.)

Глава 8

Сознание и внимание

Содержание

1.0. Введение	366
1.1. Бодрствующее состояние опосредовано сознанием	370
1.2. Состояния бодрствования, сна и сновидений должны быть регулярны по времени	371
1.3. Общие ритмы суточных состояний	373
1.4. Состояние нахождения в сознании имеет типичную таламокортиkalную активность	378
1.5. Таламокортиkalный центр: плотно взаимосвязанный и очень активный	381
1.6. Карты и ритмы	385
1.7. Двусторонние связи	385
1.8. Как синхронизируются нейроны	387
1.9. Синхронность для получения контроля.	390
2.0. Бодрствование	394
2.1. Практическое мышление	394
2.2. Ориентация по месту, времени и людям	396
2.3. Бодрствование для обучения; сон делает возможным закрепление памяти	398
2.4. Внимание и сознание в общем делают возможным обучение	398
2.5. Потеря осознания предсказуемых событий	401
2.6. Скрытое обучение также требует сознания	404
2.7. Быстрые ритмы координируют задачи в состоянии бодрствования	404
2.8. Гамма-активность играет множество ролей	406
2.9. Синхронизация гамма-волн может соединять визуальные черты в осознаваемые образы	409
2.10. Тета-ритмы играют множество ролей	415
2.11. Альфа-ритмы	417
3.0. Внимание улучшает восприятие, познавательную способность и обучение	420
3.1. Фланговая задача Познера	420
3.2. Модель внимания	427
3.3. Опыты по вниманию и опыты сознания	433
4.0. Сон фазы быстрых движений глаз	435
4.1. Сны как состояние сознания	437
4.2. Закрепление событий в памяти во время БДГ-сна	438
5.0. Глубокий сон: подъемы и спады	441
5.1. Некоторая умственная активность происходит даже во время медленноволнового сна	442
5.2. Порог пробуждения изменяется на протяжении сна	442
5.3. Повторное «проигрывание» эпизодов в памяти и консолидация	443

6.0. Общее сопоставление	447
6.1. Отражает ли сознание функцию глобального рабочего пространства в головном мозге?	447
6.2. Передача сигналов повторным входом и степень интеграции осознаваемых явлений в головном мозге.	454
6.3. Требуется ли для сознания личное познание?	457
6.4. Почему сознаваемые события подлежат регистрации?	459
6.5. Факты по необычным состояниям	460
7.0. Заключение	471
8.0. Задания и упражнения к главе 8	473

1.0. Введение

Мы просыпаемся каждое утро и окунаемся в непрерывный поток осознаваемых событий. Как только мы открываем глаза, зрительный мир опять начинает действовать. Поток связанной с этим внутренней речи также возникает, как только мы просыпаемся: мы начинаем говорить сами с собой. Содержание сознания начинает кодироваться как воспоминания о событиях, так что мы можем узнавать и вызывать заново свои впечатления (см. гл. 9). По сравнению с бодрствующим состоянием, мы обычно плохо вспоминаем события, увиденные во сне, даже в тех снах, которые видели непосредственно перед просыпанием. Помимо этого, мы видим сны каждые 90–120 мин за ночь. Таким образом, мы никогда не вспомним большинство снов.

Когда мы приходим в сознание каждое утро, мы помним наши наиболее важные текущие цели. Это означает, что мы можем проявлять сознательное внимание к информации, которая придет в наше сознание. Уильям Джеймс писал (см. выше): «Мои впечатления — это то, чему я согласился уделить внимание... Каждый из нас буквально выбирает, используя свой опыт и уделяя внимание событиям, в какой вселенной он окажется, чтобы там жить.». Джеймс не объясняет самопроизвольное внимание вещам, которым мы уделяем внимание, даже если они не по своему выбору пришли на ум. Но он объясняет, как с течением времени предметы, которые мы выбрали, чтобы уделить им внимание, начинают оказывать преобладающее влияние на наши сознательные периоды бодрствования.

После пробуждения мы опять можем контролировать свои скелетные мышцы — в отличие от того, что происходит во время сна, когда они почти парализованы, — поэтому мы можем встать, исследовать мир, ходить на охоту или собрания, говорить друг с другом. Каждая из этих возможностей набирает в головном мозге различные цепи событий, которые можно исследовать, мобилизовать и контролировать только в бодрствующем состоянии. В бодрствующем состоянии мы имеем широкий набор возможностей, которые недоступны в другом состоянии.

Наша функциональная структура (рис. 8.1) показывает общее представление о «внимании» в виде стрелки, которая идет от областей, находящихся под контролем внимания, к познавательным процессам, которые улучшаются вниманием. Сознательное внимание показано как стрелка, идущая от центральной исполнительной системы (приблизительно лобные доли) к разным типам деятельности мозга, которые усиливаются с помощью внимания. Активность

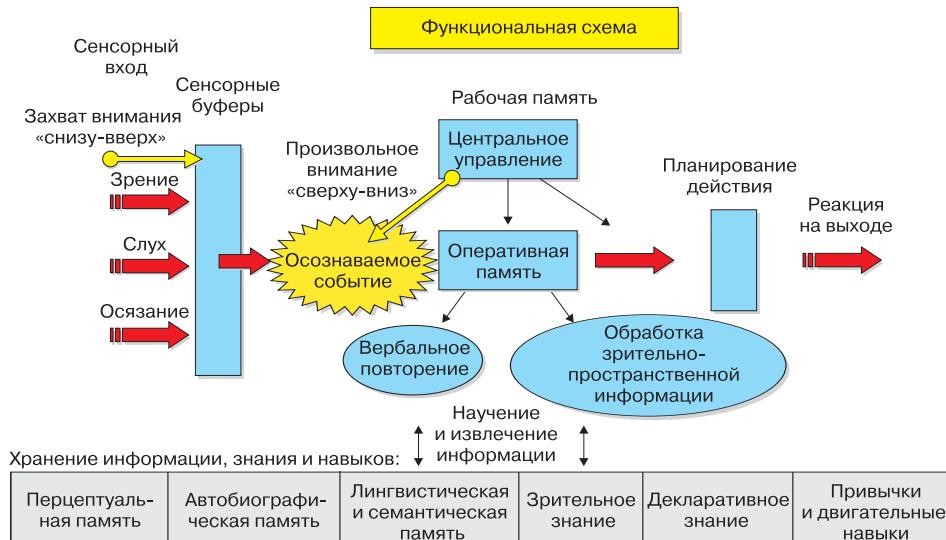


Рис. 8.1. Функциональная структура для внимания и сознательных событий. Каким образом осознание и внимание появляются в функциональной структуре? Заметьте, что сознание может находиться под произвольным контролем центральной исполнительной системы, так как людей можно попросить обратить внимание на много разнообразных событий. Однако захват внимания происходит тогда, когда сенсорные события интенсивны, удивительны или достаточно важны, чтобы заставить нас обратить на них внимание. Привлечение внимания обычно приводит к особому сознательному опыту. (Источник: Bernard J. Basars, 2009.)

сенсорной коры также может быть усиlena с помощью событий, не находящихся под контролем сознания. Если кто-то громко закричит, неожиданно залает большая собака на расстоянии в несколько футов от нас или грузовик зловеще вырастет в вашем поле зрения, внимание будет привлечено этим стимулом. Внимание инициируют многие биологически значимые события, такие как запах пищи, когда вы голодны. Мы также самопроизвольно выбираем стимулы, значимые лично для нас, такие как звуки наших собственных имен. Мы можем изобразить внимание, привлеченное стимулами, в виде стрелки, выходящей от сенсорных отделов, чтобы навести на мысль, что некоторые стимулы по своей сути могут захватить внимание.

Сенсорные области задней коры особенно чувствительны к усилию работы путем привлечения внимания. Однако на моторные области, зону Брука и семантическую память также может выборочно влиять внимание.

Если мы принимаем то, что сознательный опыт во многих случаях является результатом избирательного внимания, это также может быть легко отражено на схеме. Хотя ведутся научные дискуссии, является ли весь сознательный опыт результатом выбора с помощью внимания, никто не сомневается, что многое зависит именно от этого. Каждому, кто преподает, приходилось привлекать внимание класса к воспринимаемым сознанием событиям, и так же начинать лю-

бое групповое собрание. Эксперименты над человеком и животными во многом основаны на тех же принципах. Связь между вниманием и сознанием глубока и составляет большую часть нашей каждой дневной жизни.

Путем тщательных исследований мы можем отделить явления внимания и сознания. Чтобы сконцентрироваться на событиях сознания «такое как», мы обычно изучаем их экспериментально *в отличие от* близко лежащих бессознательных событий, как мы уже видели в предыдущих главах (см. гл. 1, 3, 6 и 7). В экспериментах на внимание обычно просят людей выбрать один из двух альтернативных стимулов. «Внимание», таким образом, связано с процессом *выбора* и сознания с собственно сообщаемым опытом.

Некоторые ключевые вопросы для познавательной нейробиологии состоят в следующем: что характерно для сознательных событий в мозге? Что действительно значит для кого-то быть сознательным? И как находящиеся в мозге критерии выбора на основе внимания соотносятся с нашим личным сознательным постижением мира?

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Границы познавательной нейробиологии

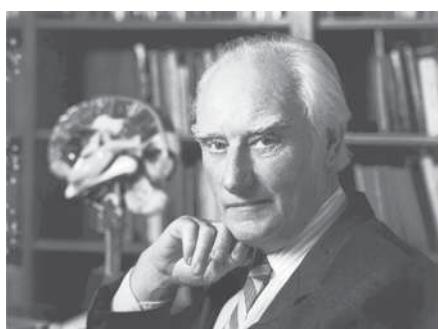


Рис. 8.2. Кристоф Кох (слева) является хорошо известным нейробиологом и исследователем основ сознания и их связи с головным мозгом. Кох работал многие годы с Фрэнсисом Х.С. Криком (справа), нобелевским лауреатом и сооткрывателем ДНК. Крик (1916–2004) посвятил последние десятилетия своей жизни этой теме и вдохновлял других ученых следовать за ним

Как мы изучаем сознание? Как связи между субъективными ощущениями, на которые философы ссылаются как *as qualia* (элементы, составляющие любой опыт человека, независимо от того, является ли это ощущение видения красного, обоняния коровьих фекалий или нахождения в раздраженном состоянии), и головным мозгом могут быть поняты объективным, количественно измеряемым и эмпирическим путем? Было много противников идеи о том, что кто-то может изучать сознание — как у человека, так и у близкородственных животных, таких как мыши или обезьяны — научным путем. «Оставьте эту работу нобелевским лауреатам, находящимся на пенсии, философам, художникам, литераторам и толпе, образующей финансовую пирамиду» — таковой была общая реакция. Однако сознание является неотъем-

лемым свойством природы. И конечно, единственным путем, которым я или кто-либо еще познает вселенную и узнает, что он существует. Декарт сделал наиболее известный среди западных мыслителей логический вывод: «*Je pense, donc je suis*». Если мы желаем видеть всеобъемлющую научную точку зрения на вселенную и все в ней, тогда сознание должно играть заметную роль в конечном описании всего, что есть. И за последние 20 лет мы полагаем, что были свидетелями выдающегося эмпирического прогресса в зарождающейся науке о сознании. Богатые плоды принес подход, который Фрэнсис Крик и я поддерживаем в нашей первой статье по данной теме с 1990 г., концентрируясь сейчас на *нейронных соотношениях с сознанием*: минимальные условия состоят в одновременной работе нейронов, необходимых для любого специфического сознательного ощущения.

Но когда мы в конце концов идентифицировали неуловимые НКС (нервные корреляции сознания), например для зрительного восприятия взрослого человека, нам потребовалось понять, почему именно эти особенные НКС дают начало сознанию, а не другие. И нам необходимо будет понять, кто из созданий, не относящихся к людям, обладает сознанием. Это легко сделать для близкородственных организмов, таких как обезьяны и мыши и, вероятно, для всех млекопитающих, но становится намного сложнее для случаев, которые не удовлетворяют данному условию. Обладает ли плод сознанием? Как насчет одного из тысяч пациентов, находящихся в длительном коматозном состоянии? Пчела? Кальмар? Чтобы ответить на эти или другие вопросы определенно, нам нужна фундаментальная теория сознания. И языком такой теории должна стать математика теории информации, так как информация может выражать причинно-следственные связи между многими частями любой системы, независимо от структурного вещества этой системы, независимо от того, будут то нейроны, передающие импульсы, или кремниевые транзисторы.

По моему мнению, из фундаментальных теорий сознания вызывает доверие гипотеза Джулио Тонони, называемая Интегральной теорией (ИТ) сознания. Она предлагает захватывающий новый путь изучения сознания, использующий строгий научный подход (Tononi, Edelman, 1998; Balduzzi, Tononi, 2008; Tononi, 2008).

Структура ИТ построена на представлении о том, что сознание является последовательностью систем с огромным количеством различной информации, которая в них также высокointегрирована. В этом контексте интегрированная информация означает информацию, которая приложима ко всей системе как целое. Например, iPhone имеет 16 Гб объема памяти. Она представляет около 16 млрд обособленных различных состояний. Но они совсем не интегрированы. Для iPhone каждый пиксель в каждой картинке подобен любой другой информации, например, календарю. Он не воспринимает, например, что различные фотографии молодой девушки на моем iPhone, которая превращается в уверенную в себе женщину, — это фотографии моей дочери, чьи данные есть в моей телефонной книге, и что она является родственницей улыбающемуся уверенному мужчине, ее брату, в следующей группе фотографий. Для последнего поколения iPhone (и других компьютеров) все эти пиксели равнозначимы (он даже не знает, что изображения по своему существу двумерны). ИТ предоставляет точный путь для вычисления размера спектра (набора) сознания, состояние сознательности в данной ситуации использует число, измеренное в единице информации, которая обозначена Φ .

ИТ Тонони предоставляет важный инструмент для знакомства с основами сознания в природе в количественной мере. Согласно Тонони, количество интегрированной информации, которые вы или я имеем в мозге, соответствует нашему набору возможных сознательных состояний. Многие интересные вопросы возникают с появлением такой теории. Один из особенно изумляющих моментов — это механизм дизайна (я не только профессор биологии, но также являюсь им в технических науках). Могут ли искусственные объекты, сделанные из кремния, медных проводов

и даже стали быть наделенными сознанием? Могут ли они чувствовать мир (познавать мир на собственном опыте)? ИТ ясно говорит «да», доказывая, что они обладают как высокой дифференциацией, так и интегрированной информацией (Koch, Tononi, 2008).

Больше информации о нейробиологических аспектах сознания можно найти в моей книге «*Поиск сознания: нейробиологический подход*» (The Quest for Consciousness: A Neurobiological Approach). Исследование, которое мы проводили в моей лаборатории, детально описано на <http://www.klab.caltech.edu/>.

Литература

1. Tononi G., Edelman G.M. (1998). Consciousness and complexity 4. *Science*, 282 (5395), 1846–1851.
2. Balduzzi D., Tononi G. (June 2008). Integrated information in discrete Dynamical ‘systems: motivation and theoretical framework. *PLoS Computational biology*, 4 (6).
3. Tononi G. (December 2008). Consciousness as integrated information: a provisional manifesto. *Biological bulletin*, 215 (3), 216–242.
4. Koch C., Tononi G. (June 2008). Can machines be conscious? *IEEE Spectrum*, 45 (6), 55–59.
5. Koch C. Division of biology. PhD. California institute of technology, Pasadena, CA, USA.

1.1. Бодрствующее состояние опосредовано сознанием

Бодрствующее состояние содержит нескончаемый ряд адаптивных функций. Во время бодрствующего сознания мы осваиваем новые действия, чувства, слова, идеи, умения, цели и даже новые виды сенсорных событий, такие как новый путь понимания музыки или зрительного искусства; каждое из этих понятий ассоциировано с характерными шаблонами деятельности мозга. Ряд функций в бодрствующем состоянии, таким образом, остается незаконченным рядом и может продолжать расширяться столь же долго, сколько жив мозг. Основные из этих функций были или будут здесь обсуждены: зрение, слух, память, эмоции, исполнительный контроль, социальное распознавание и т. д.

Каждая задача в бодрствующем состоянии имеет как сознательный, так и подсознательный компоненты. Например, нижний вентральный путь зрения предоставляет передаваемые на словах осознаваемые образы объектов, такие как зрительные образы чашек кофе или кухонного стула. Верхний дорсальный путь зрительных зон мозга контролирует действия, такие как «достать рукой объект», но об их компонентах нельзя говорить как о сознательных (Milner, Goodale, 2007). Как дорсальный, так и вентральный пути требуют состояния бодрствующего сознания, чтобы работать. Почти все когнитивные задачи, которые мы знаем, выполняются во время бодрствующего состояния и имеют как сознательные (о которых можно сообщить), так и подсознательные (не подлежащие сообщению) компоненты.

Таким образом, большинство когнитивных задач, которые нам известны, опосредованы сознанием. Рабочая память, например, имеет как сознательные, так и подсознательные составные элементы. Если вы повторите семь чисел, вы заметите, что некоторые из них являются осознанными в любой момент, а другие — нет. Инструкции для повторения и запоминания явно сознательны,

и таким же является ряд пунктов, если вы видите или слышите их. Но мы не осознаем неповторяемые элементы в любой момент, так же как и важную роль базальных ганглиев в контролировании внутренней речи или автоматические, например элементы любой задачи. Насколько мы знаем, нет полностью осознаваемых когнитивных задач, а также может не быть полностью неосознаваемых задач (Baars, Franklin, 2003); профессор Стэн Франклайн предложил термин «опосредованный сознанием» для когнитивных задач, которые имеют сознательный компонент, но во всем остальном неосознаваемые.

Базальные ганглии и мозжечок являются очень большими структурами мозга, которые, как полагают, функционируют без поддержки в каждый момент содержимым сознания даже в бодрствующем состоянии. Мозжечок может быть фактически поврежден с двух сторон, но люди и животные будут продолжать вести себя во многом так же, как вели себя до повреждения, но без возможности контролировать тонкие моторные движения. У людей эти структуры играют много других когнитивных ролей, но не приводят прямо к сознательному содержимому.

Что мы можем делать полностью бессознательно? Ответ все еще неизвестен, потому что трудно провести точные исследования по хождению во сне, двигательным нарушениям во время сна, эпилептическому «автоматичному поведению» и другим «состояниям зомби» (Crick, Koch, 2003). Существует много сведений по автоматическому поведению от людей с нарушениями сна и эпилепсией. Чтобы подтвердить эти сообщения, нам необходимы записи регистрации мозга, которые трудно получить у свободно двигающегося человека. Возможно также, что поведенческие автоматизмы при эпилепсии отражают моментальные «вспышки» сознания, о которых известно лишь, что они существуют (Kranczioch *et al.*, 2006). Таким образом, трудно протестировать, существует ли сложные, но полностью бессознательные акты поведения, отчасти потому, что мы просто все еще не знаем характерные корреляции сознания в головном мозге (Gaillard *et al.*, 2009; Revonsuo, 2008). Нам пока неизвестно, чем обусловлено включение сознания по центральному, а не по дорсальному пути зрительной коры. Однако делаются непрерывные усилия по достижению успехов в этих вопросах (Laureys, Tononi, 2008).

1.2. Состояния бодрствования, сна и сновидений должны быть регулярны по времени

Крысы, постоянно лишенные сна, умирают в течение трех недель. Мы знаем, что сон необходим для выживания млекопитающих, но его точные функции еще неясны. Спящие животные более уязвимы для хищников. Следовательно, наши восемь часов потери восприятия нашего окружения каждую ночь должны обладать некоторыми компенсирующими это преимуществами. Нам известно, что сон и сновидения, могут делать возможным объединение памяти, преобразуя новые и нестабильные воспоминания в долговременную память. Сон, сновидения и бодрствование являются сложными состояниями с длинной эволюционной историей. Как другие важные формы адаптации, они, вероятно, приобретали многие биологические функции. Известно, что большое число генов начинают работать (экспрессируются) во время сна, а многие из них изменяют свою экспрессию из-за нарушений сна. Множество биологических параметров, вероятно, включаются или выключаются благодаря сну или его потере.

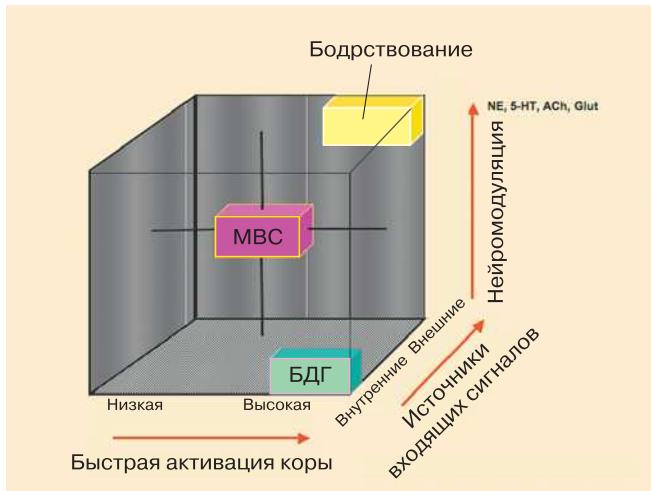


Рис. 8.3. Три измерения бодрствования, сна и сновидений. Многие явления, относящиеся к нашему состоянию, могут быть описаны по этим трем измерениям (Hobson *et al.*, 2000; Giocomo, Hassemlbo, 2007). «Быстрая активация коры» относится к обширной быстрой нерегулярной активности с низкой амплитудой на ЭЭГ. «Источники входящих сигналов» либо внутренние, как при сновидении, либо внешние, как в бодрствующем состоянии. «Нейромодуляция» относится к четырем широко распространенным нейромедиаторам, которые включаются или выключаются базальными ганглиями головного мозга. Это ацетилхолин (ACh), норадреналин (NE), серотонин (5-HT, 5-гидрокситриптамин) и глутаминовая кислота (Glut). Все эти молекулы играют жизненно важные роли в процессах восприятия, двигательном контроле и обучении. Медленноволновый сон (МВС) характеризуется дельта-волнами в нативной ЭЭГ, имеет самый высокий порог пробуждения в циркадном цикле. БДГ — сон с быстрыми движениями глаз. Во время БДГ уровень ацетилхолина может быть высоким. (Источник: Hobson, 2000, с изменениями.)

Продолжительность сна, вероятно, находится под контролем гомеостаза, так как мы имеем склонность возмещать недостаток сна более продолжительным временем отдыха. У людей, лишенных сна, возникают моменты «микросна», во время которых они «засыпают», что может серьезно влиять на такие действия, как вождение автомобиля. Вы можете наблюдать моменты засыпания непосредственно во время учебы поздно ночью. Когда ваш мозг быстро переключается с бодрствования на сон, корректирующие химические вещества головного и спинного мозга переключаются достаточно быстро (рис. 8.3). На секунду или две мускулы вашей шеи могут потерять тонус, и ваша голова будет стремиться упасть вперед. Моторные спинно-мозговые и черепно-мозговые нейроны переключаются на торможение, и это то время, за которое организм может получить отдых. Кора головного мозга имеет некоторый контроль над поддержанием бодрствующего состояния, но в конце концов биологические часы добьются успеха.

К удивлению, единственная ночь лишения сна может улучшить состояние при депрессии, даже если другие средства лечения не помогли. Пациентам с депрес-

сией, было предложено не ложиться спать в качестве безопасного, недорогого и эффективного средства лечения этого заболевания. Но хроническое лишение сна является стрессовым и ухудшает нормальное функционирование сознания.

Цикл бодрствование–сон контролируется биологическими часами, запускаемыми частично началом и длительностью светового дня. Небольшая группа рецепторов света на сетчатке определяет начало светового дня, подавая сигнал супрахиазматическому ядру, эпифизу, гипоталамусу и глубоким ядрам головного мозга, для высвобождения молекул, специфических для данного состояния. Основные нейромодуляторы оказывают действие, специфичное для этого состояния (рис. 8.3). Изменения уровня серотонина, норадреналина и ацетилхолина были хорошо описаны для запуска переходов основных состояний головного мозга (см. гл. 16).

1.3. Общие ритмы суточных состояний

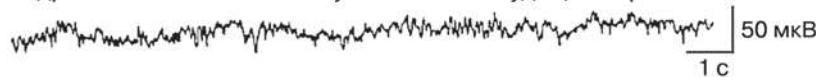
В момент пробуждения от сна миллиарды нейронов изменяют функционирование с медленноволнового сна с синхронизированными периодами «работы–паузы» на более дифференциированную и специфическую для задач передачу сигналов. Разница между сном и бодрствованием не только субъективна и проявляется в поведении. На рис. 8.4 показаны основные графики, которые мы обнаружили на нативной ЭЭГ в трех основных состояниях.

Хотя снятая со скальпа ЭЭГ очень полезна, она относительно груба, так как показывает суммирование результатов миллиардов быстрых электрических сигналов от огромной совокупности клеток, прошедших через плотные слои тканей и костей. Большие усилия были направлены на выяснение основ этих состояний в мозге, с использованием глубоких электродов и томографии. Большую часть того, что мы знаем о таламо-кортикалной системе, получили при исследованиях других млекопитающих и людей- пациентов. Все млекопитающие имеют основную таламо-кортикалную систему. Нативная ЭЭГ кажется относительно грубой, но даже такая ЭЭГ дает фундаментально важную информацию о сне, бодрствовании и некоторых нарушениях, таких как эпилепсия.

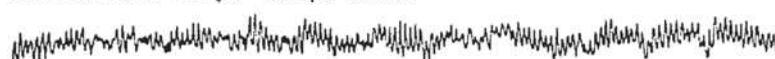
На рис. 8.4 представлена разница по поверхностной ЭЭГ между бодрствованием, сном и БДГ-сновидениями. Каждое состояние ЭЭГ сопровождается типичными субъективными впечатлениями. Удивительно, но медленноволновый сон показывает некоторую умственную активность; во время глубокого сна статистически менее вероятны данные о наличии ментальной активности. Глубокий сон это наименее сознательное состояние нормального суточного цикла, если измерять по способности к действиям при пробуждении: вероятность того, что животное в ответ на стимул сядет, настроит рецепторы и покажет ЭЭГ бодрствования, очень мала.

Стандартная поверхностная ЭЭГ обусловлена работой отростков кортикальных нейронов, расположенных в верхних слоях: обычно это дендриты пирамидных клеток, клетки, имеющие форму пирамиды с длинными аксонами, которые идут вниз от поверхности коры. Их длинные аксоны соединяются с другими частями коры или таламуса. Пирамидные клетки обеспечивают возбуждающее действие с помощью глутаминовой кислоты как основного нейромедиатора, но окружены небольшими тормозными интернейронами, которые

Бодрствование: низкие со случайной амплитудой, быстрые волны



Засыпание: 8–12 ц/с – альфа-волны



Стадия 1: 3–7 ц/с – тета-волны



Стадия 2: 12–14 ц/с – сонные веретена и К-комpleксы



Глубокий сон; 0,5–2 ц/с – дельта-волны (К-волна) > 75 мкВ



Сон с БДГ: низкие со случайной амплитудой, быстрые, с зубчатыми волнами

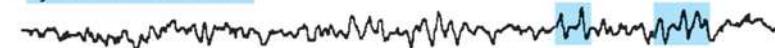


Рис. 8.4. Поверхностные ЭЭГ основных состояний. Головной мозг образует электромагнитное поле, которое можно записать с кожи головы. Каждая линия представляет собой колебания поля, возникающего в результате суммирования невысокого электрического напряжения миллиардов нейронов около поверхности коры, прошедших через слои тканей. Линия ЭЭГ отражает сложное смешение многих дифференцированных волн, но каждое состояние показывает доминирующую, довольно характерную форму волн. Обратите внимание на сходство между ЭЭГ в бодрствующем состоянии (*вверху*) и БДГ-сновидения (*внизу*). Судя по электрической активности головного мозга, БДГ-сновидения похожи на состояние нахождения в сознании — то, что мы действительно ощущаем во время сновидений. Когда мы засыпаем и переходим на более глубокие стадии сна (стадии 1–4), появляются сонные веретена (веретенообразные всплески), К-комплексы и медленные дельта-волны. (Дельта-волны определяются как имеющие частоту менее 3 Гц.) В последнее время были изучены медленные колебания, уменьшающиеся до 0,01 Гц. При глубоком сне в основном регистрируются дельта-волны, отражающие одновременные возбуждения и паузы миллиардов нейронов, которые возбуждаются и останавливаются вместе. Сейчас известно, что очень медленные колебания происходят даже во время состояния бодрствования. Ц/с — циклов в секунду. (Источник: Squire, 2008.)

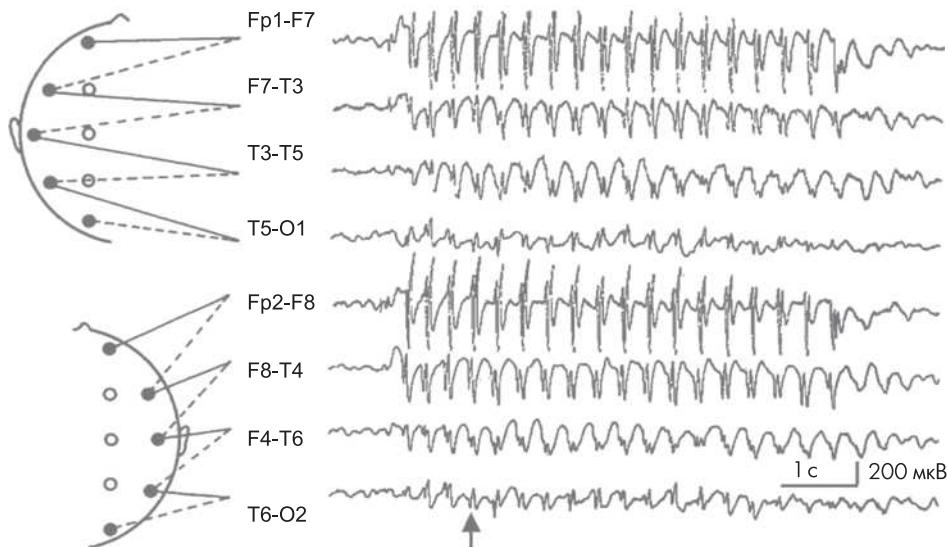
используют в качестве нейромедиатора ГАМК. Возбуждающие и тормозные нейроны работают вместе в одном и том же локальном участке коры. Нейроны коры складываются в мини-колонки из шести слоев (см. гл. 5), которые постоянно взаимодействуют с клетками таламуса, поэтому на ЭЭГ с поверхности головы мы видим массовые суммированные колебания таламокортичальной системы как целого. Эта система лежит в основе состояния сознания.

Было трудно получить «чистые» сигналы головного мозга, используя ЭЭГ с поверхности головы, хотя в течение нескольких лет наблюдался заметный прогресс. Как вы знаете из гл. 4, МЭГ (магнитоэнцефалография) позволяет получить лучшую локализацию участка, чем поверхностная ЭЭГ, хотя она регистрирует магнитную составляющую. Локальные потенциалы поля могут быть записаны от мозга с помощью глубоких электродов. Тем не менее ЭЭГ является наиболее широко используемой методикой записей активности мозга, потому что она относительно дешева, улавливает жизненно важные медицинские явления (такие как эпилепсия и нарушения сна), а тщательный математический анализ помогает «очистить» сигнал.

ЭЭГ напоминает тип информации, которую инопланетяне могут получить из радиосигналов, приходящих от Земли, без большого понимания человеческой речи и только со смутной идеей того, что могли сказать люди. Тем не менее исследователи отмечают заметный прогресс в расшифровке сигналов (Buzsaki, 2002). *Инtrakраниальные* записи более аккуратны и дают наименьшее количество шума, но главным недостатком является их инвазивный характер. Безусловно, огромное количество «глубоких» записей было выполнено на животных, но и интракраниальная ЭЭГ человека (иЭЭГ) в настоящее время начинает выступать как основной источник научных данных. Об иЭЭГ упоминал еще первый нейрохирург Уайлдер Пенфилд около 50 лет тому назад. Сила сигнала внутри головного мозга до 1000 раз больше, чем на коже головы, и может быть записан более широкий спектр частот. К тому же иЭЭГ не имеет некоторых экспериментальных артефактов, таких как отдельные потенциалы, происходящие от движений глаз и мышц кожи головы. иЭЭГ человека выполняется только по оправданным с точки зрения медицины обстоятельствам, но она, как мы увидим, добавила очень много к нашим знаниям.

Обширные области мозга вне таламокортичальной системы могут иметь небольшой прямой эффект на осознанное состояние. Например, люди и животные с двусторонней потерей мозжечка показывают ухудшенный контроль тонких движений (движений пальцев и рук), но они сохраняют бодрствующее осознание мира и самих себя. Последние исследования показали, что мозжечок выполняет когнитивные функции, вероятно, путем взаимодействия с корой. Мозжечок содержит примерно столько же нейронов, сколько и кора, и этот основной факт, вероятно, доказывает, что сознание является *не* только результатом действия большого количества нейронов, а требуется что-то еще.

Эделман и Тонони (Edelman, Tononi, 2000) предположили, что именно *высокая степень взаимодействия* между корой и таламусом позволяет обрабатывать широкий набор задач и впечатлений, опосредованных сознанием. На рис. 8.5 и 8.6 показаны анатомические основы этой гибкой системы, основанной на взаимодействии. В сравнении с этим, мозжечок намного больше поделен на ячейки, в нем имеются отдельные группы нейронов, которые, вероятно, действуют параллельн друг с другом.



Дрожание глаз, невосприимчивых к стимулам

Рис. 8.5. Медленные гиперсинхронные потенциалы при потере сознания у страдающих эпилепсией. Поверхностное ЭЭГ 7-летней девочки во время эпилептического приступа с потерей сознания. Потеря сознания при эпилепсии показывает медленное гиперсинхронизированное всеобъемлющее ЭЭГ, похожее на глубокий сон. Другие бессознательные состояния, такие как кома и общая анестезия, также демонстрируют медленные синхронизированные волны с большой амплитудой, распространяющиеся по коре, что позволяет предполагать: сама по себе синхронность не является маркером сознания. (Источник: Blumenfeld, 2005.)

гом. Всемирная сеть является естественным аналогом для таламокортикальной системы, так как любой компьютер в Интернете может соединяться с любым другим.

Глубокий сон является наиболее бессознательным состоянием суточного цикла, для которого характерны медленные высоковольтные формы волн, включая скоординированные между очень обширными группами клеток «состояния подъема» и «спада». ЭЭГ сделанные во время глубокого сна, имеют некоторую схожесть с картиной, полученной при потере сознания во время эпилепсии, а также в состоянии комы и при общей анестезии (рис. 8.5).

Эпилепсия может уменьшать сознание благодаря гиперсинхронии большого количества нейронов коры и таламуса. На рис. 8.5 показана ЭЭГ, сделанная во время эпилептического приступа у 7-летней девочки с потерей сознания (Blumenfeld, 2004). Обратите внимание на медленные сигналы, имеющие большую амплитуду, особенно в лобных долях. Такие гиперсинхронные волны часто распространяются путем «рекрутирования» (вовлечения) других частей коры. фМРТ и ПЭТ (позитронно-эмиссионная томография) показывают падение метаболической активности во время приступов в лобной и теменной долях. Заметьте некоторую схожесть между естественным медленноволновым сном (рис. 8.4) и потерей сознания при эпилепсии. Обе ЭЭГ показывают медленную синхронную активность в больших частях таламокортикального

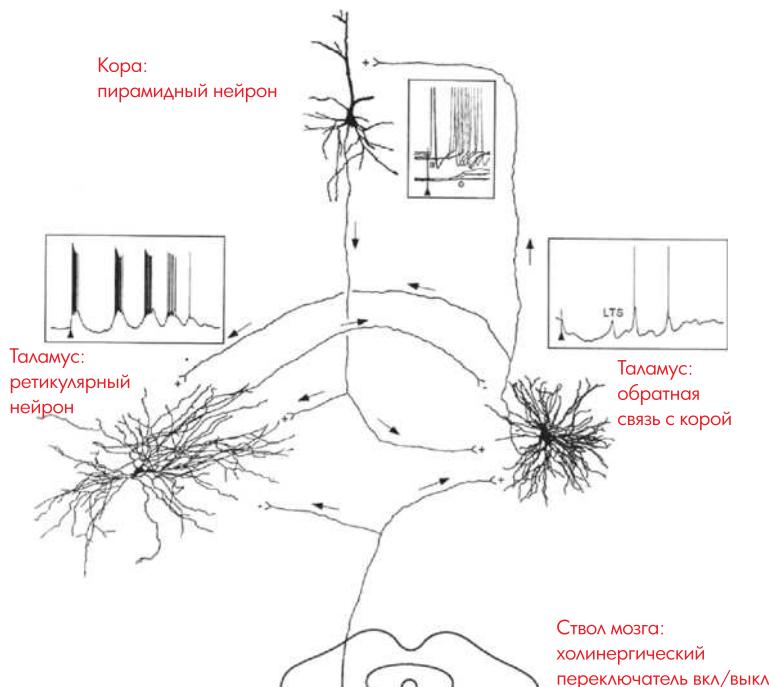


Рис. 8.6. Три нейрона в таламокортичальной петле. Основной водитель ритма в мозге. Бодрствование, сон и сновидения регулируются таламокортичальными колебаниями. Ядра таламуса тесно взаимодействуют с соответствующими областями коры. Этот центр мозга имеет сходное строение с другими млекопитающими и птицами. (Источник: Steriade, 2006, с изменениями.)

центра. Однако волны при эпилепсии более зубчатые, чем дельта-волны при глубоком сне*.

Имеется явный парадокс в обширной гиперсинхронизации в ЭЭГ при бессознательных состояниях. С одной стороны, синхронизированные ритмы головного мозга позволяют широко разделенным областям мозга работать вместе. С другой стороны, электрические возбуждения глобальной гиперсинхронии препятствуют выполнению обычных функций мозга. Из этого следует, что нормальная деятельность для выживания не может выполняться во время эпизодов обширной гиперсинхронизации.

* Пациенты в коме, так же как пациенты под общей анестезией, могут показывать ЭЭГ с высокими и длинными волнами. Вероятно, что бессознательные состояния обычно имеют высокие медленные координированные волны. Однако в наиболее тяжелых случаях комы ЭЭГ уменьшается до очень низких амплитуд. Клиническая смерть мозга часто определяется как нулевое напряжение на ЭЭГ. Однако недавние исследования показали, что обычная ЭЭГ с кожи головы не всегда улавливает остаточную активность мозга в случаях комы. Медицинские исследователи тогда предложили новую диагностическую категорию — «минимально сознательное состояние», которая может имитировать настоящую кому, но все еще делает возможными моменты сознания. Большое число пациентов, которым до этого диагностировали необратимую кому, сейчас считаются находящимися в минимально сознательном состоянии с эпизодами перемежающегося сознания (Laureys, Tononi, 2008).

Один из возможных ответов в том, что нормальная познавательная способность требует *избирательной локальной одновременной деятельности областей мозга*, и скорость этой деятельности при работе мозга больше, чем волны с частотой примерно 1 Гц глубокого сна и эпилептических припадков. Задачи при бодрствовании используют *синхронизацию тета-, альфа-, бета- и гамма-волн*, что охватывает ряд частот приблизительно от 4 Гц до 200 Гц или даже больше. Во время бодрствования наблюдались даже внезапные вспышки в 1000 Гц. Колебания во время бодрствования крайне структурированы и *дифференцированы* так, что синхронные действия, асинхронные и непериодичные «единичные» волны постоянно появляются и исчезают (Tononi, 2004).

Сознание во время бодрствования напоминает транспортный поток в оживленном большом городе. Ночью уличное движение может уменьшаться до нескольких машин, но в час пик они постоянно едут из одной точки в другую. Именно способность передвигаться в любом направлении, руководствуясь ограниченными целями, делает транспортные средства весьма полезными. Подобным образом, задачи во время бодрствования обеспечивают выполнение огромного разнообразия функций с большой гибкостью. В отличие от этого во время медленной ЭЭГ-гиперсинхронизации кажется, что все светофоры загораются зеленым на несколько секунд, затем красным, затем опять зеленым, опять и опять. Таким образом, транспортный поток заставляют тормозить, чтобы одновременно остановиться, затем опять стартовать, опять остановиться и так далее. Нормальный поток сигналов мозга постоянно нарушается.

1.4. Состояние нахождения в сознании имеет типичную таламокортиkalную активность

На рис. 8.6 показана основная структурная цепь таламокортиkalной системы, состоящая из трех соединенных нейронов в коре, таламусе и ретикулярном ядре таламуса. Корковый нейрон на рисунке представляет собой пирамидную клетку, которая названа так из-за того, что ее тело имеет форму пирамиды. Нейроны передают возбуждение на большие расстояния в коре и часто окружены более мелкими клетками. Помните, что таламус считается «воротами к коре» и что большинство таламических ядер проецируется в соответствующие области коры, с которыми они взаимодействуют. Некоторые таламические ядра, такие как ЛКТ (латеральное коленчатое ядро) (см. гл. 6), содержат нейроны, переключающие сигналы от сенсорной области к области коры. Другие, *кортико-кортикалные* нейроны, позволяют системам концентрации внимания в теменной и любой долях усиливать обработку сенсорной информации в задней коре (через медиодорсальные (срединно-задние) ядра и ядра подушки таламуса).

Все вместе нейроны на рис. 8.6 образуют круг, который определяет основные состояния суточного (циркадного) цикла. Четвертая клетка глубоко в тканях мозга может включать и выключать этот контур, используя нейромодулирующие химические вещества на всем протяжении обширных частей переднего мозга. Имеется несколько миллионов таких цепей, но основная схема проста и соответствует таламокортиkalной петле (рис. 8.8).

Такая петля представляет собой круг колебаний, состоящий из трех колеблющихся единиц. Как дети на двух качелях на площадке, которые подвешены на одной перекладине (см. гл. 3), и каждая единица может быть рассмотрена как генератор колебаний. Но качели как целое также являются колебательной

системой. Отдельные нейроны представляют собой быстро заряжающиеся и разряжающиеся генераторы электрических волн. Цепи нейронов участвуют в колебаниях по более сложной схеме. Таламокортикальную петлю на рис. 8.6 можно считать основным водителем ритма головного мозга, работающим по-разному в основных состояниях мозга: бодрствования, медленно-волнового сна и сна с быстрыми движениями глаз.

На рис. 8.7 показано, как во время бодрствования миллионы отдельных нейронов возбуждаются по большей части независимо друг от друга. Даже когда группы нейронов возбуждаются синхронно во время состояния бодрствования, их взаимодействие происходит относительно быстро (возможно 4–200 Гц) и распространено местно; быстрая синхронность, вероятно, связана с выполняемыми задачами и изменяется во время мыслительной деятельности. В результате возбуждение нейронов при бодрствовании не суммируется до высокоам-

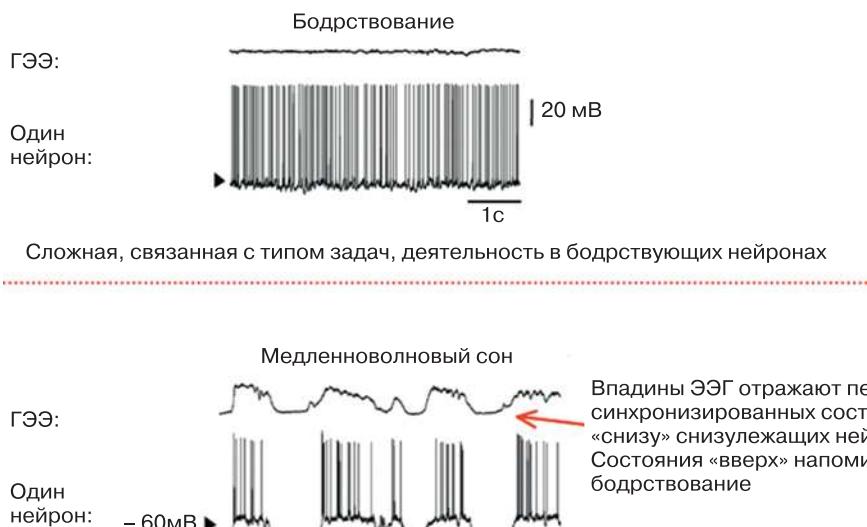


Рис. 8.7. ЭЭГ и активность одного нейрона в бодрствующем состоянии и при глубоком сне. Обычная ЭЭГ измеряет электрическое поле мозга поверх кожи головы. Каждая линия ЭЭГ на рисунке представляет собой сложную сумму активности нижележащих нейронов в верхнем слое коры. ЭЭГ медленноволнового сна отражает синхронные «шумы» и «паузы» миллиардов нейронов, также называемые состояниями «вверх» и «вниз». Так как в бодрствующем состоянии нейроны не возбуждаются и не останавливаются синхронно, их напряжение не суммируется в большие волны. Графики ЭЭГ в бодрствующем состоянии выглядят маленькими, нерегулярными и более быстрыми, чем при медленноволновом сне. Вероятно, что таким образом при бодрствовании (и БДГ-сне) обрабатывается больше различной информации, подобно тому, как стадион, полный говорящих людей, способствует переработке большей информации, чем те же люди, все поющие в унисон. Согласованное пение более избыточно (вы можете предсказать, что поет толпа, всего по одному человеку), поэтому содержание информации в нем ниже (см. раздел 6.2). (Источник: Steriade, 2006.)

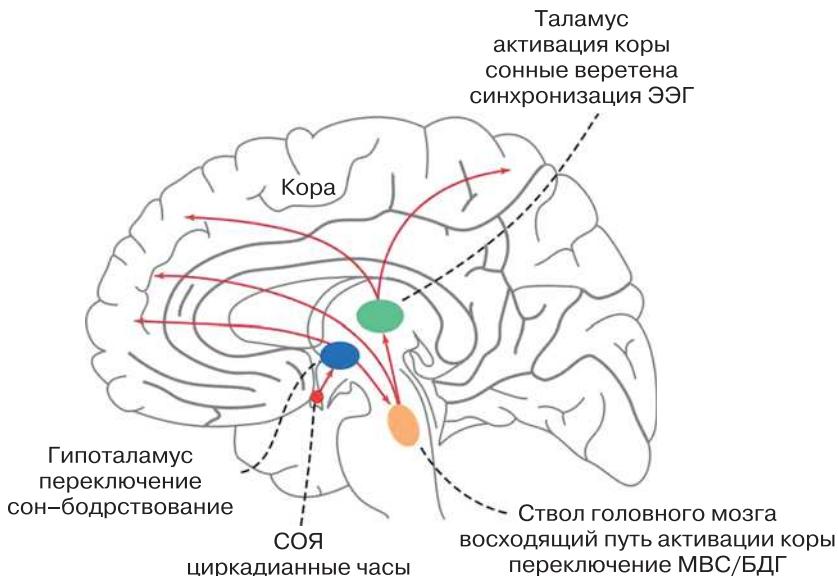


Рис. 8.8. Переключатели состояний головного мозга. Цикл светового дня воспринимается специальными рецепторами в сетчатке, которые связаны с СОЯ (супраоптическим ядром), расположенным как раз над «перекрестом», имеющим X-образную форму, местом пересечения зрительных нервов. СОЯ является частью циркадного круга, который выполняет много функций, связанных как с мозгом, так и с телом в целом. Изменение состояния запускается небольшими ядрами ствола головного мозга и базальными ядрами, посыпающими нейромодулирующие волокна (см. гл. 16), которые изменяют рисунок возбуждения многих миллиардов других нейронов. Система, восходящая от ствола головного мозга к коре, участвует в переключении с медленноволнового сна (МВС) ко сну с быстрыми движениями глаз (БДГ). Гипоталамус, эндокринный центр мозга, вовлечен в переключение сон–бодрствование. Таламус связан со всеми частями коры и лежит на пути почти всех сенсорных нейронов, идущих к коре. При МВС образуются сонные веретена (см. рис. 8.6). Совместно эти области контролируют дневной цикл основных состояний мозга. Они являются системой, контролирующей движение для десятков миллиардов других нейронов и триллионов синаптических связей. (Источник: Bacon *et al.*, 2007.)

плитудных форм волн в отличие от медленноволнового сна (МВС) (рис. 8.7, внизу). При МВС огромное количество нейронов таламокортикальной системы формируют одновременные вспышки и паузы примерно каждую секунду, суммируясь в медленные волны на общей ЭЭГ. Условно считают, что такие дельта-волны варьируют от 0,5 до 3 Гц, но недавно было обнаружено, что они также распространяются на уровень более медленных колебаний (0,01–0,5 Гц) (рис. 8.9).

Другой полезной аналогией служит то, что медленноволновый сон напоминает большой футбольный стадион, на котором все фанаты поют и молчат в унисон каждую секунду или около того. Когда они кричат вместе, суммарная амплитуда звука очень высока. Когда они вместе делают паузу, общий уровень звука очень низок. Но когда отдельные зрители просто болтают со своими со-

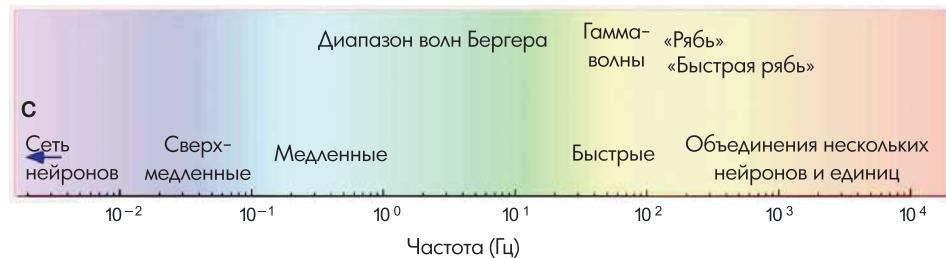


Рис. 8.9. Ритмы головного мозга можно выстроить по нескольким последовательностям величин. Широкий порядок функциональных колебаний мозга. Слева очень медленная активность проявляется как опускание основной линии напряженности. Очень медленные колебания происходят при частоте меньше 1 Гц, и их сопровождают тета-, альфа-, бета- и гамма-волны (θ -, α -, β -, γ -волны). Эти метки являются до некоторой степени случайными. События с высокой частотой были названы «пульсациями» («рябью»). С правой стороны отдельные нейроны и группировки, насчитывающие несколько единиц, показывают вспышки до 10 кГц. Порядок от 80 до 150 Гц иногда называют диапазоном «высоких гамма». (Источник: Bazhenov, Timofeev, 2006.)

седями, звук нерегулярен, относительно низок по амплитуде и намного более сложен. С этой точки зрения, именно состояние бодрствования содержит наибольшее количество полезной информации (Toponi, 2004; см. раздел 7.0).

Данные, основанные на этих источниках, показывают жизненно важную роль синхронизированных и взаимодействующих электрических колебаний мозга. Полагают (Canolty *et al.*, 2006), что они обусловливают:

- внимание, восприятие и сознание;
- обучение, нейропластичность и извлечение памяти;
- долгосрочное взаимодействие между областями мозга, включая взаимодействие между сенсорными и двигательными областями.

Мозговые волны часто взаимодействуют друг с другом, при этом медленные ритмы стремятся объединяться с быстрыми. Взаимодействия часто кратковременны и относятся к специфичным задачам. Играют роль как синхронность так и асинхронность.

1.5. Таламокортикальный центр: плотно взаимосвязанный и очень активный

Наиболее легко понять схему соединения таламуса и коры, используя аналогии с простой цепью, как представлено на рис. 8.10 (a) — точно так же легче разобраться в автомобильном движении в большом городе с помощью одной машины, едущей из пункта А в пункт Б. Также важно помнить про огромный размер всей столичной области (таламокортикальной системы) и ее постоянный поток движения со многими событиями, которые происходят в одно и то же время. Ижикевич с соавторами разработали широкомасштабные имитационные модели этой системы, которые помогают нам понять, как система работает (Izhikevich *et al.*, 2004, 2008). На рисунках в этом разделе представлены разные виды головного мозга с активной корой.

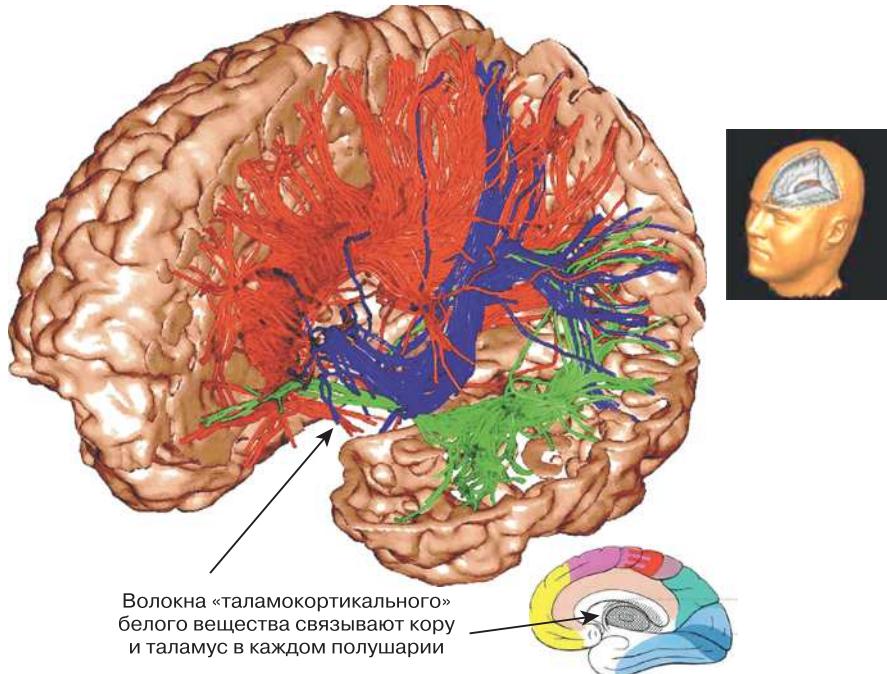


Рис. 8.10 (а). Таламокортикальные нервные тракты. Огромного размера тракты из аксонов нейронов между таламусом и слоями коры. Так как аксоны, выходящие из каждого тела клетки, завернуты в глиальные клетки, заполненные молекулами липидов, они кажутся белыми для невооруженного глаза, и таким образом, традиционно их называют «белым веществом». Эти тракты были искусственно окрашены на данном изображении, сформированном с помощью компьютера, чтобы показать различные основные пути. Все нервные тракты, как может показаться, берут начало в левом таламусе, но, по крайней мере, такое же количество аксонов идет от тел клеток из коры к соответствующим ядрам левого таламуса. Поток в таламокортикальной системе всегда двусторонний или «возвратный» — основной принцип, который требует объяснений. Заметьте, что на этом изображении нет потока из противоположного полушария. На следующем рисунке показаны в равной степени огромные кортико-кортикалльные магистрали, соединяющие полушария друг с другом, в большинстве идущие через мозолистое тело. Как показано в гл. 3, можно лишиться целого полушария без потери сознания, если сохранилось второе полушарие, а также ствол мозга. (Источник: Izhikevich, Edelman, 2008.)

Большая часть видимой массы внутренней стороны мозга состоит из трактов, состоящих из нервных волокон, покрытых белым веществом: миелинизированных нейронов и их аксонов. Уже показано, что эти магистрали с высоким уровнем движения подчиняются математическим правилам «небольших мировых сетей», таких как Всемирная сеть в Интернете (World Wide Web), которая дает возможности для наиболее эффективного потока сигнала с любой стартовой точки мозга к любому месту назначения (Achard *et al.*, 2007). В основном небольшая мировая сеть состоит из каналов информации с высоким уровнем движения и переключательных узлов, наряду с многочисленными узлами и аллеями для намного более ограниченного локального потока. Многие сети по

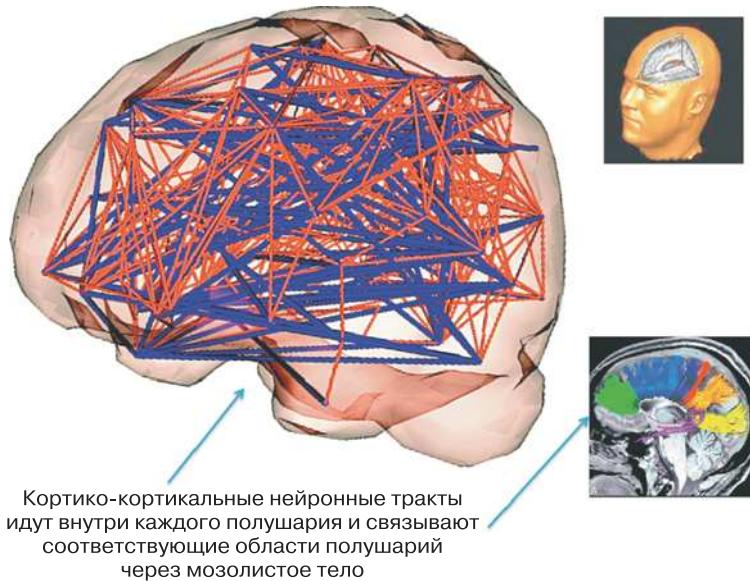


Рис. 8.10 (б). Кортико-кортикальные нервные тракты. Огромная взаимосвязанность коры. Как Всемирная сеть (World Wide Web), кора подчиняется математическим правилам «небольших мировых сетей» с магистралями с большой проходимостью и узлами для переключения направления движения, которые проводят большую часть сигналов, а также многочисленными местными улицами и аллеями с низким уровнем движения. Большая часть сигналов, идущих на дальние расстояния, проходит по супермагистралям, что является наиболее эффективным путем для функционирования широкой и плотной сети. Заметьте, что два полушария в значительной степени соединены перекрестными связями, в основном через мозолистое тело. (Источник: Human Brain Mapping Meeting, 2005.)

своей природе следуют такому оптимально эффективному распределению связей с высоким и низким уровнями движения.

На рис. 8.10 (а–в) показаны анатомические основы огромных супермагистральных сетей мозга. На первом рисунке показана таламокортикальная система в левом полушарии, большое число двусторонних улиц, соединяющих клетки левого таламуса с клетками левой половины коры. Именно таламокортикальная система, как мы можем видеть, изменяет крупномасштабную активность при основных состояниях мозга: бодрствовании, сне и сне с быстрыми движениями глаз. Эти состояния контролируются небольшими ядрами в основании мозга, как было указано ранее, которые направляют нейромодулирующие аксоны к обширным областям мозга, включая кору.

На втором рисунке показана кортико-кортикальная магистральная система, в которой движение сигнала идет от одной точки в коре к другой. Имеется в основном два типа кортико-кортикальных связей: либо внутри того же полушария, либо из одного полушария в противоположное. Два полушария характеризуются изящным параллелизмом в своей структуре связей: соответствующие

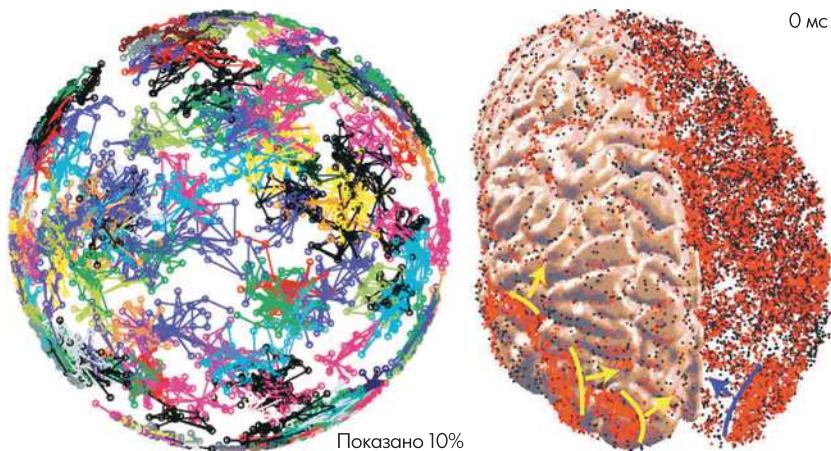


Рис. 8.10 (е). Спонтанная самоорганизация совокупности клеток в коре. Широкомасштабная действующая модель огромного количества нейронов и синапсов в коре и таламусе. Слева показаны только 10% клеток, которые спонтанно появляются в широкомасштабной модели 100 000 нейронов коры и 8,5 млрд синаптических контактов. До 80% синапсов были возбуждающими, 20% связей были тормозными. Возбуждение нейронов воспроизведено с точностью в миллисекунду. Нейроны были связаны «возвратно» с двусторонним потоком активности, которая обычна для таламокортикальной передачи сигналов. Импульсы аксонов распространяются за короткое время, которое зависит от длины аксонов. В модель была встроена задержка при распространении сигнала, а также было учтено правило Хебба о том, что «нейроны, которые вместе возбуждаются, связаны друг с другом» (гл. 3). Собрания клеток в модели демонстрируют самоорганизацию. Стабильные собрания клеток возникали спонтанно (помечены цветом слева) вместе с регулярными ритмами групп клеток и активностью, ограниченной по времени. Модель не имитировала внешние сенсорные входящие сигналы или двигательные исходящие сигналы, но даже только внутреннее движение сигналов становилось причиной реалистичных видов активности, похожих на активность мозга, возникающую спонтанно. (Источник: Iahikovich, Gally, Edelman, 2004.)

точки от задней части до передней связываются с теми же самыми точками на другой стороне. Хотя имеются важные функциональные различия между двумя половинами коры, такие как функционирование языка (обычно поддерживается левой полушарием), наиболее поразительной особенностью с анатомической точки зрения является глубокая симметрия двух полушарий.

Имеются другие транспортные системы головного мозга, например, *кортикоспинальные* тракты, которые несут информацию по направлению к телу и из тела через спинной мозг, а также черепные чувствительные и двигательные нервы. Зрительная и слуховая системы, обсуждаемые в предыдущих главах, функционируют с помощью черепных нервов, в то время как соматосенсорная и соматодвигательная системы действуют через спинной мозг. Однако нам нужно описать только наибольшие проводящие пути, чтобы получить хорошее представление об обширности карты этого огромного города — головного мозга, а также его постоянном транспортном движении.

Помните также, что таламус является основным переключающим узлом (хабом) *входящих сигналов* для коры, а также основным распределителем движения сигналов от коры к коре, как огромный аэропорт, который может обслуживать как внутренний, так и международный транспорт. Базальные ганглии, тем не менее, действуют как основной *распределитель исходящих сигналов* для двигательного контроля и исполнительных функций. У мозга есть многочисленные центры распределения, так же как и многочисленные супербольшие главные линии связи. Это помогает сконцентрироваться только на самых больших из них, потому что основные принципы строения в целом одинаковы. Но эволюция млекопитающих имела в запасе 200 млн лет для формирования таламуса и коры над наиболее древними структурами, такими как ствол головного мозга, спинного мозга и обонятельного мозга. Имеется огромная избыточность системы, так же как есть альтернативные пути транспорта в любой большой центральной области.

1.6. Карты и ритмы

Ритмы головного мозга во многом похожи на хронометры и часы. Они поддерживают способ кодирования *времени* в головном мозге. Мы уже обсуждали топографические *карты* зрения и других чувств, которые обеспечивают способ кодирования *пространства*. Таким образом, можно наблюдать как временное, так и пространственное кодирование событий головного мозга, что обеспечивает очень богатый словарь шифрования для мозга.

Сетчатка может рассматриваться как плоская пиксельная карта зрительного поля (см. гл. 6). Когда лучи света, отраженные от чашки кофе, сходятся в желтом пятне — наиболее плотной группе фоторецепторов сетчатки, полагают, что эта световая модель отражается в многочисленных *пространственно-зрительных* картах в зрительном отделе мозга. Возможно, существует дюжина разных пространственно-зрительных карт, каждая из которых представляет зрительное поле на различном уровне анализа. Мы можем думать об этих картах как об отражающих друг друга, начиная с сетчатки, затем зрительный таламус и область для первичного отображения зрительных сигналов — зона V1. В гл. 6 указывается, что зрительная кора разделяется на два отдельных потока, называемых дорсальным и вентральным путями. Однако для наших целей мы можем просто думать о зрительном мозге как о стопке карт. Это станет особенно важным, когда мы будем обсуждать позже тему внимания (см. рис. 8.11 и рис. 8.31).

1.7. Двусторонние связи

Большинство магистралей в мозге направлены в две стороны. Мы обычно думаем о зрительной системе как об одностороннем потоке входящих сигналов, начинающихся от сетчатки, затем идущих в ЛКТ, затем в первичную зрительную кору (V1) и т. д. В действительности около 90% волокон между ЛКТ и V1 служат двусторонними путями. Это является преобладающей особенностью головного мозга, и понять, как работают двусторонние связи, — сложная задача.

Когда одна и та же топографическая точка активирована в двух или более пространственно-зрительных картах, вероятно, мы получаем *повторно входящий сигнал*, как будто много людей со своими собственными картами города по телефону передают один и тот же набор координат друг другу. Повторная

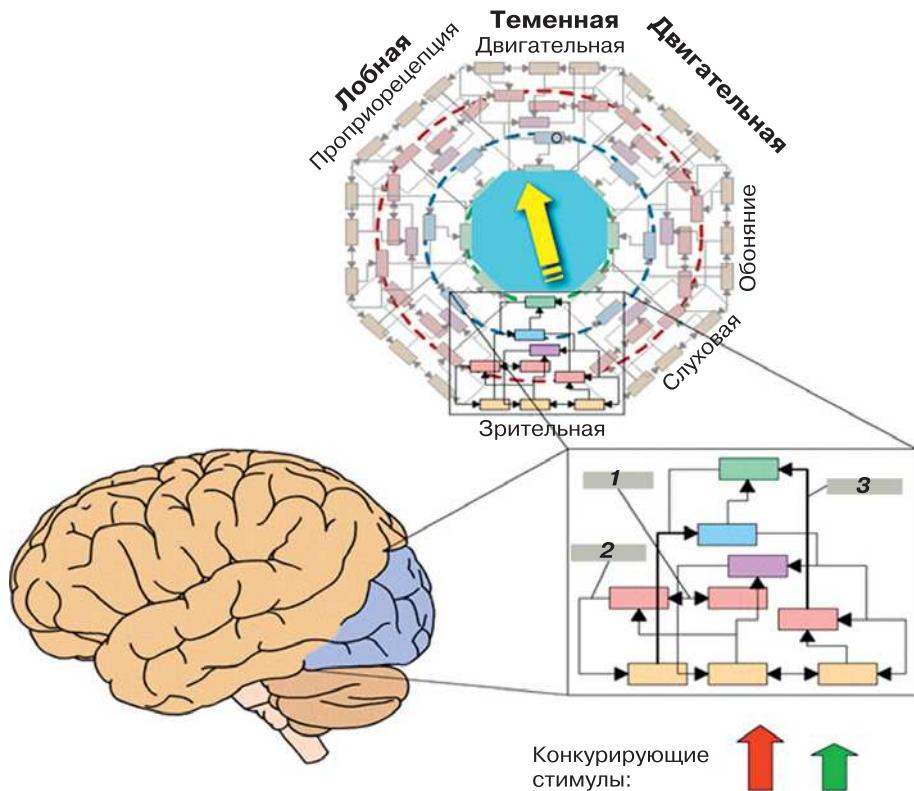


Рис. 8.11. Кора как группа топографических карт. Представительства зрения, ощущений тела, областей исходящих двигательных сигналов и даже слуха в коре можно рассматривать как соподчиненность карт (см. гл. 3). Они топографически связаны либо с сенсорными поверхностями, такими как сетчатка, и/или исходящими массивами, такими как двигательный гомункулус коры головного мозга (см. гл. 5). Пространственное картирование позволяет нейронам, представляющим разные стимулы или характеристики исходящих сигналов на различных уровнях обобщения, гарантировать, что они будут состоять в близких связях друг с другом, если они относятся к той же точке пространства или к той же части тела. Такое пространственное картирование дополняется временными ритмами, которые обеспечивают способность осуществлять координацию соответствующих областей и потока событий, происходящих в точно определенные моменты времени. Совместно топографические карты и кодирование колебаний делают возможным существование многих видов пространственно-временного кодирования мозга. 1 — боковые двусторонние связи, 2 — обратные связи, 3 — прямые связи. (Источник: Friston, 2003, с изменениями.)

подача сигналов иногда называется «резонансной активностью», и она широко коррелирует с повсеместностью ритмов мозга, связывающих топографические карты. Постоянные ритмы и топографическое картирование могут быть двумя сторонами одной монеты — биологическим действующим способом, который позволяет сигналам переходить между подобными точками на многих слоях

карт. Ощущения тела и двигательные сигналы, вероятно, работают во многом по тому же пути, используя топографические карты тела и окружающего пространства (см. гл. 5).

Петли повторно входящих сигналов между похожими картами могут усиливать или подавлять друг друга. Если все, кто смотрят на карту, в нашей метафоре сходятся на координатах местоположения, ваша уверенность в их сообщениях возросла бы. Каждое подтверждающее сообщение усиливает совместный сигнал и уменьшает ошибки и шум. Но если люди с картами не сходятся в положении координат, их взаимная информация будет ослабляться. Активные нейронные карты могут вовлекаться как в *тормозящие взаимодействия*, так и в возбуждающие. Около 90% нейронов коры являются возбуждающими, но они не могли бы функционировать без многочисленных тормозящих нейронов для регулирования уровня своей активности, для того чтобы наложить регуляцию ритма на возбуждающую активность и создать границы тормозящих участков между островками активности.

Теория нейронного дарвинизма (НД) согласуется с этим представлением с тем лишь дополнением, что в НД топографические карты развиваются во времени до большего и большего соответствия входящих или двигательных исходящих сигналов (Edelman, 1989). Согласно НД, работа нейронов и синапсов усиливается, если между ними образуются успешные связи, и ослабляется, когда они не сформировались. Та же точка зрения применима к возбуждающим и тормозящим связям между конкурирующими группами нейронов. Как и в биологической эволюции, НД позволяет более «соответствующим» картам выигрывать по сравнению с менее «подходящими» картами.

Как уже упоминалось, карты мозга *плюс* ритмические сигналы составляют *пространственно-временной* код. Мы видели, что телевизионная реклама применяет пространственно-временной код. Если вы посыпаете свою фотографию по сотовому телефону, вы также используете пространственно-временной код. Головной мозг должен иметь дело с теми же инженерными задачами, с которыми люди научилисьправляться, используя компьютеры и телефоны.

1.8. Как синхронизируются нейроны

Синхронность является всеобъемлющей особенностью головного мозга, существующая несомненно, для того чтобы координировать группы нейронов, находящихся в разных местах. Действительно, синхронность появляется, даже когда нейроны культурируют в чашке Петри или когда тонкий срез таламокортичального центра поддерживается в жизнеспособном состоянии факторами роста. Синхронная активность, вероятно, является самоорганизующимся свойством нейронов в их естественной среде. Однако в мозге синхронность выполняет многочисленные сигнальные функции и, вероятно, находится под гомеостатическим контролем, как все другие психологические параметры. Детальные принципы обработки ритмов головного мозга все еще находятся на стадии исследования.

Когда две области головного мозга возбуждаются синхронно с периодом запаздывания, термин *фазовая синхронизация* является более точным, чем *синхронность*. Звуковые волны, отдающиеся эхом в каньоне, имеют период запаздывания, но не синхронны, потому что они отражаются назад и вперед с небольшим периодом запаздывания. Так как нейронам также требуется врем-

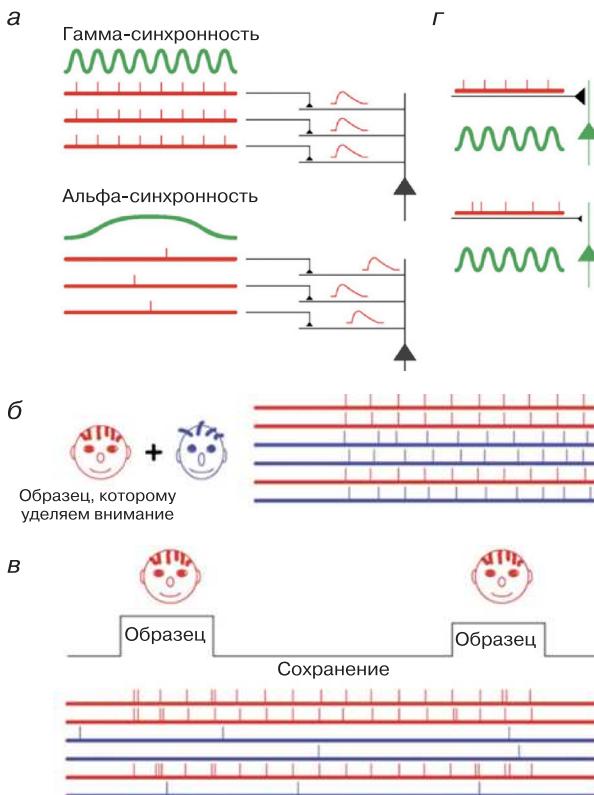


Рис. 8.12. Синхронность в восприятии, внимании и памяти. **(а)** Показано, как активность нескольких нейронов, возбуждающихся в одно и то же время, может суммироваться до гамма-волн в напряжении электрического поля. Синхронность гамма-волн позволяет добиться более тонкого временного разрешения, чем альфа-волны. **(б)** Показано, как могут работать механизмы внимания путем выборочного усиления групп нейронов, которые управляют целевыми нейронами с частотой гамма-волн. Если вы смотрите на красное лицо на листе белой бумаги, то те нейроны, которые чувствительны к разнице между красным и белым, те, которые возбуждаются при высоком зрительном контрасте, и те, которые отвечают за лица, будут иметь тенденцию синхронно возбуждаться, чтобы сделать возможным расшифровку красного лица головным мозгом. Если вы затем решите обратить внимание на красное лицо, ваш мозг может увеличить активность тех групп сенсорных нейронов путем возбуждения дополнительных клеток, работающих синхронно с группами, воспринимающими красное лицо. Голубое лицо не получит этих добавочных импульсов активности, совмещенных по времени с нейронами, воспринимающими этот признак, и, таким образом, усилия не будет. **(в)** Показано, как синхронизированные нейроны могут сохранять некоторое время динамическую память о зрительных стимулах (секунды или минуты). Лицо на образце запускает группы нейронов, чувствительных к признакам лица, которые возбуждаются синхронно друг другу. Если лицо на образце было удалено, некоторые из этих нейронов, относящихся к чертам лица, продолжают возбуждаться несколько секунд или минут. Когда образец для узнавания вновь представляют, соответствующие нейроны уже возбуждены, чтобы отвечать синхронно узнаваемому стимулу. Имеются прямые данные, подтверждающие наличие таких механизмов кратковременной памяти. (Источник: Jansen et al., 2007.)

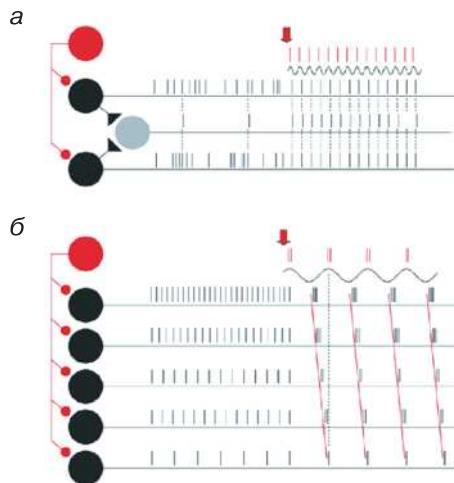


Рис. 8.13. Тормозящие клетки синхронизируют возбуждающие нейроны. Как тормозящие нейроны управляют синхронностью возбуждающих клеток? (а) Кодирование синхронности. Если две возбуждающие клетки (черные) формируют произвольные последовательности импульсов, они редко будут возбуждать общую нижележащую клетку (серая). В противоположность этому, при синхронизации тормозящим вставочным нейроном (красный) эти нейроны, возбуждающиеся с одинаковой частотой, уже с большей вероятностью активируют нижележащий нейрон. (б) Кодирование фаз. Если пять пирамидных нейронов (черные) возбуждаются при различных частотах, введение ритмически действующей тормозящей клетки преобразует частоту в период для первого импульса каждого цикла. Находящаяся под углом красная линия указывает линию кодирования периода, которая делает возможным этот механизм. (Источник: Mann, Paulson, 2007.)

мя, чтобы посыпать по своим аксонам импульсы, имеется период запаздывания в распространении импульса по связанным областям мозга, что приводит, скорее, к закреплению периода, чем к синхронности. В головном мозге обычно наблюдают как синхронность, так и фазовую синхронизацию.

Возбуждающие нейроны могут синхронизировать свое возбуждение, когда они подчиняются общей тормозящей клетке. Полагают, что синхронизированные колебания выполняют многие функции в мозге: восприятия, внимания и памяти (рис. 8.12 и 8.13). Синхронизированные группы нейронов, возбуждающиеся на уровне гамма-волн, стремятся вовлечь дополнительные нейроны, возбуждающиеся с той же частотой (Llinas *et al.*, 2005). Более быстрые ритмы предпочтительнее в этом отношении, потому что они обусловливают лучшую точность во времени: бета- и гамма-волны обеспечиваются нейронными «часами», которые могут обнаруживать небольшую разницу во времени по сравнению с более медленными ритмами. Синхронизированные колебания групп нейронов отражают путь, по которому действуют отдельные нейроны. Отдельные нейроны могут собирать входящие сигналы от других клеток примерно 10 мс перед тем, как образуется потенциал действия. Если два нейрона посыпают свои сигналы к нейрону-цели, который расположен дальше, чем 10 мс, их дей-

ствие просто ослабевает, перед тем как добавиться к новому импульсу нейрона-цели (см. гл. 3). Полагают, что этот основной факт определяет верхнюю границу уровня передачи сигнала от нейрона к нейрону. Относительно быстрые ритмы бодрствующего состояния, такие как тета-, альфа-, бета- и гамма-волны, находятся на том уровне частоты, который набирают добавочные нейроны.

Регулярные ритмы групп нейронов, такие как мы видим на ЭЭГ, вероятно, требуют активности как возбуждающих, так и тормозящих нейронов. Пирамидные (возбуждающие) нейроны коры окружены многими тормозящими вставочными нейронами, которые необходимы, чтобы сформировать постоянные ритмические формы волн. На рис. 8.12 (a) показано, как возбуждение нейронов суммируется в синхронность гамма-волн на ЭЭГ или в локальном электрическом поле. Синхронность альфа-волн более медленная и, таким образом, имеет меньшую временную точность.

В принципе, области контроля внимания в мозге могут синхронизировать свои выходящие сигналы с областями своего воздействия; например, сеть внимания, обнаруженная Познером (Posner) с коллегами, может действовать с таким же ритмом, как и зрительные карты, воспринимающие лица, в височной доле (рис. 8.31). На рис. 8.12 (б) показано, что увеличение общей синхронности усиливает сигналы от красного лица и уменьшает активность при предъявлении голубого лица путем разрушения синхронной активности во входящих сигналах. Наконец, на рис. 8.12 (в) синхронная группа нейронов может отвечать на стимул и может поддерживать действие в течение нескольких секунд или минут после окончания стимула. Синхронная волновая активность, таким образом, служит запасом временной памяти, но она может ослабевать довольно быстро и также быть восприимчивой к вмешательству других стимулов.

Это только некоторые из возможностей кодирования синхронных нейронов и их групп. Ясно, что такие гипотезы требуют, как мы убедимся, подтверждающих данных.

1.9. Синхронность для получения контроля

Синхронность гамма-волн может увеличивать амплитуду импульсов нейронных групп, так как синхронизированные нейроны нередко усиливают активность друг друга. Синхронность стремится увеличить размер сигнала во многом так же, как микрофон, который собирает звуки от внешних источников. В биологических системах такой обратной связи, увеличивающей саму себя, не обнаружено. Аудиосистемы имеют регулирующие цепи, чтобы предотвратить усиление обратной связи до уровня выше уровня говорящего, не говоря уже об ушах слушателей. Эпилептические приступы могут действительно представлять собой неправильный тип самоусиления медленных ритмов, которые вмешиваются в нормальное функционирование мозга и даже приводят к потере сознания.

У нас не должно оставаться ощущения, что бодрствующее состояние *полностью* синхронизировано на высоких частотах. Наоборот, синхронность появляется в ограниченных, связанных с задачей, участках мозга, окруженных несинхронизированными группами нейронов. Если такая задача, как зрение, требует согласовать многочисленные зрительные карты, синхронность гамма-волн может появиться на многочисленных участках зрительной коры (см. рис. 8.23).

Или, как мы увидим позднее, если находящегося в сознании пациента во время хирургической операции на мозге попросят назвать зрительный объект, мы сможем увидеть кратковременную синхронность гамма-волн между зонами уз-навания объекта и образования речи.

Необработанная ЭЭГ показывает только волны на поверхности глубокого и бурного океана. Под видимой ЭЭГ находятся многочисленные потоки колебаний, взаимодействующие по широкому ряду частот (0,01–1000 Гц). Некоторые из этих волн замкнуты в синхронность друг с другом, некоторые из них имеют фазовую синхронизацию, многие кратковременно осуществляют согласованные действия, другие показывают соединение по перекрещивающимся частотам. Метафора с бушующим океаном полезна для первого приближения, но в отличие от океана в биологическом мозге имеется много *функциональной* деятельности, продолжающейся все время. Количество информации о роли ритмов головного мозга растет с поражающей скоростью.

На рис. 8.14 один зрительный стимул (*a*) может в действительности быть увиден как подсвечник или как одно лицо, смотрящее на нас (*b*), или как два лица, смотрящих друг на друга (*c*). Таким образом, один и тот же физический входящий сигнал имеет три трактовки. Каждый воспринимаемый объект включает различные способы группировки фона рисунка. Если нейроны, чувствительные к объекту, уловили подсвечник (объект 1), они могут заставить другие нейроны синхронизироваться с ними и подавляют другие объекты. Объединение синхронизированных карт, которые возбуждают наибольший сигнал, может либо перевесить при голосовании невыделенные объекты, либо активно тормозить их (Engel *et al.*, 2001). Мы увидим далее прямые записанные с мозга данные синхронизированного возбуждения нейронов, чувствительных к зрительным характеристикам (рис. 8.15 и 8.16).

Некоторые авторы полагают, что все колебания мозга во время бодрствования, сновидения и сна усложнены очень медленными колебаниями, имеющими период менее 0,5 Гц (Steriade, 2000). Как мы увидим, имеются прямые данные для наличия усложняющих гамма-волны на тета-волнах или, возможно, также гамма- на альфа-волнах. Так как диапазон гамма-волн расширяется до 120 Гц, 200 Гц или даже 1000 Гц, вероятно, что мы увидим намного больше типов усложнения волн в мозге в результате совершенствования методов записи.

Основное преимущество усложнения — снижение порогов возбуждения нижележащих нейронов путем уменьшения полярности их мембран (см. гл. 3). Таким образом тета-волны могут распространяться до некоторой группы нейронов-мишеней и делать их слегка более чувствительными, после чего добавленные гамма-волны могут подтолкнуть их выше порога возбуждения. Если нейроны-мишени способны следовать за входящим сигналом на уровне гамма-волн, они могут затем производить свои собственные синхронизированные гамма-импульсы, которые, в свою очередь, «зажгут» большие группы нейронов. Например, показано (VanRullen, Koch, 2003), что зрительные сигналы могут быть лучше замечены, если они происходят на вершине эндогенной альфа-волны. Одним из правдоподобных объяснений является то, что многие области зрительного мозга имеют колебания на частоте альфа-волн во время состояния отдыха и что основной уровень напряжения большого количества нейронов спокойно поднимается и опускается с частотой от 12 до 14 Гц. Эта

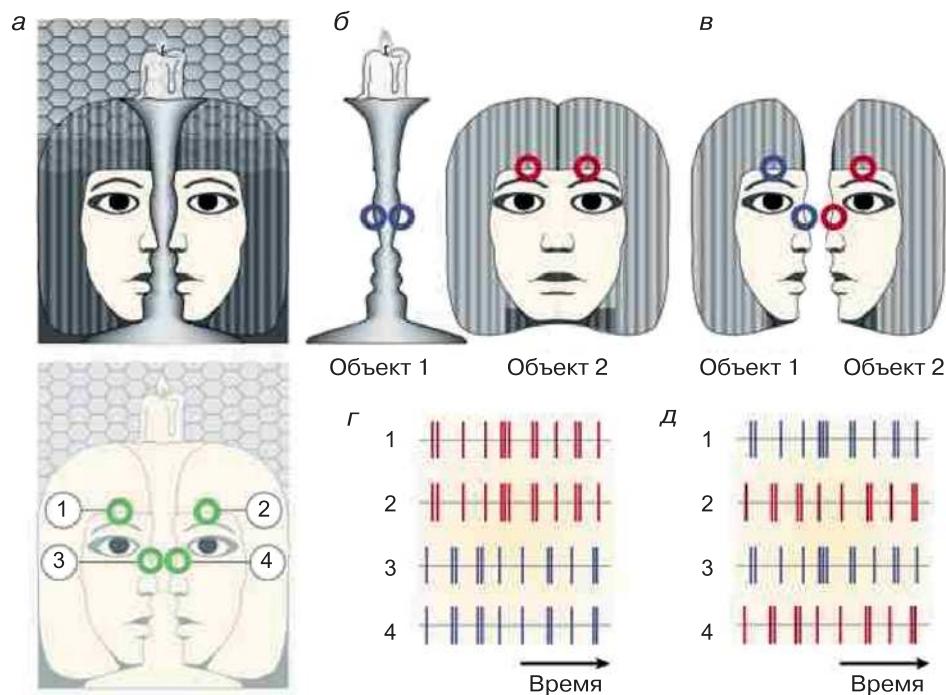
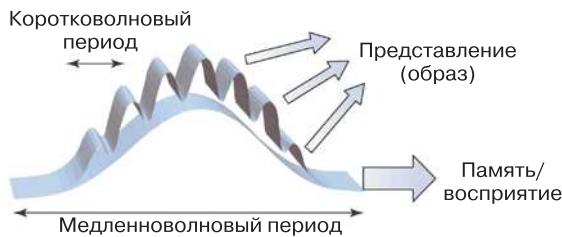


Рис. 8.14. Как синхронизированные нейроны могут связывать сенсорные признаки. Ритмы мозга могут «связывать» многочисленные особенности зрительных стимулов в один логически связанный зрительный объект. Мы знаем, что зрительная система расщепляет физические стимулы на части и преобразует их в характеристики составных элементов: местоположение, цвет, детали на уровне точек, контрастность краев и ориентация и, в конечном счете, идентифицирует объект (см. гл. 6). «Тождество объектов», такое как видение чашки кофе как целого, объединяет все эти характеристики в единственную сущность целостной формы. На основании этого представление об объекте «связывает» многочисленные зрительные характеристики. Иногда это называют «проблемой связывания». Она связана с вопросом о зрительном осознании, так как мы стремимся осознать скорее целые объекты и события, чем отдельные черты, парящие в пространстве. (Источник: Engel *et al.*, 2001.)

точка зрения на медленные колебания предлагается на обсуждение Стериэйдом (Steriade, 2000) и другими.

Кажется, что кора имеет некоторое количество микроцепей, которые могут выполнять более сложные вычисления, такие как определение точного совпадения и даже элементарные логические и арифметические операции, подобные тем, что встроены в основные компьютерные чипы (Gabbiani *et al.*, 2002). Данное обсуждение сконцентрировано только на основных сторонах колебаний нейронных расчетов.

Сейчас мы рассмотрим немного подробнее то, как работает таламокортикальное ядро головного мозга в трех основных состояниях.



Тенденции в науке о мышлении

Рис. 8.15. Более быстрые волны усложняют структуру медленных волн. Быстрые волны могут «усложнять» вершину более медленных волн подобно амплитудной модуляции радиосигналов. Это известно под несколькими другими названиями, и, вероятно, является общей линией для кодирования сигналов в мозге. (*Источник:* VanRullen, Koch, 2003.)

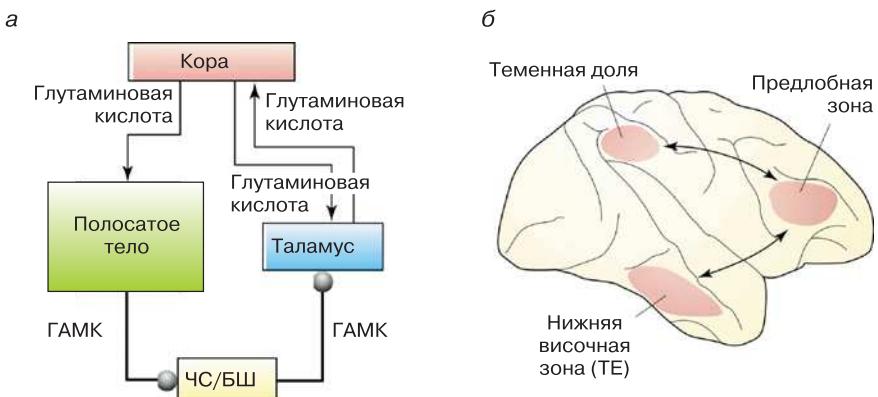


Рис. 8.16. Бодрствование: стимуло-специфичное отражение во время раннего обучения. Динамичная нейронная цепь для первой фазы обучения. Предполагается, что во время бодрствующего состояния рабочая память поддерживается повторяющейся цепью, включающей кору, таламус и базальные ганглии (стриатум), усиленной нейромодуляцией, начинающейся в черной субстанции (ЧС) и бледном шаре (БШ). В то время как зрительный входящий сигнал поступает в кору в затылочную долю, полагают, что объединение в одно целое зрительных объектов происходит в нижней височной доле (называемой зоной TE в мозге макаки, показанной здесь). Включение теменной доли требуется для пространственной локализации зрительных событий на пространстве тела и для того, чтобы протянуть руку и манипулировать ей. Включение предлобной зоны необходимо для всеобщей интеграции, сознательного внимания и двигательного контроля (исполнительные функции). Обратите внимание, что глутаминовая кислота и гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) показаны двумя основными нейромедиаторами. Стабилизация этой цепи может потребовать N-метил-D-аспартатных (НМДА) рецепторов для увеличения эффективности активных синапсов. Комплекс гиппокампа (не показан) требуется для случайного обучения и, по прошествии времени, для семантической памяти. Укрепление памяти во время медленноволнового сна необходимо для становления постоянной памяти путем синтеза белков: создаются новые синапсы и другие клеточные структуры, необходимые для поддержания долговременной памяти. (*Источник:* Wang, 2001.)

2.0. Бодрствование

Содержание нашего бодрствующего сознания включает непосредственный мир восприятий, внутреннюю речь и совокупность зрительных мысленных образов, мимолетное настоящее и его исчезающие следы в текущей памяти, ощущения тела, таких как удовольствие, боль и восхищение, автобиографическую память, когда вспоминают кого-то, ясные и непосредственные намерения, ожидания и действия, определенные верования о себе и о мире, а также идеи абстрактные, но находящиеся в центре мышления. Очевидно, что мы осознаем намного больше, чем можем рассказать в любое время, но люди могут отвечать на вопросы о поразительном диапазоне сознательных событий — о виде одинокой звезды в темной ночи, разнице между звуками «ба» и «па», а также о цели подготовки к экзаменам. Все сенсорные системы производят обработку множества бессознательной информации, что приводит к осознанным зрительным образам, звукам и чувствам, которые можно передать другим.

Активизация автобиографической памяти также приводит к осознанному опыту, такому как память о том, что эту книгу вы видите в первый раз. Внутренняя речь и совокупность мысленных образов имеют сознательные стороны. Просьба к кому-либо прочитать список слов обычно приводит к осознанной внутренней речи. Яркость зрительных образов людей различается, например, традиционно сообщается, что сны имеют яркую совокупность зрительных образов (Stickgold *et al.*, 2001). Наконец, планирование действий может иметь сознательные компоненты, особенно когда нам нужно сделать выбор между действиями (Lau *et al.*, 2004 а, 2000 б). Обычно мы не должны много думать о ходьбе, но если мы сломаем ногу, то даже процесс вставания и ходьба могут стать сознательно планируемыми действиями (Sacks, 1984).

Есть надежные данные, что у нас имеется самопроизвольный внутренний поток содержимого сознания, который борется с воспринимаемым миром (Singer, 1994; Mazoyer *et al.*, 2001; Fox *et al.*, 2005). Таким образом, в повседневной жизни продолжается борьба между внутренними и внешними событиями, между воспринимаемым и ответом на него, а также между одновременными внутренними потоками. Выбор с помощью внимания, кажется, действует в каждый момент бодрствования.

2.1. Практическое мышление

Общеизвестно, что сны нереалистичны, но бодрствующее сознание долго считалось областью логического, зрелого, ориентированного на реальность мышления. В этом есть значительная доля правды, хотя мы также обычно увлекаемся фантазиями наяву, мечтаниями, мыслями, направляемыми эмоциями, и блужданием по памяти. Иногда трудно полностью сконцентрироваться только на одной задаче, и для этого могут быть хорошие биологические причины. Люди не эволюционировали в мире школьных классов и путем изучения книг. Охотники и собиратели палеолита должны были постоянно находиться в состоянии повышенной готовности к неожиданным опасностям и возможностям; концентрация полностью на одном деле и исключение всех других могли быть опасны. Человек, скорее, имеет склонность слегка исследовать чувствительный мир, чем упрямо следовать единственной цели или единственной цепочке мыслей. В то же время наш большой мозг обеспечивает нам гигантскую приспособляемость. Мы

учимся контролировать наше внимание, по крайней мере в некоторые периоды времени, а традиционные культуры обучают детей при помощи задач, требующих познания, таких как охота, нахождение пути, распознавание сотен растений, путешествие на длинные расстояния, изготовление инструментов, приготовление пищи и соблюдение многочисленных обычаев. Эти привычки требуют обучения и внимания при исполнении и обеспечивают вознаграждение за реалистичное понимание мира. Однако основы «реализма» мозга до сих пор не были эффективно исследованы. В результате мы не понимаем, как мы можем смотреть фильм ужасов без испуга (потому что мы знаем, что это иллюзия) и сравниваем его с действительным опытом. С теми инструментами, которые мы имеем сегодня, к этому вопросу можно обращаться на основе опыта.

В шатком мире требуется, чтобы самоконтроль не позволял преобладать таким чувствам, как страх, голод, одиночество или гнев. Дети в собирательно-охотничьих культурах часто обучаются выдерживать нужду и эмоциональный стресс. Наш мозг развивается, чтобы справляться с такими условиями. Только очень недавно люди стали жить более спокойной жизнью, с надежными источниками пищи, социальной поддержкой и защитой от опасности и неудобств.

Бодрствующий мозг был описан как «уравновешенный на точке перехода между упорядоченным и случайным поведением (табл. 8.1). Это тонкое состояние «оптимизирует передачу и запасание информации ... (включая) как продолжительные периоды фазовой синхронизации, так и присутствие больших быстрых изменений в состоянии всеобщей синхронизации ...» (Kitzbichler *et al.*, 2009). Бодрствующее таламокортикальное состояние оптимизировано

Таблица 8.1

Основные черты сознательного бодрствующего состояния

1. Очень широкий диапазон содержания сознания
2. Широкораспространенные влияния мозга за пределами специфического содержания сознания
3. Информативное содержание сознания
4. Быстрая приспособляемость и быстротечность
5. Внутренняя логичность
6. Ограниченнная вместимость и периодичность
7. Связь с сенсорной системой
8. Власть над собой
9. Аккуратная регистрируемость
10. Субъективность
11. Структура центр-периферия
12. Сознание облегчает обучение
13. Стабильность сознательного содержания
14. Центрированность на объектах и явлениях
15. Сознательность полезна для осуществления произвольных решений
16. Вовлечение таламокортикального центра

для объединения таких возможностей. Синхронность ритмов и фазовая синхронизация позволяют мозгу соотносить друг с другом различные временные шкалы. Таким образом, пикколо в оркестре головного мозга может играть согласованно с басовым барабаном.

Последнее десятилетие принесло лавину открытий о ритмах мозга в сенсорной и двигательной системах, в системе памяти гиппокампа, выборочном внимании и исполнительном контроле. Эти открытия были сделаны при помощи прямых записей активности мозга животных и человека, ЭЭГ и МЭГ, а также от объединения этих методов электромагнитной записи с пространственными преимуществами функционального магнитно-резонансного томографа. Сцепленные ритмы наблюдались в отдельных нейронах, в нейронных цепях и множествах, и даже в целых лобных долях. Ритмическая активность в коре головного мозга является наиболее ясным признаком различных состояний сознания, а недавние исследования позволяют предполагать, что отбор с помощью внимания действует также путем синхронизации ритмов головного мозга. Состояние глубокого сна с медленными колебаниями, видимо, призвано укреплять воспоминания сознательного опыта в предшествующий день. Как мы увидим, даже сон, возможно, использует быстрые ритмы во время пика медленной дельта-волны, чтобы закрепить сознательный опыт предшествующего дня.

В табл. 8.2 представлены различные типы познания, опосредованного сознанием, — в большей степени все процессы, которые мы изучаем. Обратите внимание на наличие бессознательных сторон у этих частично сознательных задач. Как сознательный, так и бессознательный компоненты, вероятно, являются ключевыми для нормального, гибкого и приспособляющегося познания. Однако подсознательное восприятие и познание, например, могут присутствовать для высоко значимых и стереотипных стимулов.

2.2. Ориентация по месту, времени и людям

Наши основные знания о сознательном опыте получены из того, что люди могут нам рассказать (см. гл. 2). Когда клинически исследуют пациента с возможными повреждениями мозга, нейропсихолог начинает осмотр с проведения «мини-исследования психического статуса». Оно разъясняет, что мы ожидаем от человека со здоровым мозгом, находящегося в сознании (McDougal, 1990).

1. Ориентация во времени, месте и личности: «Какой день недели, дата или время года?» «Где вы находитесь сейчас?» «Кто вы?» «Кто я?»
2. Простая рабочая память: «Запомните эти три предмета...».
3. Внимание и вычисления: «Посчитайте в порядке убывания через 7, начиная от 100» (100, 93, 86, 79, 72...).
4. Вызов промежуточной памяти: «Какие три предмета я упоминал перед этим?»
5. Язык: попросите пациента назвать наручные часы и карандаш, повторить предложение, выполнить три простых команды, прочитать и понять простое предложение, а также записать свое предложение.
6. Основные зрительно-моторные навыки: повторение рисунка контура пятиугольника.

Таблица 8.2
Познание, опосредованное сознанием

Задача	Сознательные аспекты	Бессознательные аспекты
Рабочая память	Сенсорные входящие сигналы, планирование ответа и исходящие сигналы; кратковременный повторяющийся в уме элемент	Предвосприятие, неповторяющиеся элементы, базальные ганглии
Самопроизвольное решение проблемы	Определение проблемы, реализация решения (опыт «Ага»!)	Скрытый период существования проблемы
Объединение сенсорных признаков, задняя кора	Результаты связывания	Детальный процесс интеграции
Интеграция сенсорных и пространственных сигналов, теменная доля	То же самое	То же самое
Сенсорно-двигательные умения (например, речь)	Акустическая фаза и внесение изменений в обычные задачи	Предсказуемые компоненты после интенсивной практики
Сравнение сознательного опыта, который проходил в разное время	Новые воспоминания и новые связи	Хорошо установленные воспоминания и порядок осуществления действий
Произвольное внимание	Контроль внимания, требующий усилий, или поддержание внимания вопреки противоположным устремлениям, таким как усталость, дремота, или более привлекательным объектам внимания	Повседневное, автоматическое, лишенное конкуренции и высокопредсказуемый контроль внимания
Автоматическое внимание	Результаты внимания обычно осознанные (но не всегда)	Детальный контроль автоматического внимания
Скрытое обучение	Сознательные сигналы к скрытым закономерностям или заключениям	Автоматическая или скрытая информация, которую изучают

Обратите внимание, что нормальный произвольный контроль подразумевает все эти задачи. Люди с нарушениями любой доли могут иметь трудности с их выполнением из-за ослабленных исполнительных функций. Все эти вопросы кажутся фундаментальными, они покрывают сенсорное восприятие, произвольный контроль, рабочую память, мгновенную и промежуточную память, извлечение из памяти через длительный промежуток времени, мысленное усилие, речь, внимание к повседневным событиям, постоянное обновление памяти с течени-

ем времени, мысленные образы, пространственные навыки и многое другое. Все эти задачи требуют бодрствующего состояния (живость понимания) и познания, опосредованного сознанием. Они снижаются при дремоте, отклонении внимания, медленноволновом сне и сне с быстрыми движениями глаз, а также при применении лекарств и нарушениях мозга, которые ухудшают сознание.

В норме бодрствующее состояние является необходимым условием для всех процессов познания, которые мы обсуждаем в этой книге.

2.3. Бодрствование для обучения; сон делает возможным закрепление памяти

Хотя бодрствование безоговорочно является лучшим временем для обучения, сон и сновидения с быстрыми движениями глаз способствуют закреплению памяти. Предполагается, что воспоминания нестабильны и уязвимы к помехам в первые часы после обучения. Полагают, что ранняя память зависит от активных, резонирующих нейронных цепей (см. рис. 8.16). Однако некоторые исследователи считают, что бодрствование также может обеспечить некоторое закрепление памяти. Примерно через день выученный материал оказывается «закрепленным» — процесс, который, как полагают, требует синтеза белков. Устойчивые воспоминания включают структурные изменения в синапсах и клетках, и иногда в сети головного мозга в целом. Сон, по-видимому, укрепляет память с помощью синтеза белков, что требует экспрессии генов в многочисленных клетках мозга.

Хотя все состояния сознания имеют многочисленные функции, осознанное бодрствование является безоговорочно наиболее адаптивным. Как мы увидим в гл. 9, каждая область мозга имеет свою собственную способность к приспособлению и к обучению. Таким образом, имеется много типов обучения. Но для изучения новых типов информации и передачи ее памяти мы постоянно делаем вещи осознанными. В повседневной жизни это то, что мы подразумеваем под словами «обращать внимание». Исследователи памяти показали, что большая часть обучения является «случайной», т. е. оно происходит как выгода от обращения внимания (Kristjánsson, 2006). Мы обучаемся во время большей части периода бодрствования. Это можно показать, используя чувствительные методы измерения эпизодической (эмпирической) памяти. Конечно, мы не преднамеренно запоминаем вещи в каждый момент бодрствования. *Запоминание* — только один способ обучения. Большую часть времени, по-видимому, мы запоминаем вещи, только обращая на них внимание, — это означает, что они для нас становятся осознанными. Исследователи памяти со времен Германа Эббингауза (Hermann Ebbinghaus) указали на центральную роль, которую играет осознанное внимание при нормальном обучении. Хотя имеются некоторые данные, подтверждающие бессознательное приобретение информации, мы сконцентрируемся на значительной роли осознанного внимания в мобилизирующих гиппокампальных и кортикальных механизмах обучения (см. гл. 9).

2.4. Внимание и сознание в общем делают возможным обучение

Как происходит, что вы можете выучить материал этой книги? Человек в действительности не знает. То, что мы делаем в повседневной жизни, — это просто *обращение внимания* на новые и интересные вещи, исследование их с помощью

наших чувств, мысленное их повторение и опять направление нашего внимания на них. Обучение, кажется, происходит магическим образом. На следующий день мы внезапно осознаем, что вчерашняя новая информация стала более знакомой. Должно быть, мы ее выучили. Ориентирующие задачи важны, чтобы сделать возможным обучение. «Простого предоставления» информации часто достаточно для запуска памяти при опознании. В терминах когнитивной науки, большая часть нашего ежедневного познания является *случайной*.

Что мы в общем делаем — это просто обращаем внимание на новый материал, даже если он кажется трудным для понимания. Самой большой проблемой является необходимость обратить внимание на новую и трудную информацию, а также быть достаточно терпеливым, чтобы позволить нашему мозгу изумляться, задавать вопросы и, в конце концов, осмысльить любой новый материал. Лишь только мы восприняли и осмыслили что-то новое, обучение произошло. Данные по исследованию мозга указывают, что самопроизвольное обращение внимания на некоторое сенсорное содержимое также активирует гиппокампальный комплекс (Stark, Okado, 2003).

Мы можем направлять наше внимание произвольно, хотя иногда это требует заметного усилия (см. гл. 12). Выборочное внимание в общем случае приводит к сознательному опыту (ранее) и кажется действием, которое делает предметы *осознанными*, что обуславливает обучение. Действительно, «эпизодическое и декларативное обучение» определяется как «изучение осознанных событий», и мы знаем, что гиппокамп, вероятно, особенно приспособлен к этому (Squire *et al.*, 2008; см. гл. 9). Хотя имеются надежные данные для подсознательного восприятия и обучения, мы ограничим это обсуждение эпизодическим и декларативным обучением сознательным событиям.

Научные работники, занимающиеся познавательной нейробиологией, полагают, что декларативное и эпизодическое обучение в общем случае происходит как-то так (Seitz, Watanabe, 2005): мы обращаем внимание на новую информацию, так что она стремится стать осознанной. Как только мы познаем на опыте новую информацию с достаточной ясностью, наш мозг становится в состоянии запасти ее. Повторное внимание к новому и трудному материалу часто необходимо перед тем, как у нас возникнет чувство ясности. Используя чувствительные методики измерения эпизодической и декларативной (сознательной) памяти, такие как измерение распознавания объекта, мы можем показать, что люди очень быстро обучаются после того, как они получили четкий сознательный опыт новой информации. Имеются надежные данные подсознательного обучения, но здесь мы сконцентрируемся на изучении сознательных событий или на материале, стимулом которого являются осознанные события.

Это *не* значит, что мы можем *вызывать* все воспоминания по сигналу. Это означает, что мы можем *распознавать* события сознательного опыта, которые случились давно. Тесты на распознавание легкие, потому что они просто восстанавливают тот же самый опыт, который мы уже получили. Мы совсем не обязаны по своему выбору искать наши воспоминания. Все, что мы должны сделать, — это сказать: «Да, я видел это раньше» или «Нет, я этого не видел». Простой сознательный опыт с материалом, который мы должны опознать, запу-

стит автоматический поиск воспоминаний. Решение да/нет делается с использованием осведомленности о предмете.

Например, вы можете быть удивлены, когда узнаете сцену в фильме, который смотрели 10 лет назад. Для вас не было необходимым запоминать эту сцену. Все, что вы должны были сделать, — это просмотреть ее однажды — осознанно, а затем посмотреть ее опять 10 лет спустя. Осознание события кажется достаточным, чтобы оставить его в памяти. Во многом это правильно для распознавания фотографий ваших школьных товарищей из альбома выпускного класса, новых фотографий, заголовков спустя годы и всего подобного.

К несчастью для студентов, учебные экзамены редко связаны с тестами на распознавание. Скорее, экзамены проверяют *воспоминания по ассоциациям* путем задавания вопросов, таких как «Какой город является столицей Франции?». Экзамены в учебном заведении были бы намного проще, если бы на них давалась часть ответа, например, частичное сообщение для распознавания: «Пар... является столицей Франции».

Задачи на вызов воспоминаний по ассоциациям дают намного более низкие оценки точных воспоминаний, чем тесты на опознание. Вот почему учебные экзамены трудны: проверяемые знания не являются нашими отложенными воспоминаниями, которые имеют недостатки, экзамены — это наша способность находить их по требованию. По аналогии, вы можете хранить книгу случайным образом в огромной библиотеке. Книга (память) находится где-то там, но вы не можете найти ее по требованию до тех пор, пока вы не будете иметь очень хорошую систему нахождения, такую как механизм для поиска или каталог карточек. В противном случае книга может быть также потеряна навсегда.

Заметьте, что простое обращение внимания не всегда делает вещи осознаваемыми. Например, мы можем обращать внимание на двусмысленную картинку, но не видеть все ее интерпретации (см. гл. 1). В результате мы можем никогда не узнать бессознательную интерпретацию картины в качестве сознательного случайного воспоминания. Изучение сложного предмета, такого как наука о головном мозге, часто подобно изучению двусмысленного стимула и никогда нельзя увидеть интерпретацию, к которой у вас не было доступа. Вначале новый материал может казаться неясным, трудным для понимания или сбивающим с толку. Затем мы можем привести некоторое время, обдумывая его, обращая на него внимание, пытаясь нарисовать его от руки или отвечая на вопросы по нему. Со временем будет приходить чувство более ясного понимания. После того как мы стали ясно осознавать требуемую информацию, быстро последует обучение. Большая часть усилий в изучении нового материала, таким образом, посвящена задаче осмысления. Как только мы ясно поймем материал, начнется запоминание.

Итак, обращение внимания может быть средством к осознанной четкости, что в свою очередь делает возможным эпизодическое и декларативное обучение. Полагают, что гиппокампальный комплекс превращает сознательный опыт в память. Вначале гиппокампальная память, вероятно, является нестабильной или лабильной. Закрепление способствует образованию долговременных изменений в гиппокампе и переводу познаний в новую кору. Полагают, что тета-колебания играют важную роль как в локальных функциях гиппокампа, так и в долгосрочной координации между гиппокампом и новой корой.

2.5. Потеря осознания предсказуемых событий

Уделение внимания стимулу часто различными путями приводит к приобретению опыта, но есть пример, когда происходит обратное: случай обыденных привычек. Как правило, чем более предсказуемым становится сенсомоторный навык, тем менее он будет сознательным. Это общепринятое наблюдение за обучением езды на велосипеде или даже обучением новому языку. Уменьшение доступа сознания к привычным умениям в общем случае называют «автоматизмом», и он сопровождается потерей точного сознательного контроля над обычными деталями (см. гл. 2, раздел 5.1).

Мир вокруг нас становится более предсказуемым по мере того, как мы расаем и учимся понимать его. Если бы все было полностью известно и предсказуемо, мы, скорее всего, должны были бы совсем не обращать на это внимание. Наш мозг мог бы все делать автоматически. К счастью, реальный мир полон изменений и трудных задач, и мы обнаруживаем, что постоянно выбираем наиболее важные и новые события, на которые нужно обратить внимание. Поток сознания весь состоит из наших личных заголовков новостей. Мы имеем склонность останавливаться на чем-либо новом или значимом для нас.

Повторяющиеся события имеют тенденцию постепенно исчезать из сознания до тех пор пока не приобретут особую значимость. Зуд от укуса комара не может быстро исчезнуть, так как слюна самки комара запускает болевую систему. Боль в своей основе важна, так же как голод или вкус шоколада. Мы не быстро привыкаем к биологически значимым событиям, но нейтральные события могут исчезнуть из сознания довольно быстро, иногда за секунды. Даже если гравитация постоянно запускает наше вестибулярное чувство равновесия, мы редко обращаем на него внимание, так как оно стало предсказуемым. Тело по отношению к силе гравитации ставится опять в центр внимания у космонавтов, парашютистов и детей, которые катаются на колесе обозрения.

Шнайдер (Schneider, 2009) пишет:

Понятия автоматизма, контролируемой обработки информации и сознания тесно связаны.... Автоматическая обработка информации ... поддерживает параллельный процесс, требующий слабых усилий и трудно контролируемый. Контролируемая обработка информации происходит из области «общей сферы», которая выполняет последовательную, требующую усилий, обработку в новых или изменяющихся ситуациях. Однако автоматические процессы в форме автоматического внимания могут активировать сознательное понимание стимулов, которые были еще не обработаны.

Последний пункт очень важен. Мы теряем сознательный доступ к автоматическим стандартным операциям, но некоторые из них являются стандартными операциями с привлечением внимания, т. е. они происходят, чтобы довести положение вещей до сознания. Хорошим примером являются автоматические движения глаз. Многие движения глаз являются автоматическими, и в то время как они представляют двигающийся грузовик в своем поле зрения, изображение грузовика становится осознанным.

В этих случаях, конечно, автоматизм фактически делает возможным то, чтобы важная информация стала осознанной. Но в более общем случае практика приводит к автоматизму и к потере сознательного доступа к умению, часто использующемуся на практике. Большая часть нашей повседневной мысленной

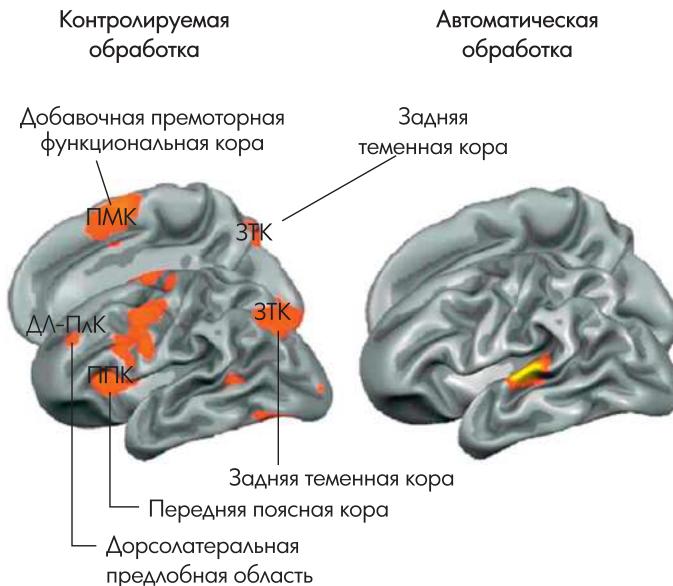


Рис. 8.17. Активация на фМРТ до и после практики. Контролируемые и автоматические варианты выполнения одной и той же задачи можно сравнить у одного и того же человека. Когда задача по слуховому поиску новая, она позволяет осуществлять более точный сознательный контроль, больший доступ к сознанию и ведет к более широко распространенной активации коры. Коул и Шнайдер (Cole, Schneider, 2008) показали, что обработка информации под контролем сознания включает сеть областей коры, которые показаны выше. Они, как и следовало ожидать, разделяются на активацию лобной доли (спереди от центральной борозды) и зависящую от уровня кислорода в крови BOLD-активность (от англ. *blood-oxygenation-level-dependent*) в задней части теменной доли. Те же лобные и теменные зоны активны при сознательной, по сравнению с бессознательной, обработке стимулов. Эти области называются «общей сферой», потому что они функционируют в разных задачах, которые используют зрительные или слуховые стимулы, независимо от того, простыми или сложными являются стимулы или задачи. (*Источник:* Schneider, 2009.)

жизни требует автоматического выполнения повседневных дел, которые невидимы для нас.

Мозговые исследования практических навыков показали, что фМРТ-изображение радикально изменяется, когда навык не требует сознания. На рис. 8.17 показано сканированное изображение головного мозга одного человека до и после обучения выполнению прогнозируемой задачи поиска на слух до уровня автоматизма. На практике и в ходе обучения наблюдали, что сигнал фМРТ (на BOLD-контрасте, зависящем от уровня кислорода в крови) целой сети корковых областей опускается ниже порога обнаружения. Такие заметные снижения активности коры обычно наблюдаются при работе над часто выполняющимися предсказуемыми задачами.

Однако часть слуховой коры остается активной даже после того, как задачи, при которых происходит сканирование, становятся автоматическими, а именно — верхний задний гребень задней височной доли. Причина в том, что слу-

ховые входящие сигналы продолжают поступать для анализа. Однако локальное возбуждение коры, кажется, не распространяется широко, как, вероятно, при полностью осознаваемых событиях (см. рис. 8.17).

Изображение на рис. 8.17 вызывает несколько важных вопросов. Один из них о сети, находящейся под произвольным контролем, которую мы более детально обсуждаем в гл. 11 и 12. Как можно ожидать, некоторое количество областей коры, связанных с контролем, группируется вокруг полосы моторной коры, как раз впереди от центральной борозды. Они включают дорсолатеральную предлобную область (ДЛ-ПлК), часть островка (передний островок), добавочную премоторную кору (ПМК), дПМК (дорсальную премоторную кору) и нижнее лобное соединение (НЛС). Как раз над вершиной горы полушария мы видим активность премоторной коры (дорсальная часть) и переднего пояса (ППК). Легче думать о всех этих областях как о разных уровнях моторных карт, одних — очень специфичных для мышц, а других — на более высших уровнях, включая просто «побуждение двигаться». ДЛ-ПлК задействована в выполнении всех произвольных задач, требующих усилий. Заметьте также, что в «горорячем» полушарии эти области граничат с зоной Брока — областью коры, отвечающей за воспроизведение речи, которая находится близко к моторной коре рта и языка. Эти области лобной доли имеют сложные названия, но все подчиняются простому правилу, так как все они лобные и тесно вовлечены в контроль действий.

Обратите внимание, что эти лобные зоны используют обе поверхности каждого полушария: латеральную (внешнюю) и медиальную (внутреннюю). По существу они покрывают обе стороны того же холма. Так как кора в основном является одной огромной поверхностью, ее холмы и долины не так важны, как продолжающаяся поверхность сама по себе.

Наконец, мы отмечаем BOLD-активность позади этих лобных зон в ЗТК, (задней теменной коре). Эту область можно считать центром планирования действий, начиная с коры более примитивных приматов, до того, как лобная доля человека не выпятилась так далеко наружу, как сейчас. Так как в мозге содержится его собственная история, можно думать о человеческом мозге как об имеющем два центра контроля действий. Оба центра поставляют сигналы в полосу моторной коры, которая имеет связи с большей частью направлений с двигательными нейронами, идущими вниз по двигательным путям к спинному мозгу и черепно-мозговым нейронам для регуляции лица, головы и шеи. Так как обширное выпячивание вперед лобных долей — довольно позднее событие (на эволюционной временной шкале), мы используем как задний теменной, так и предлобный центры контроля. Задняя теменная кора вовлечена в планирование, создание мысленных образов и сенсомоторную интеграцию. Все эти функции участвуют в контролируемых (произвольных) процессах, предсказуемая задача становится менее сознательной (Coulthard *et al.*, 2008).

Перестал ли мозг вообще производить обработку поиска на слух в автоматически выполняемой задаче (предъявляемой с правой стороны (рис. 8.17))? Ясно, что нет. В то время как кора намного менее активна, автоматическая повседневная работа контролируется базальными ганглиями, мозжечком и рефлексорными цепями спинного мозга. Они все еще могут использовать чувствительные входящие сигналы, что обозначено активной слуховой корой, но такие

петли с интенсивным движением информации становятся практически полностью подкорковыми. Эти процессы почти бессознательны или намного менее сознательны с намного менее точным произвольным контролем и меньшей корковой активностью.

2.6. Скрытое обучение также требует сознания

Термин *скрытое обучение* может вводить в заблуждение. Оно не означает обучение без участия сознания. Более того, скрытое обучение включает осознанные входящие сигналы, что приводит к скрытым (бессознательным) выводам, которые выучиваются вместе с сознательными сторонами задачи.

Когда мы практикуемся в сложных сенсомоторных навыках, таких как спорт, танцы, печатание, чтение или игра на музыкальных инструментах, мы не осознаем все детали задачи. Скорее мы делаем только часть задачи осознанно и позволяем автоматическим сторонам бессознательно присоединяться. То, что ученые называют «явным», «случайным» или «декларативным» обучением, включает сознательное обучение, но в данном случае происходит не *исключительно* сознательное обучение. Сознательные и бессознательные процессы часто идут вместе. То, что формально называется «скрытое (бессознательное) обучение», часто идет как побочный эффект сознательных входящих сигналов. Сознательные события могут в целом направляться процессами обучения, даже для скрытого обучения.

Например, грамматика нашего первого языка изучается скрытно (бессознательно). Маленькие дети знакомятся с языком с потрясающей скоростью, но им нет никакой необходимости знать подробно, какие слова являются существительными, какие глаголами или наречиями. Дети обращают внимание на новые слова и предложения и, конечно, начинают их осознавать, когда сами говорят или слушают. Хорошие воспитатели постоянно обращают внимание детей на новые слова и новый опыт. Таким образом, сознание постоянно вовлекается в обучение языку, но закономерности грамматики, вероятно, изучаются *скрыто*, как побочный выигрыш обращения внимания и процесса осознания фактов.

2.7. Быстрые ритмы координируют задачи в состоянии бодрствования

Нативная ЭЭГ бодрствования часто называется «бета-» или «гамма-активностью», но фактически является сложной и переменчивой смесью множества периодических и непериодических сигналов. Нативную ЭЭГ можно представить как море с мелкими волнами. В науке возможность анализировать сложные волновые формы с большой скоростью появилась недавно, что связано с анализом Фурье и сходными подходами, осуществляемыми на мощных компьютерах. В итоге научные публикации в последнее время редко используют необработанную ЭЭГ. Это может привести к большой путанице, ведь мы по-прежнему продолжаем воспринимать ЭЭГ как чисто волновые формы. Если следовать самым последним тенденциям, то, говоря «бета» или «гамма», мы на самом деле говорим о *диапазоне* частот, составляющем приблизительно 13–25 Гц для бета, и 26–120 Гц для гамма. Не существует общепринятых границ между стандартными диапазонами частот, и возможно не следует вводить неизменные числа до того, пока мы не будем лучше понимать суть явления. В ходе новых исследований выявляются новые волновые диапазоны, играющие значительную роль в

головном мозге. Так, например, недавно обнаружено, что важны высокочастотные (до 1000 Гц) всплески, а волны с очень низкими частотами, (до 0,01 Гц), также присутствуют как при бодрствовании, так и во время сна. Помните, что ритмы головного мозга — это быстро меняющийся объект, так как новые факты появляются крайне быстро.

В ходе эволюции уже существующие биологические механизмы используются для выполнения новых функций. Древние части мозга, такие как гиппокамп — часть маленького мозга рептилий, — также обладают гамма- и тета- (4–7 Гц) волнами. Вполне вероятно, что неокортекс, мощно развившаяся «новая кора» млекопитающих, позаимствовала указанные древние ритмы, и им нашлось новое применение. Основные ритмы мозга повсеместно встречаются в царстве животных. Они отличаются высокой консервативностью среди разных видов, что позволяет предполагать их важную функцию.

Сейчас высокие уровни гамма-осцилляций показаны для сенсорной обработки, усиления внимания сенсорного входа, и для рабочей и долговременной памяти. В недавней работе продемонстрированы и высокая гамма-активность, и высокая степень гамма-синхронизации, одновременность в подъемах и спадах ритма в двух разных областях мозга на частотах 20–30 Гц. Синхронизация естественна и полезна для сигнальных функций в системе с осцилляциями, такой как мозг. В некоторых случаях полная синхронизация недостижима, и существует краткий интервал между пиком волны в одном месте (например, в гиппокампе) и другом (например, лобной доле). Для таких случаев лучше подходит термин *когерентность фаз*, что несколько похоже на синкопический музыкальный ритм. Это синхронизация со сдвигом по времени.

У отдельных нейронов время интеграции составляет порядка 10 мс, за этот период входные сигналы дендритов могут суммироваться для увеличения вероятности одиночного аксонального выходного спайка (см. гл. 3). В группе связанных между собой нейронов они могут усиливать уровень возбуждения друг друга между 30 и 100 Гц, подавая сигналы через синапсы в интервале до 10 мс. К примеру, если два возбуждающих нейрона передают друг другу сигналы на 50 Гц, то между ними может поддерживаться возбуждающая петля обратной связи, так как сходящиеся сигналы могут приходить в пределах критического 10-мс периода. Но уровни возбуждения нейронов ниже 30 Гц не всегда могут быть интегрированы нейронами-мишениями, так как отдельные спайки прибывают слишком поздно для суммирования эффектов. Поэтому считается, что группа нейронов, сигнализирующая в бета-гамма диапазонах, сильнее влияет на нежелющие нейроны, чем сигнализирующие при более низких частотах. Очевидно, что реальные нейрональные сети головного мозга устроены гораздо сложнее и содержат тормозные и возбуждающие компоненты. Тем не менее указанные исходные положения применимы к нейронам в целом; в поддержку их получена масса прямых эмпирических фактов.

Передача радиоволн обладает рядом общих черт с синхронностью осцилляций мозга. Обычно на мощных электромагнитных волнах, используемых при передаче радиосообщений, применяется либо модуляция частот (FM), либо модуляция амплитуды (AM). В любом случае базовая частота (число, указанное на шкале вашего радиоприемника) служит несущей для быстрых изменений по частоте или амплитуде, отражающих голосовой или музыкальный сигнал. В радиоприемнике электронная схема настроена на частоту радиостанции, она

может отфильтровывать добавленный модулирующий сигнал, доставляемый на волне-переносчике (несущей). В итоге вы слышите песню и никогда не слышите частоту носителя.

Описанные сходства не случайны, они отражают базовые принципы физики волн, что применимо и к ритмам головного мозга, и к электромагнитному излучению. Наличие FM- и AM-радио позволяет предположить как минимум два различных способа, которыми в мозге идет обработка информации ритмов. Но существует значительно больше кодирующих схем. Ритмы мозга могут работать как часы, в них могут использоваться одиночные толчки или из серии, как в азбуке Морзе. Разные нейроны могут передавать сигналы различными путями, возможно, используя разные молекулы и синапсы.

Телевидение — это пример *пространственно-временного* кодирования, в котором передаваемый сигнал сканирует каждую линию экрана от верха до самого низа. В мониторах компьютеров используют сходное пространственно-временное кодирование. Ритмы головного мозга также, по всей вероятности, координируют зрительно-топические карты, сомато-топические карты и двигательные карты. Как уже упоминалось, в головном мозге много топографических карт, представляющих собой сенсорные входные сигнальные пучки или нейро-мышечные карты на разных уровнях обобщения (см. гл. 5).

В эволюции ритмические свойства нейронов использованы на протяжении сотен миллионов лет. Поэтому не следует ожидать, что найдется только один нейрональный код. Сейчас мы знаем, что ритмы головного мозга широко распространены; знаем также об их связи с установленными функциями.

В конце концов, волны могут взаимодействовать друг с другом. Если поставить радиоприемник рядом с компьютером, то всякий раз при нажатии на клавиатуру можно слышать шум. Это объясняется тем, что каждая клавиша испускает электромагнитный сигнал, уходящий в окружающее пространство. Волновая интерференция — это фундаментальное явление в физике распространений волн. Интерференция может быть очень полезной в мозге, но может и нарушать обработку информации нейронами. Мы лишь начинаем разбираться в роли ритмов головного мозга, но вполне вероятно, что влияние, которое имеет волновая интерференция, окажется значительным.

2.8. Гамма-активность играет множество ролей

На рис. 8.18 приведен классический способ изучения гамма-активности при зрительном восприятии с применением прямой записи электрической активности коры головного мозга. Внутричерепная ЭЭГ отличается лучшим соотношением сигнал/шум по сравнению с поверхностной ЭЭГ, поскольку запись в первом случае ведется прямо от мозга. Обычно напряжения внутричерепной ЭЭГ даются в милливольтах; для поверхностной ЭЭГ — в микровольтах. На этом основании внутричерепная ЭЭГ обладает значительными преимуществами. Но ее большим недостатком оказывается необходимость в проведении инвазивной операции. В исследованиях на животных внутричерепные электроды используются часто, но внутричерепная ЭЭГ на людях строго ограничена пациентами, которым это необходимо по медицинским показаниям. У больных эпилепсией внутричерепную ЭЭГ проводят для определения областей мозга, где возникают припадки, и для локализации зон коры, нуждающихся в защите, чтобы не допустить нарушения важных функций, например речи и зрения. Пациенты во

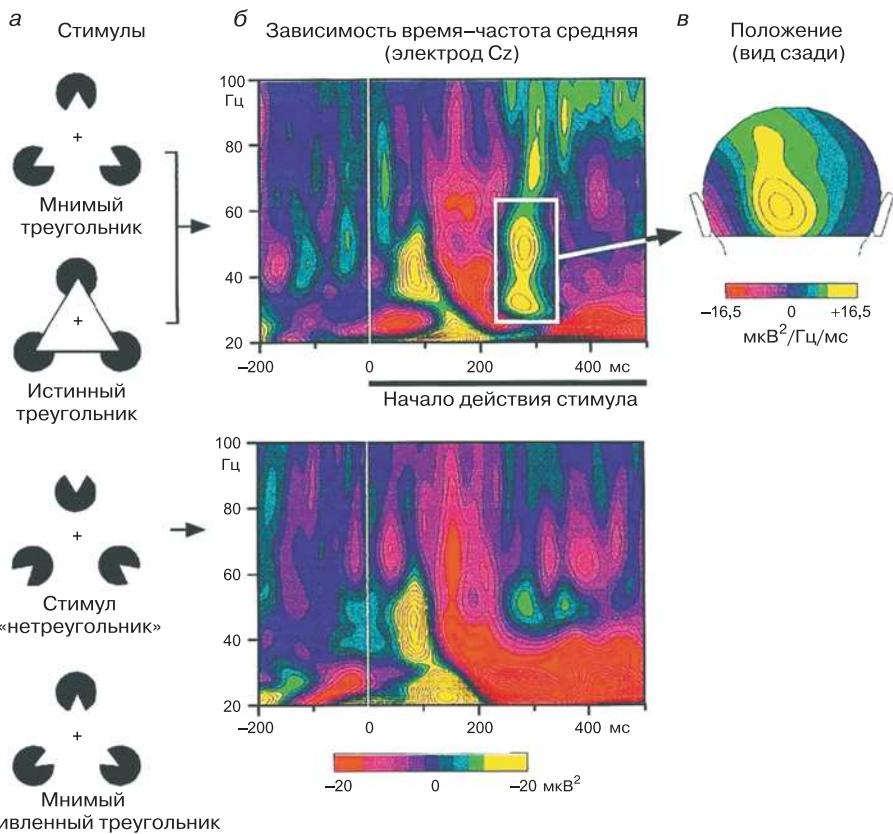


Рис. 8.18. Возникающие гамма-всплески отражают связывание/узнавание зрительных черт. В эксперименте, сделавшем прорыв в своей области, Таллон-Бодри и Бертран (Tallon-Baudry, Bertrand, 1999) показали гамма-активность (желтые подъемы) на внутричерепной ЭЭГ (при прямой записи мозга) у пациентов-эпилептиков, которых просяли указывать появление видимого треугольника. Были выявлены два скачка гамма-активности: первый при предъявлении стимула и второй, по которому можно отличать случаи узнавания треугольника и неузнавания его. Опознавание треугольника происходило как при предъявлении истинного треугольника, так и мнимого, но не происходило при предъявлении стимула «нетреугольник». Оба гамма-всплеска, по всей вероятности, вовлекают как сознательные, так и неосознаваемые аспекты зрительного процесса. На силуэте головы (**в**) показано распространение второго гамма-скакча по затылочной и частично по теменной коре. (Источник: Tallon-Baudry, Bertrand, 1999.)

время такой операции находятся в сознании, поэтому могут отвечать на вопросы, описывать свои ощущения. Кора сама по себе не имеет болевых рецепторов, и местной анестезии в месте надреза оказывается достаточно, чтобы не испытывать дискомфорт. Таким образом, пациент находится в сознании, как обычно, несмотря на то что происходит непрерывная запись активности его мозга и ведется стимуляция непосредственно через кору (Crone, 2006; Canolty, 2006).

Исследователи Таллон-Бодри и Берtrand (Tallon-Baudry, Bertrand, 1999) про-сили пациентов, находящихся в сознании, с имплантированными в мозг электродами для внутричерепной ЭЭГ, рассказывать о видимом треугольнике. Сначала показывали только истинные треугольники, что вызывало два больших всплеска активности в гамма-диапазоне (рис. 8.18, желтые). На верхнем графике рисунка в части (б) видно, что два желтых гамма-подъема происходят сразу после предъявления стимула (время $t = 0$). Первый из гамма-всплесков, между 50 и 150 мс, отражает восприятие зрительного сигнала. Второй гамма-всплеск наступает через 250–300 мс после стимула и отмечается в случае как истинного, так и мнимого треугольника, но не отмечается в случае контрольного стимула, не похожего на треугольник. Мнимый треугольник Каниша (рис. 8.18 (а)) лишен сторон и имеет лишь три белых острых клина на фоне трех темных дисков. Но испытуемые воспринимают такой треугольник как истинный. Таким образом, второй гамма-всплеск указывает на *воспринимаемый* треугольник. Он не развивается в случае предъявления мнимого треугольника (нижний график). Момент распознавания треугольника можно считать согласованием между зрительным входным сигналом и памятью. Зрительная кора при этом восклицает: «Вот и он!» в ответ на видимый треугольник.

Как представлено на рис. 8.18 (в) вверху, второй гамма-всплеск расположен над областью первичной зрительной коры испытуемого. Поскольку зрительные зоны обладают двусторонними связями, вполне вероятно, что зрительные зоны более высокого уровня также могут осциллировать синхронно с затылочной корой (область V1). Ниже мы увидим, что одна из предполагаемых функций гамма-активности — синхронизация зрительных карт.

В серии исследований с применением внутричерепной ЭЭГ, проведенных в последнее десятилетие, выявлено, что гамма-подъемы (а также подъемы на других частотах) отмечаются в тесной связи с когнитивными задачами. Они являются неотъемлемым компонентом механизма передачи сигналов, лежащих в основе обработки информации нейронами. И поскольку именно это обсуждалось в последнее время, новые факты (вместе с выявленными данными по ЭЭГ и магнитоэнцефалограммам) имеют важное значение. Заметим, что измерение быстрых осцилляций с помощью функциональной МРТ представляется большой трудностью, так как сопровождается пятисекундным повышением BOLD-ответа. При этом метод функциональной МРТ обладает своими выдающимися достоинствами и приобрели важность исследования, объединяющие фМРТ с электромагнитными сигналами от мозга.

На рис. 8.19 представлено, как указанные открытия связаны со слухом. В левой части приведены результаты пассивного слушания, т. е. появление гамма-активности (примерно через 200 мс после начала действия стимула). На правой части рисунка видно, что длительность и частота гамма-активности больше и шире распространены при «активном слушании», т. е. когда требуется повышенное внимание в процессе прослушивания. К сегодняшнему дню накоплено много фактов, подтверждающих, что активное исполнительное внимание ведет к увеличению гамма-активности (см. далее). Также существует большое количество физиологических данных, свидетельствующих, что активное слушание улучшает обработку стимула и обучение.

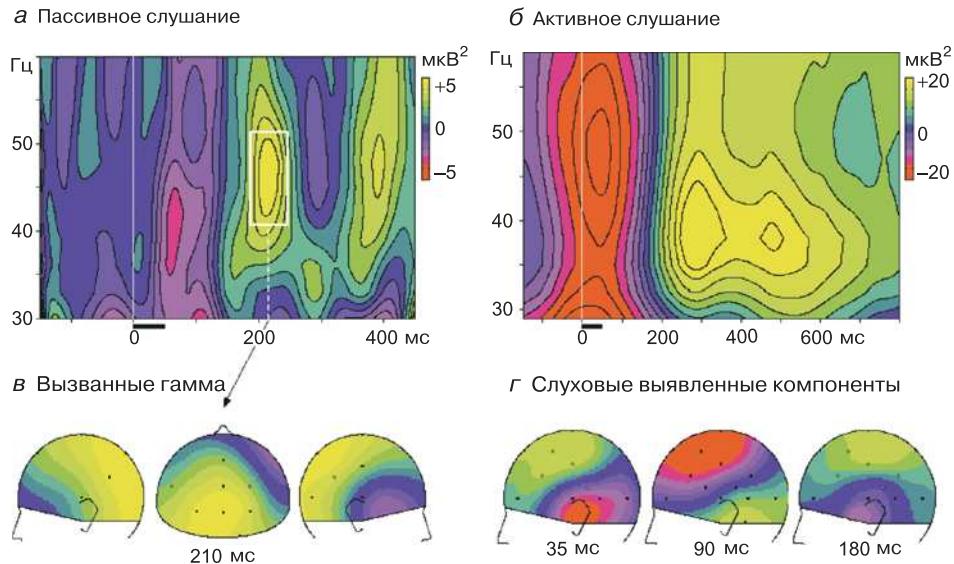


Рис. 8.19. Гамма-активность, возникающая в процессе слушания. Слуховое восприятие сопровождается крупными всплесками гамма-диапазона на внутричерепной ЭЭГ (**а**), которые значительно больше при «активном слушании» (**б**). Предполагается, что при таком состоянии к сознаваемому слуховому стимулу добавляется исполнительное внимание. Термином «вызванные гамма» (**в**) обозначают эндогенную активность мозга, выявляющуюся через 210 мс после начала действия стимула. Она может отражать активность повторных входов между многочисленными уровнями анализа (такими как акустика, фонемы речи, слоги, и морфемы (части слов) и слова). (Источник: Tallon-Baudry, Bertrand, 1999.)

Следует отметить, что описанные внутричерепные ЭЭГ-исследования опубликованы в последние десять лет. Их можно рассматривать как значительный шаг вперед в нашем понимании высокочастотных событий головного мозга. Если исследования на животных с имплантированными электродами проводились в течение многих лет, то такие работы на людях послужили подтверждением полученных данных и их расширением применительно к познавательной способности человека. Внутричерепная ЭЭГ с имплантированными электродами обладает гораздо лучшей пространственной чувствительностью по сравнению с поверхностной ЭЭГ, а также более высокой чувствительностью и отношением сигнал/шум. К тому же можно записать более широкий диапазон частот. Такие данные, вместе с данными, получаемыми с помощью неинвазивных методов регистрации мозга, оказывают очень большое влияние на наше представление о роли головного мозга в когнитивных способностях человека.

2.9. Синхронизация гамма-волн может соединять визуальные черты в осознаваемые образы

До сих пор мы разбирали два рода фактов относительно гамма-ритма в познавательных способностях: амплитуду и синхронность гамма-ритма. Амплитуда — это громкость рок-группы, синхронность — это степень того, насколько

каждый попадает в ритм. Вполне вероятно, что обе характеристики взаимосвязаны. Однако путем записи с высоким временным разрешением можно отделить гамма-синхронность от амплитуды гамма-ритма.

Одна из возможных ролей гамма-синхронности состоит в «связывании» или интеграции отдельных признаков стимула в значимые объекты (см. рис. 8.12 и 8.13). Разные зрительные области представляют разные черты, и в некоторой точке мозг должен объединять их в единый образ. Также эта точка может быть местом, где зрительная информация становится осознаваемой.

Область распознавания объектов в мозге макаки, как было показано, дифференцирует между бессознательным и сознательным зрительными входами. Когда мы видим лицо, то многие карты зрительных черт в мозге отвечают гамма-активностью (рис. 8.20). Осознаваемые образы сочетают в себе многие черты; в норме в зрительной сцене мы не видим плывущих точек света или цветовых точек, или же контрастных граней. Вместо них возникают четкие и осознаваемые зрительные образы.

На рис. 8.20 непосредственно не видно синхронности, можно только наблюдать амплитуду в гамма-диапазоне. Один из первых экспериментов, где была продемонстрирована гамма-синхронность между зонами головного мозга при сознательном видении, был опубликован исследователями Энгелем и Зингером (Engel, Singer) (рис. 8.21).

Энгел и Зингер изучали на кошках бинокулярную конкуренцию (см. гл. 6) как классическую парадигму, которая позволяет нам сравнить обработку сознательного и бессознательного стимулов в зрительных зонах мозга при идентичном физическом входе в оба глаза. Эти ученые регистрировали активность прямо от глазных доминантных колонок в зрительной коре, где шло разграничение между входами через правый и левый глаза. В опыте кошкам проводили операцию, в результате которой их поля зрения не перекрывались, такое состояние называется косоглазием (страбизм, гетеротропия) или амблиопическим глазом, если оно развивается естественным образом. Страбизм ведет к одностороннему окулярному доминированию в зрительной коре, определяя, какой глаз будет доминировать, т. е. какой глаз будет «сознательным». Тогда при условии, что конкурирующий стимул становится осознаваемым в правом глазу, а не в левом, доминантное поле коры можно записать отдельно по каждому глазу.

Энгел и Зингер (Engel, Singer, 2001) перед каждым глазом кошки размещали решетки, двигающиеся в противоположных направлениях, что давало разновидность бинокулярной конкуренции, при которой не возможно объединение в единый сознательный зрительный образ. Результаты эксперимента приведены на рис. 8.21. Заметим, что гамма-синхронизация в коре — только по «сознательному» глазу, а для недоминантного (неосознавшего) глаза никакой синхронизации не отмечено.

По совпадению стимулов на реакцию с однозначной двигающейся решеткой кошку как бы спрашивали, что она видит. Можно представить, что экспериментатор задавал вопрос: «Видишь эту или ту решетку?». Кошка могла в такой форме дать «произвольный отчет» по осознаваемому стимулу. Подобные опыты были всесторонне проведены на макаках, и были получены сравнимые результаты.

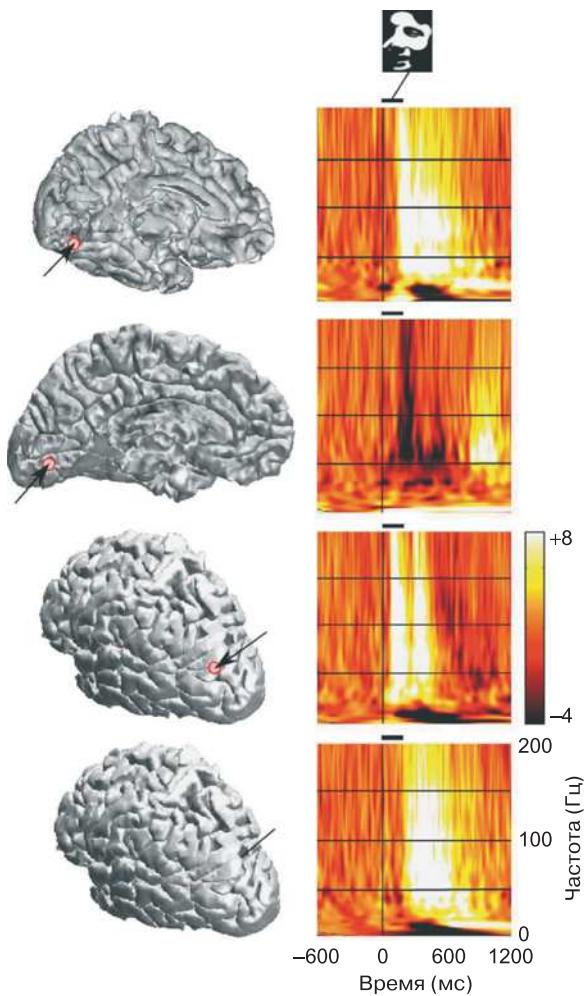


Рис. 8.20. В восприятии лица задействована гамма-активность на многих зрительных картах. Лаше с сотрудниками (Lachaux *et al.*, 2005) использовал иЭГ для записи во время восприятия лиц непосредственно с четырех разных зрительно-топических областей в коре мозга человека. Стимулом служило упрощенное черно-белое изображение (*вверху*), при этом требуется некоторое время, чтобы разглядеть в нем лицо человека. В трех из четырех областей наблюдали быстрый интенсивный всплеск гамма-волн, начиная менее, чем через 100 мс после предъявления стимула (с верхушки, веретенообразной извилины, области V1, латеральной затылочной извилины [ПБ19] и левой межтеменной борозды). В четвертой же области, зоне V1, выявлялось снижение в гамма-активности на период около 700 мс (темная зона), потом следовал высокий ее подъем. По заключению авторов, ответ гамма-диапазона может различаться по разным зонам мозга. Такие различия могут быть обусловлены избирательным подавлением в разных зрительно-топических картах. Полагают, что ингибирующие нейроны постоянно модулируют общую активность возбуждающих пирамидных нейронов коры. Поздний гамма-всплеск в V1 может отражать нисходящую активацию от зоны распознавания лиц (веретенообразная извилина). (Источник: Lachaux *et al.*, 2005.)

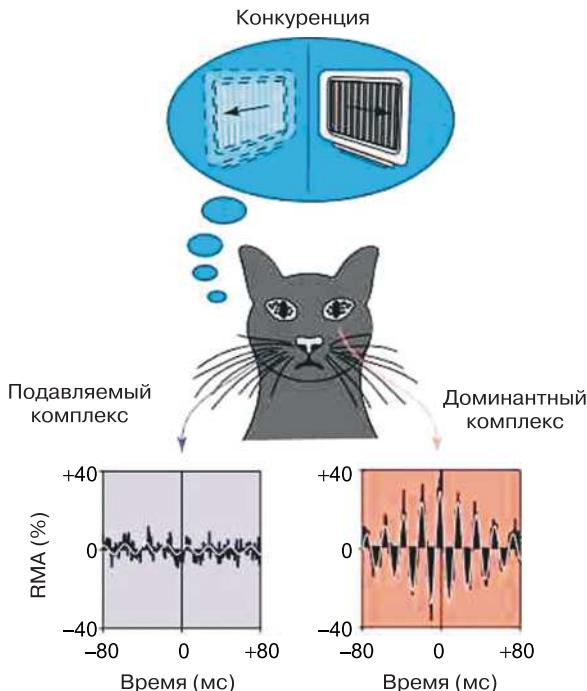


Рис. 8.21. Объединение черт в сознании путем гамма-синхронности. Необходимо ли объединение черт для осознанного восприятия объекта? Многие ученые приводили аргументы, поддерживающие это положение. Энгел и Зингер (Engel, Singer) опубликовали классический эксперимент, в котором «доминантный комплекс» нейронов удалось отдельно связать с левым или правым глазом. Наблюдали непосредственно за левой или правой зрительной доминантной колонкой в коре кошки, применяя бинокулярную конкуренцию. Решетки смещались в противоположных направлениях в двух полях зрения, что давало два конкурирующих входа, которые неслись в единое когерентное восприятие. Гамма-активность синхронизировалась только в доминантном поле зрения, для определения которого кошку обучали по однозначному стимулу, на основании чего шел осознаваемый сигнал. RMA — относительная амплитуда модуляции. (Источник: Engel, Singer, 2001.)

Следует отметить, что пик активности на рис. 8.21 происходит с четкой синхронностью при времени $t = 0$ в доминантном комплексе популяций нейронов. Менее выраженный пик отмечается для $t = \pm 20$ мс и в интервалы, кратные 20 мс. Такие пики уменьшаются по мере того, как зрительно-топические нейрональные карты уходят от полной синхронности. Однако даже самые небольшие пики происходят с интервалом в 20 мс, что указывает на гамма-синхронизацию при 50 Гц и составляет один цикл на каждые 20 мс. В отличие от доминантного комплекса нейронов подавляемый комплекс не демонстрирует никакой синхронизации или демонстрируют в очень незначительной ее степени. Это также проявлялось по тому, как кошка не могла указанный стимул соотнести со стимулом-образцом, как бы отвечая, что «ничего не видно» по недоминантному глазу.

Тип экспериментов Энгела и Зингера стал значительным историческим прорывом в нашем понимании сознательного видения у других млекопитающих. Аналогичные эксперименты также выполнены и на людях (см. гл. 6).

Сходные результаты по выявлению роли ритмов мозга в сознательном видении получены с помощью совсем иного метода. На рис. 8.22 приведены данные, полученные с помощью транскраниальной электрической стимуляции мозга, а точнее методики с использованием поля переменного тока. График — это традиционная психофизическая кривая, результат связи физического стимула и субъективного опыта. В данном случае результатом сознательного опыта были «фосфены», зрительные «вспышки», получать которые можно прямой стимуляцией мозга. Впервые фосфены продемонстрированы у человека нейрохирургом-новатором Вилдером Пенфилдом (Wilder Penfield) и его сотрудниками около 50 лет назад при предоперационных исследованиях трудноизлечимых пациентов с эпилепсией (Penfield and Roberts, 1959). Но до недавнего времени условия надежного получения фосфенов были недостаточно хорошо понятны. Фосфены — это результат субъективного опыта (в отличие от иных видов прямой стимуляции зрительной коры), поэтому они четко говорят нам о зрительном осознании.

В исследовании, недавно проведенном Канаи с сотрудниками (Kanai *et al.*, 2008; рис. 8.22), установлено, что фосфены точно возникают при переменном токе в бета-диапазоне (около 20 Гц, что иногда называют нижним гамма-диапазоном). Такое открытие тоже носит исторический характер. Психофизическая функция, описанная Канаи с сотрудниками, позволила выявить, насколько регулярными теперь должны быть такие явления. Это важно, так как долго

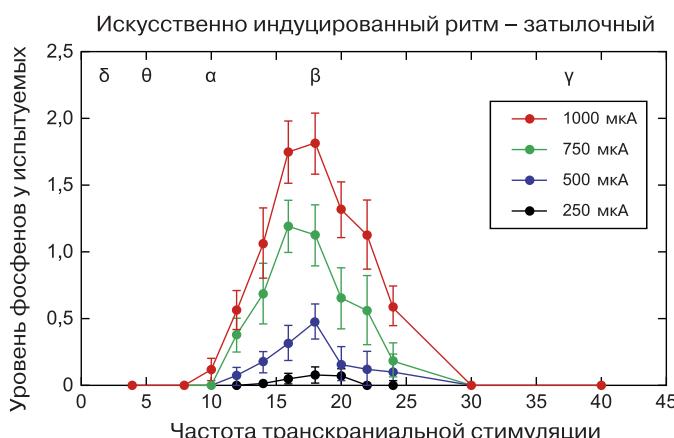


Рис. 8.22. Транскраниальная стимуляция приводит к возникновению сознательных «вспышек». Сознаваемые фосфены (визуальные вспышки) возникают при транскраниальной стимуляции переменным током затылочной доли. Исследователь Канаи с сотрудниками с помощью транскраниальной стимуляции переменным током описал спектр частот от 3 до 30 Гц и использовал эти тонкие психофизические кривые, относительно частот транскраниальной стимуляции переменным током, для связи с субъективными зрительными ощущениями. Пик таких кривых лежит чуть ниже 20 Гц в бета-диапазоне, поэтому можно предположить, что внутренние ритмы были вызваны электрическим полем. (Источник: Kanai *et al.*, 2008.)

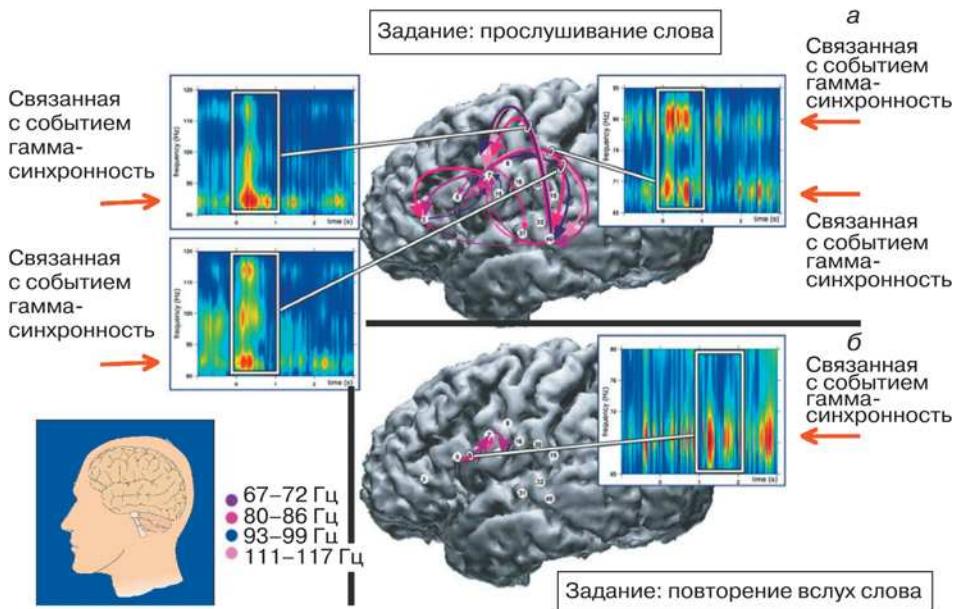


Рис. 8.23. Множественные синхронные гамма-вспышки при проговаривании слов и их слушании. Крон и коллеги изучали находящихся в сознании пациентов-эпилептиков с имплантированными краинально электродами. На основании полученных данных можно заключить, что в мозге возникают синхронные гамма-всплески между разными областями, задействованными в слушании, восприятии речи и в образовании речи. Каждая стадия задания с повторением слов, видимо, вызывает отдельный синхронный гамма-всплеск в слегка разных районах левого полушария одного пациента. Гамма-синхронность наблюдали в четырех частях высокой гамма-области, от 67 до 117 Гц (розовые, голубые и фиолетовые стрелки). Красные горизонтальные стрелки указывают на гамма-синхронность, отмеченную в особых районах диапазона частот. На графиках красным цветом обозначена самая высокая амплитуда, желтым и светло-синим — более низкие. По вертикальным осям графиков — частота, по горизонтальным — интервал до и после стимула в сотнях миллисекунд. (Источник: Crone *et al.*, 2006.)

считалось, что фосфены сложно получить много раз подряд. Выраженный пик, следующий сразу за 20 Гц, также привлекает внимание, указывая: сознательные зрительные события требуют ритмических событий в мозге, что следует ожидать из вышеописанных опытов с внутричерепной ЭЭГ-регистрацией. Отметим, что субъективные уровни пиков возрастают предсказуемым образом по мере увеличения уровня стимулирующего тока (в микроамперах).

Из приведенных выше фактов следует, что гамма-синхронизация является одним из компонентов обычных когнитивных задач, но как гамма-синхронизация «выполняет» сложную комплексную задачу? Ведь восприятие слова или лица требует большой обработки. Она осуществляется очень быстро, для чего за каждым компонентом задачи должен быстро начинаться следующий компо-

нент. По независимым фактам можно предположить, к примеру, что исключительно сенсорный аспект восприятия может происходить до анализа значения, по крайней мере, при восприятии языка. Нижеописанные эксперименты показывают, как успешные всплески гамма-синхронизации приводят к выполнению разных стадий одной когнитивной задачи.

И снова четкие факты были получены в исследованиях, проведенных на находящихся в сознании пациентах-эпилептиках, с помощью внутричерепной ЭЭГ, проводимой для локализации очага эпилепсии и определения тех областей мозга, повреждение которых при операции приведет к нарушению важных функций, таких как зрение, слух и речь. В работах Крона и коллег (Crone *et al.*, 2006) показано, что гамма-синхронизация между локальными областями левого полушария часто *временна*, что указывает на краткий период координации между двумя частями мозга. На рис. 8.23 представлена гамма-синхронизация, обусловленная событиями, у пациента с сетью электродов над левым полушарием при запуске ритмов мозга в простом задании называния. Пациенту давали серию слов, просили их запомнить и затем повторить по очереди. При этом слуховой вход и ответ с называнием можно разделить во времени. Фиолетовым цветом на данном рисунке показаны различные волны в высоком гамма-диапазоне (67–117 Гц) в разных областях левого полушария. При прослушивании каждого слова запускались несколько синхронных гамма-всплесков по слуховой коре и области восприятия речи в коре (зоне Вернике). При произнесении того же слова отмечалась гамма-синхронизация по полю Брока, как и следовало ожидать. Обратите внимание, что локальные кортикальные пятна в левом полушарии отражают синхронные всплески в сложных сериях, что показано фиолетовыми, розовыми и голубыми стрелками.

Пока что мы наблюдали локальную гамма-синхронизацию в ограниченных областях коры. Как будет описано далее, существует и гамма-синхронизация больших расстояний, по удаленным зонам коры, которые должны совместно работать при выполнении определенных задач.

2.10. Тета-ритмы играют множество ролей

Гамма-ритмы не являются единственными важными осцилляциями в головном мозге; исключительно по историческим причинам в гамма включен широкий набор осцилляций примерно от 30 до 120 Гц, иногда и выше. Так сложилось в связи с тем, что быстрые осцилляции было сложнее записать сразу, частично из-за того, что лучше они видны при имплантированных электродах. Однако очевидно, что более медленные ритмы играют фундаментальную роль. Тета-ритм — это разновидность самых медленных осцилляций при нормальном состоянии бодрствования, с циклом от 4 до 7 Гц, непосредственно над дельта-ритмом, доминирующим при медленноволновом сне. Совсем недавно открыты медленные осцилляции, которые могут достигать 0,01 Гц (рис. 8.24).

Вероятно, тета «переносят» гамма-осцилляции почти так же, как радиочастоты АМ переносят голосовой сигнал. Полагают, что тета играют ключевую роль в эпизодической памяти и в активностях лобной доли. Тета являются одними из основных частот-переносчиков в гиппокампе, наблюдавшихся как при помещении событий в эпизодическую память, так и при их извлечении. Считается, что тета нужны для кодирования и декодирования в неокортексе процессов обучения из гиппокампа, особенно в лобных долях. На ЭЭГ с поверхности это можно

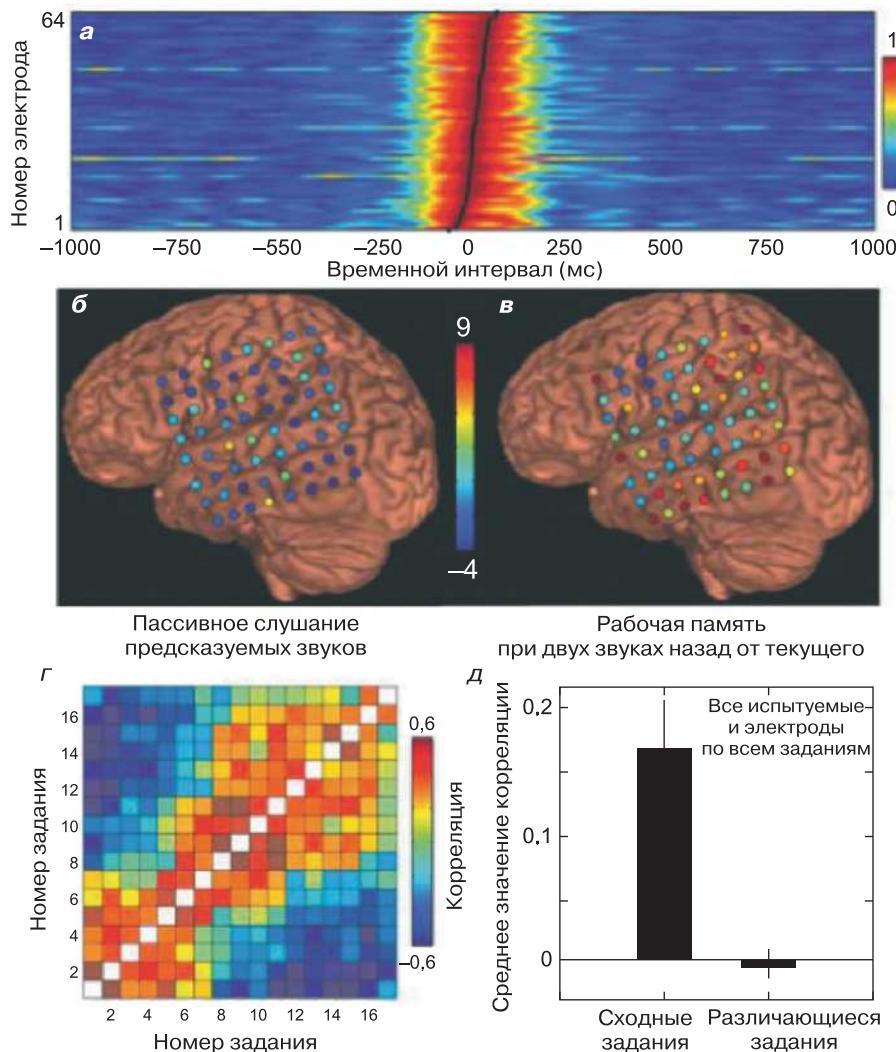


Рис. 8.24. Уплотнение тета-гамма по 16 разным заданиям. Синхронизация тета-гамма по 16 разным заданиям, с применением внутричерепной ЭЭГ. (а) Индекс синхронизации ($t = 0$ указывает на точную синхронизацию, корреляция уменьшается по мере отклонения во времени в каждом направлении). На левых полушариях для испытуемого показаны цветными точками положения электродов соответственно цветной линейке в центре на (б) и на (в). Обратите внимание, что пассивное слушание предсказуемых тонов сопровождается тета-гамма-синхронизацией (г). Но, как показано на (в), сложное для рабочей памяти задание с называнием объектов, отстоящих на два назад от текущего, отличается большим числом желтого и красного цветов, что указывает на более выраженную синхронизацию в более трудном задании. (г) Показаны 16 заданий; наиболее высоки корреляции (красный цвет) для квадратов ближе к диагонали, наиболее сходных друг с другом. На (д) отражены низкие, но при этом значимые корреляции в синхронизации между сходными заданиями, по сравнению с неподобными заданиями. (Источник: Canolty *et al.*, 2006.)

наблюдать вдоль средней линии головы, при вызывании событий из эпизодической памяти и во время исполнительных заданий, вовлекающих как латеральные, так и медиальные лобные доли.

Существует много способов взаимодействия волн головного мозга: как и волны на воде, они могут суммироваться, или сглаживать друг друга. Возможна также модуляция частот волн, вызывающая ускорение или замедление. Более того, есть описания модуляции фазы, так что степень синхронизации между двумя источниками гамма-волн может изменяться с целью передачи определенного сигнала. Именно модуляция фаз предложена для описания механизма кодирования в пространственной памяти гиппокампа для крыс.

Нет оснований считать, что мозг обладает только одним или двумя типами кодов. Природа нейронального кодирования — это сейчас один из «горячих» научных вопросов, на который пока нет ответа.

Мы показали, что тета-осцилляции могут группировать гамма, и в определенных условиях альфа также могут группировать гамма-активность. Стериэйд (Steriade, 2006) выдвинул предположение о том, что медленные осцилляции могут в большинстве случаев работать для группирования более быстрых. Даже недавно открытые «медленные осцилляции» в пределах от 0,1 до дельта-диапазона могут служить основой для группирования тета, альфа, бета и гамма.

2.11. Альфа-ритмы

В 1929 г. немецкий психиатр Ганс Бергер (Berger) впервые получил ЭЭГ человека, поместив электрод на голову своего сына в районе затылочной коры. Ключом к открытию Бергера послужил новый мощный усилитель, способный усиливать маленькие электрические напряжения с поверхности головы и переводить их в видимые отклонения следа чернильного пера, оставляемые на движущейся бумажной ленте. Бергер попросил сына открыть, а затем закрыть глаза; так он обнаружил, что при закрытых глазах появляется маленькая синусоидальная волна. Бергер назвал ее *альфа-волной* (рис. 8.25). (Названия *альфа*, *бета*, *гамма* и прочие отражают лишь исторический ход их открытий.) Традиционно альфа-волну определяют как осцилляции от 8 до 12 Гц. Было обнаружено, что размер альфа-волн увеличивается при внутренних заданиях, например при устном подсчете и рабочей памяти. Согласно недавно выдвинутой теории, альфа-волны отражают избирательное подавление не связанных с заданием зон и активностей в мозге (Palva, Palva, 2007).

На сегодняшний день ясно, что открытие Бергера явилось историческим для области изучения мозга и медицины. Но еще несколько десятилетий назад поверхностную ЭЭГ с трудом удавалось анализировать. Даже сейчас выполнение ЭЭГ с кожи головы представляет практические затруднения. К примеру, мы все еще не располагаем надежным способом для определения источников поверхностных потенциалов. Этую проблему тем не менее можно решить другими методами, включая внутричерепную ЭЭГ, МЭГ, позитронную эмиссионную томографию, и функциональный ЯМР. Есть много важных практических применений поверхностной ЭЭГ в медицине. Она безоговорочно является самым простым и доступным по стоимости способом записи деятельности головного мозга, и продолжается оставаться таковым. Постоянно проводятся новые исследования для повышения ее точности.

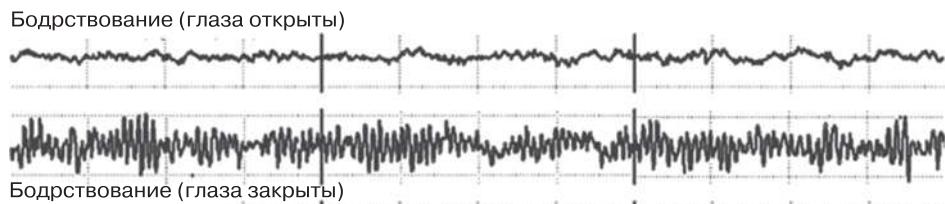


Рис. 8.25. Альфа-волны при открытых и закрытых глазах. Нативная ЭЭГ от затылочной коры, показывающая нерегулярную активность при бодрствовании с открытыми глазами (верхняя запись) и спонтанные альфа-волны при закрытых глазах (нижняя запись). Много исследований проведено с тех пор, как в 1929 г. Бергер открыл это явление, но по-прежнему альфа-волны остаются в некоторой степени загадкой. Один из основных вопросов: что происходит с нерегулярной ЭЭГ бодрствования, когда глаза закрыты и на смену заступает альфа-«праздность». Альфа-волны затем, по-видимому, активно подавляются. В свою очередь, ЭЭГ бодрствования подавляется с появлением альфа-волны на необработанной, не подвергнутой анализу ЭЭГ. (*Источник:* Tononi in Laurens and Tononi, 2009.)

Головной мозг «полон» пересекающихся электромагнитных волн. Самая примечательная особенность волн Бергера, полученных при закрытых глазах, — это их удивительная простота. Видимые альфа-волны отчетливо ритмичны, легко наблюдаются и связаны с когнитивными событиями. Традиционное объяснение данному факту основано на том, что мозг работает «на холостом ходу».

Следующее открытие Бергера получило название «альфа-блокирование». У субъектов, у которых образуются альфа-волны, прерывают процесс открывания глаз или активный мыслительный процесс или представление чего-либо. Вместо синусообразных ритмичных волн на ЭЭГ затылочной зоны коры выявляются нерегулярные быстрые волны с низким напряжением (см. рис. 8.4). Такие быстрые волны были названы *бета-* (13–30 Гц) и *гамма-волны* (30 Гц и выше). Сигнал *бета-гамма* — это удобный признак активности сознания при бодрствовании, стандартно используемый в медицине при постановке диагноза. Следует иметь в виду, что видимые на ЭЭГ волны — это лишь волны на поверхности озера осцилляций. В основе нерегулярной ЭЭГ, получаемой с кожи головы, лежат, как известно, синхронизированные ритмы. Их можно выявить путем математического анализа и посредством записи через электроды, погруженные глубоко в мозг. Поэтому можно считать, что существует две разновидности сигналов ЭЭГ: альфа-волны, отражающие, как иногда полагают, «холостой ход мышления», и активный мыслительный процесс, при котором выявляется сложная, быстрая и нерегулярная активность мозга. Если учесть сложную организацию головного мозга, то такие ранние наблюдения оказались удивительно простыми и очень долго принимались во внимание.

Синусоидальные волны встречаются очень часто; их можно наблюдать в случае, если любой вращающийся источник испускает сигнал в течение некоторого времени. Если прикрепить маленький фонарик на обод велосипедного колеса и поехать ночью на этом велосипеде по прямой, то в итоге луч фонаря прочертит синусную волну. Математик Жозеф Фурье (1768–1830) доказал, что

любую сложную волну можно представить как набор синусных волн в результате процесса, получившего название анализ Фурье. Сейчас ЭЭГ обычно проводят через высокоскоростной Фурье-анализ, в итоге мы можем видеть синусообразные волновые компоненты в сложной активности головного мозга. На практике мы часто группируем компоненты волн в диапазоны по установленным интервалам: от 4 до 7 Гц — для тета, от 8 до 12 Гц для альфа, и так далее. Однако необходимо учитывать, что природные факты могут не согласовываться с нашими установленными границами. К примеру, разные подгруппы гамма-волн, видимо, выполняют различные задачи.

Согласно недавно проведенным исследованиям, альфа-волны выявляются при возникновении образов и других формах умственной деятельности (рис. 8.26). Подобно другим медленным ритмам, альфа-волны способны группировать более быстрые. На внутричерепных записях ЭЭГ обнаруживается как альфа-синхронизация, так и альфа-десинхронизация. (Десинхронизация напоминает «альфа-блокирование», которое наблюдал Бергер.)

Мы только начинаем понимать систему нейронного кодирования в головном мозге. Важно осознавать, что и синхронизация, и ее отсутствие несут в себе информацию, подобно тому как наличие и отсутствие света представляет собой зрительную информацию — образы тени так же необходимы, как и образы света. В сигнальных кодах использованы и сигналы, и их отсутствие, как в азбуке Морзе.

По предположению ученых Палва и Палва (Palva, Palva, 2007), пересекающиеся по частотам синхронизация фаз между альфа-, бета- и гамма-осцилляциями «координирует выбор и поддержание нейрональных представлений объекта в рабочей памяти, восприятия и осознания». В некоторых опытных условиях удается наблюдать и альфа-синхронизацию, и десинхронизацию.

На рис. 8.26 явно демонстрируется участие альфа-волн при удержании объектов в рабочей памяти. Как уже указывалось выше, есть вероятность, что такое

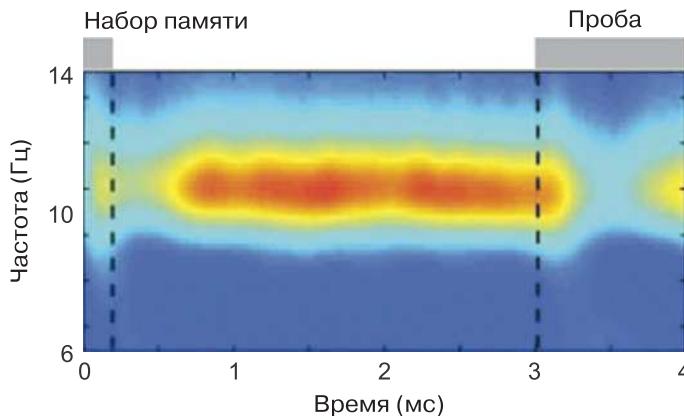


Рис. 8.26. Альфа-волны могут группировать гамма-осцилляции в рабочей памяти. В непосредственном упражнении для памяти выявлен мощный всплеск альфа-активности (горизонтальные красная и желтая линии) в течение 3 с, пока испытуемые удерживали в памяти некоторое число. Отметим, что наиболее выраженная активность постоянно сконцентрирована при частоте около 12 Гц. (Источник: Palva, Palva, 2007.)

увеличение альфа-активности многократно переплетается с другими типами волн. Но на основании фактов можно предположить, что альфа-волны играют функциональную роль в познавательной способности человека, а не являются просто «ритмом холостого хода», как считали до недавнего времени многие исследователи.

3.0. Внимание улучшает восприятие, познавательную способность и обучение

С точки зрения здравого смысла, понятия *внимание* и *осознание* различаются между собой. Под *вниманием* подразумевают способность направить когнитивные ресурсы на определенное событие. К примеру, если вам не удается вспомнить термин из этой книги, то вы можете попробовать отбросить все остальные мысли и «уделить больше внимания» попытке вспомнить нужное слово. Понятие *внимание* имеет «указывающий» или же «направляющий» оттенок смысла. *Осознание* же в повседневной речи характеризует опыт — прочтения этой фразы, к примеру, или обдумывания, прочувствования и представления, которые могут возникнуть после прочтения *этих слов*. Избирательное внимание дает возможность выбора между вероятными событиями. Осознание можно представлять как переживание/опыт одного события *после того*, как был сделан выбор именно его.

Часто мы сами решаем, на что направить наше сознание: продолжить чтение этой книги или включить телевизор, или прекратить думать о друге и т. д. Существует и автоматический выбор направления внимания, если стимулы интенсивные, динамичные или они биологически или личностно важные (Hahn *et al.*, 2006). Мы непрерывно сканируем мир даже без явного намерения и часто выбираем значимые события автоматически.

Как большинство млекопитающих, обезьяны могут быть агрессивными драчунами. При столкновении с представляющей угрозу змеей или с соперником сначала они посылают предупредительные сигналы, используя гримасу угрозы, крики и соответствующее поведение. На рис. 8.27 приведена гримаса оскала макаки. У макак и у людей выявлена повышенная ответная реакция нейронов зрительной оценки лица на несущие угрозу гримасы, так как биологически они крайне важны. По этой причине вполне вероятно, что такие гримасы/выражения угрозы обрабатываются «снизу вверх», как и тревожные звонки. Такой важный стимул прерывает поток других опытов.

Молодые млекопитающие могут отличить притворную агрессию от истинной. Игровая агрессия — это часть игровых потасовок/драк, что нередко нравится молодым особям. Лин и соавторы (Lin *et al.*, 2009) выявили, что внимание к выражениям угрозы возникает несознательно, при этом *исход* такого процесса обычно сознательный.

3.1. Фланговая задача Познера

Познер с сотрудниками разработали простой тест на зрительное внимание, получивший название фланговая задача. В нем испытуемого просят обратить внимание на стимул в обозначенном месте справа или слева от точки фиксации взгляда (помеченной точкой или плюсом). У людей очень ограничена зона сетчатки (желтое пятно), через которую мы фиксируем маленькую часть зритель-

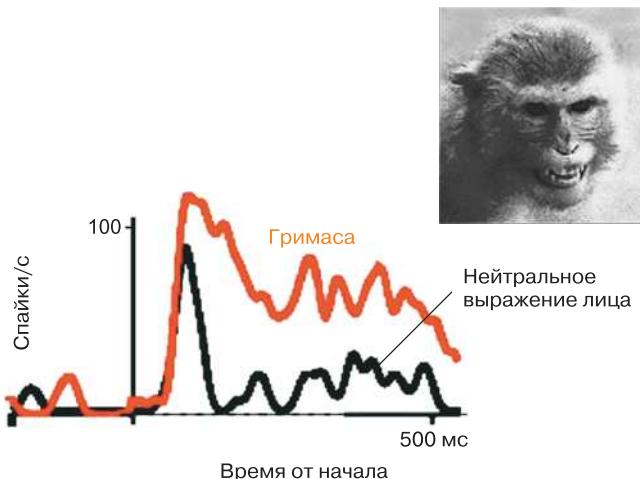


Рис. 8.27. Внимание снизу-вверх (восходящее). Гримаса угрозы макаки. Нейроны зрительной оценки лица возбуждаются быстрее, когда макаки видят гримасу угрозы, как на фотографии, по сравнению с нейтральным выражением. Выражающая угрозу гримаса является биологически важным сигналом. На графике приведены спайки в секунду нейрона, расположенного в зоне зрительной оценки лица в веретенообразной извилине. Кривая возбуждения при угрозе выделена красным, нейтральная кривая — черным цветом. (Источники: (вверху) Parr, Heintz, 2008; (внизу) Vuilleumier, 2005.)

ногого поля в каждый момент, поэтому можно контролировать точную информацию, доступную для испытуемого. (Мы видим только около $3\text{--}6^\circ$ зрительной дуги, когда глаза фиксированы на определенной точке. Проверьте сами!)

С помощью данного теста проверяют как произвольное, так и непроизвольное внимание, давая испытуемым правильную или ложную информацию о том фланге, на котором появится стимул (рис. 8.28) (можно варьировать от упражнения к упражнению). Путем сочетания верных и ложных указаний перед стимулом можно получить данные для одного эксперимента по флангам, контролируемым согласно ожиданию (при правильных указаниях) и неожидаемым (при ложном указании). Довольно просто примерно за полчаса провести такой тест через функциональный магнитно-резонансный сканер; по полученным изображениям мозга можно получить раздельную информацию по упражнениям с совпадением ожидания и результата и упражнениям при неожиданном результате. Путем вычитания сканирующих изображений активности мозга при «неожидаемом внимании» из изображений активности «ожидаемого внимания» Познеру с сотрудниками удалось получить относительно простой критерий для зон мозга, вовлеченных в произвольное зрительное внимание.

Фланговая задача — это самый распространенный метод изучения зрительного внимания, и поэтому мы разберем ее детально. Этот тест простой, эффективный и легко адаптируемый. Например, зрительным стимулом могут служить эмоциональные лица, что позволит исследовать, как мозг формирует внимание на эмоциональные события (Fan *et al.*, 2002; Posner and Peterson, 1990).

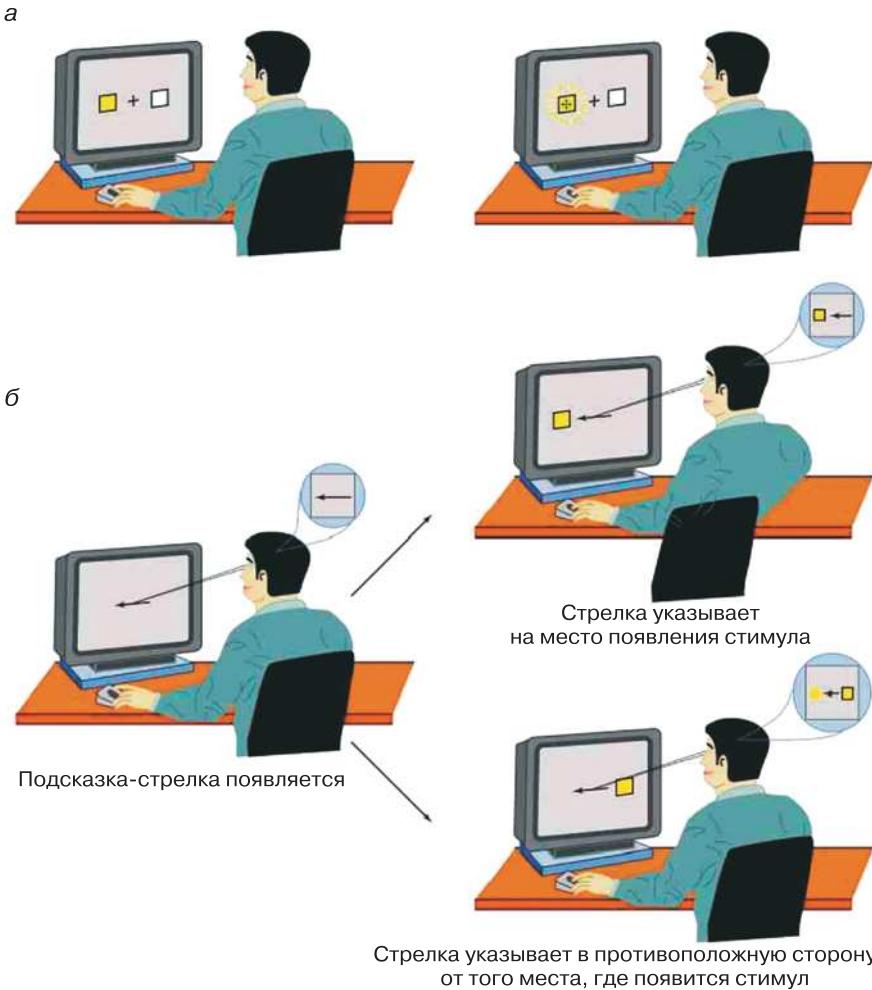


Рис. 8.28. Фланговая задача по оценке внимания. Данный тест используется для исследования избирательного зрительного внимания и структур мозга, лежащих в его основе. Испытуемый смотрит только на точку фиксации взгляда. Указательные сигналы, такие как стрелка, переносят внимание к левому или правому флангу, но движения глаз запрещены. Мерой потери и преимущества являются точность и скорость ответа, что зависит от верности/ложности указательного сигнала. Ответы на стимулы, возникшие на неожидаемой стороне, имеют значения показателей времени и точности ответа хуже, что, как полагают, отражает способность к отклонению установки внимания, построенной по указанию. (Источник: Reynolds *et al.*, 2003.)

Вот как построена фланговая задача.

1. Испытуемые смотрят на точку фиксации взгляда. Они видят цель с известного расстояния, поэтому угол зрительной дуги, определяемой точкой фиксации взгляда, всегда постоянен. Ямка (наиболее плотное по фоторецепторам

место сетчатой оболочки глаза) остается сфокусированной на точке фиксации; данные от серий, где движения глаз отклонялись от точек фиксаций, обычно не засчитываются. За пределами ямки, занимающей лишь 2–4° дуги, сетчатка теряет разрешение, она чувствительна только к перепадам света и темноты. (Нормальное для нас восприятие богатого красочного мира — это результат построения в зрительных зонах мозга, а не только записи входных сигналов сетчатки.)

2. При появлении стимулов справа или слева от точки фиксации взгляда заметить их можно только невидимым/скрытым вниманием, так как глаза продолжают фиксироваться на исходной точке. Познер и Петерсон (Posner and Peterson, 1990) установили, что люди способны избирательно увеличивать эффективность обработки вниманием входных сигналов с сетчатки, расположенных на несколько градусов от ямки (см. гл. 6).
3. Перед появлением стимула может возникать стрелка, указывающая испытуемому, где (слева или справа) следует ожидать появление стимула. Или краткая вспышка левого квадрата информирует испытуемого, что стимул скоро вспыхнет слева с вероятностью 80%.
4. На приведенном рисунке стимул возникает в ожидаемом квадрате на долю секунды. Испытуемые реагируют с предельно возможной скоростью. Если указания верны, то время реакции и точность оптимальны.
5. Но вспышка стимула может возникнуть и на противоположном фланге, т. е. в неожидаемом месте. Такое неожиданное событие влечет за собой потерю в скорости реакции и в ее точности.

Итак, внимание имеет как преимущества, так и издержки. *Преимуществом* внимания считается увеличение скорости и точности ответа на ожидаемое расположение, по сравнению с неожидаемым. Потеря в скорости и точности в ответе на неожидаемый стимул является *издержкой* того, что внимание не было обращено на данное событие. Фланговая задача позволяет дать количественную оценку соотношения преимуществ–издержек в терминах скорости и точности.

Задание ANT (Fan *et al.*, 2002) является обобщенным вариантом фланговой задачи, позволяет оценить три разных аспекта внимания: готовность перед ожидаемым сигналом (после предупредительного указания); ориентирование к определенному месту в пространстве (применяется стрелка для указания следующего флангового стимула) и исполнительное внимание, по действию *вопреки* ожиданиям, установленным в задании. В таком представлении «исполнительное внимание» рассматривается как противоположное к «автоматически контролируемому вниманию». Хорошим примером исполнительного или произвольного внимания служит упражнение Струпа (блок 8.1).

Задание ANT построено так, что каждый компонент внимания реализуется в свое время, отличное от остальных, позволяя записать изображения мозга по этим трем отдельным компонентам. В ходе различных условий задания можно избирательно менять готовность, ориентирование и исполнительное внимание. К примеру, если попросить испытуемых запомнить несколько чисел в ходе выполнения задания, то это снизит исполнительное внимание, так как действует центральная ограниченная способность, но не автоматическое внимание.

Блок 8.1. Называние цветов по Струпу и исполнительное внимание

Имея секундомер и рис. 8.29, можно легко повторить исходное упражнение Струпа (Stroop, 1935). Сначала нужно прочитать вслух на предельно возможной скорости список слов в столбцах 1 и 2, не обращая внимания на цвет шрифта. Начинайте, закрыв все столбцы, кроме 1. Включите секундомер перед произнесением первого слова и остановите после последнего. Запишите полученный результат по времени. Теперь закройте все столбцы, кроме 2-го, и прочтите снова вслух. Для столбцов 3 и 4 задание меняется — теперь нужно называть цвета шрифта вслух на предельно возможной скорости, не называя слова и буквы. Это нужно проделать для рядов цветных букв в столбце 3, затем для рядов цветных слов столбца 4.

1	2	3	4
красный	синий	xxx	зеленый
зеленый	зеленый	mmmmmm	синий
желтый	красный	hhh	желтый
красный	синий	sssss	зеленый
синий	желтый	hhhh	красный
зеленый	синий	xxx	синий
синий	зеленый	sssss	желтый
красный	красный	xxx	xxx
желтый	желтый	mmmmmm	зеленый
синий	зеленый	sssss	красный
желтый	желтый	mmmmmm	синий
зеленый	красный	hhhh	желтый

Время _____

Рис. 8.29. Упражнение Струпа

Строп отметил три результата. Во-первых, чтение слов происходит быстрее, чем называние цветов. Это обусловлено тем, что чтение — более привычный навык, поэтому более автоматический, чем называние цветов (Cattell, 1886; Fraisse, 1969). Во-вторых, различия были минимальны при прочтении слов в столбцах 1 и 2 (Эксперимент 1 Струпа), т. е. неправильный цвет шрифта не влиял на прочтение слов. В-третьих, переход от букв к словам при назывании цвета шрифта выражался в значительной разнице по времени между столбцами 3 и 4 (Эксперимент 2 Струпа), т. е. называние цвета шрифта слов, обозначающих другой цвет, значительно влияло на результат. Вероятно, большая автоматичность при прочтении слов ведет к тому, что слова прочитываются, даже когда этого делать не надо, что приводит к противоречию в ответе на каждый стимул. Поэтому происходит замедление при назывании цветов и ошибки (прочтение слова вместо называния цвета) возникают более часто.

В современном варианте упражнения Струпа применяются дисплеи, на которые компьютер выводит по одному цветному слову, вместо большого их числа на карточке, что дает более тонкий контроль и более точное измерение отдельной реакции и последующих эффектов. Также Струп не использовал совпадающие варианты (КРАСНЫЙ напечатанное красным шрифтом; сказать «красный»), а в современных вариантах его теста часто это включается. Обе описанные модификации были введены Далримпль-Элфордом и Будаяром (Dalrymple-Alford, Budayr, 1966).

Литература

1. Stroop J.R., 1935. Studies of interference in serial verbal reactions. *J Experimental Psychology*, 18, 643–662. [reprint. in *J Exp Psychol Gen*, 121, 15–23.]
2. Cattell J.M., 1886. The time it takes to see and name objects. *Mind*, 11, 63–65.
3. Fraisse P., 1969. Why is naming longer than reading? *Acta Psychologica*, 30, 96–103.
4. Dalrymple-Alford E.C., Budayr B., 1966. Examination of some aspects of the Stroop color-word test. *Perceptual and motor skills*, 23, 1211–1214.

Можно представить студента в лекционном зале, где одновременно имеется много разных сенсорных входных сигналов. Студент должен находиться в состоянии готовности быть ориентированным на желаемый сенсорный поток и распределять ресурсы внимания на то, чтобы следить за лекцией, делать записи и т. д. За эту готовность отвечают районы мозга в правой лобной и теменной зонах (Witte, Marrocco, 1997). Но для готовности внимания требуется также состояние бодрствования, что уже зависит от ствола мозга, таламуса и коры. Зоны мозга, задействованные в ориентировании, расположены в правом височно-теменном соединении и в нижней лобной извилине (соответствующей зоне Брука в языковом полушарии) (Corbetta *et al.*, 2000). И наконец, произвольный контроль внимания реализуется за счет передней поясной коры и латеральной предлобной коры, ядра подушки таламуса и верхних бугров четверохолмия (Marrocco, Davidson, 1998) (рис. 8.30). Для всех указанных зон составлены зрительно-топические карты.

Не следует путать избирательное внимание и движения глаз, которые *также* усиливают качество зрительного входного сигнала. Познер и Петерсон (Posner, Peterson, 1990) выявили, что переключение внимания возможно тогда, когда глаза остаются фиксированными на заданную точку. Тем самым мы способны улучшить обработку на несколько градусов направо или налево от точки фиксации взгляда, даже без движения глаз. В опытах по зрительному вниманию регулярно используются такие условия неявного внимания.

Зрительно-топические нейроны отвечают на зрительные стимулы на разных уровнях анализа (см. гл. 6), что приведено в общих чертах на рис. 8.31. Каждый уровень такой графической модели, созданной Итти и Кохом (Itti, Koch), отве-

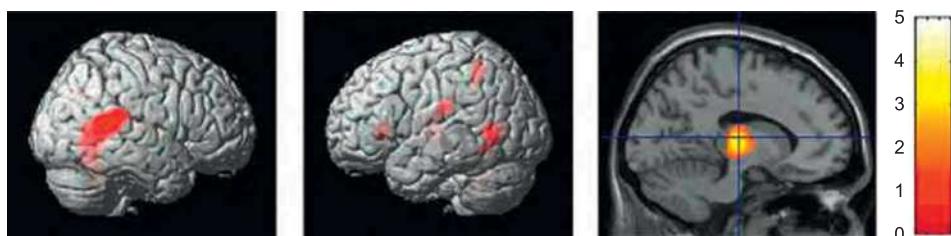


Рис. 8.30. Нейросеть контроля внимания Познера. С помощью теста флангов Познер с сотрудниками показали активацию нейросети зон мозга при исполнительном внимании. Изображение справа демонстрирует высокую активность таламуса, возможно, с участием ядер подушки и медиодорсального ядра. На рис. 8.31 приведена модель с использованием этих зон. (Источник: Fan *et al.*, 2005.)

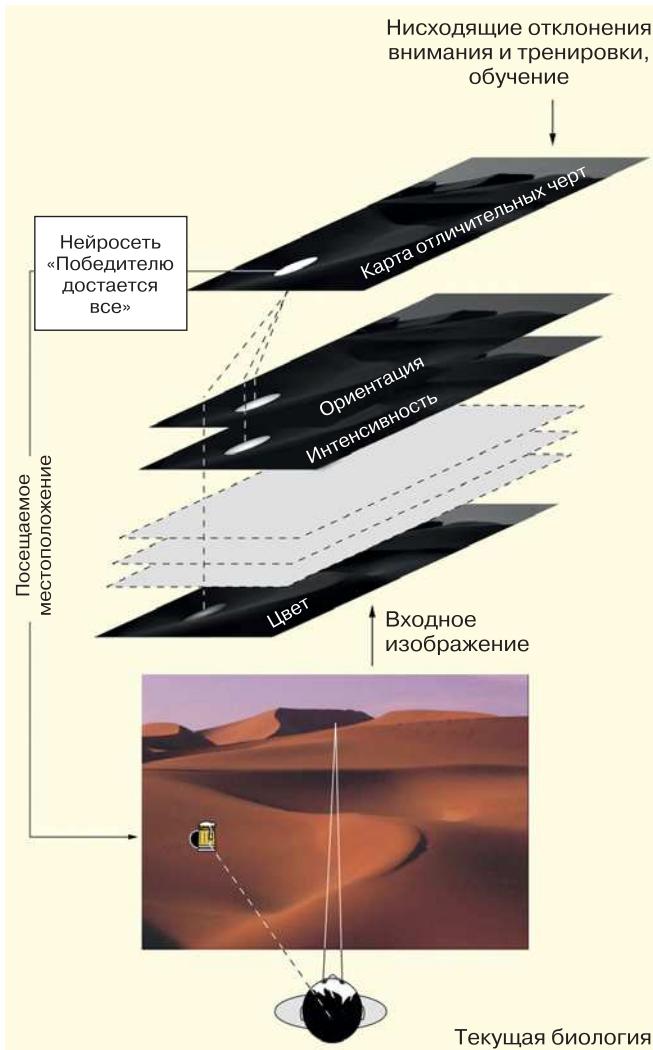


Рис. 8.31. Множественные зрительно-топические карты, отличительные черты и обучение. Множественные зрительно-топические карты поддерживают наши сознательные прочувствования кружек пива и пустыни. Обратите внимание, что человек внизу рисунка смотрит на холодный напиток жарким днем в Сахаре. Как наш мозг выбирает холодное пиво? Что мы осознаем? (Источник: Peter Thier *et al.*, 2002; адаптировано из Itti and Koch, 2001.)

чает на определенную характеристику стимула: цвет, ориентацию линий, контраст и идентификацию объекта. Это является упрощением зрительной части мозга, которая несравненно более гибкая и работает с такими усложнениями, как постоянные движения глаз и головы, очень узкие границы фoveального зрения и др. Однако рис. 8. 31 помогает разобраться в данном вопросе.

Каждая зрительно-топическая карта — это двумерная мозаика нейронов с довольно узкими рецепторными полями (см. гл. 6). Поэтому можно задать более частный вопрос: увеличивает ли внимание, нацеленное на определенное событие или на определенное местоположение, обработку сигнала в соответствующей карте и нужном рецепторном поле? Если наблюдатель на рис. 8.31 страдает от жары и испытывает жажду в процессе блуждания по Сахаре, то будет ли его система внимания усиливать зрительную обработку кружек с охлажденным пивом, расположенных слева на зрительном поле? Данный вопрос из гораздо более узкой области, и его можно проверять экспериментально.

3.2. Модель внимания

Исследователи Итти и Кох (Itti, Koch, 2002) разработали удобную модель внимания, сочетающую несколько важных признаков. Она показывает упрощенное послойное представление зрительной системы, со множественными топографическими зрительными картами. Зрительные карты отображают линейное ориентирование, интенсивность стимула (контраст), цвет и отличительную черту. «Отличительная черта» определяется в понятиях контраста признака на любой зрительной карте. Для светочувствительных зон это будет контраст между светлыми и темными пятнами на карте. В чувствительных к движению зонах, таких как МТ (средне-височное поле), это может быть неподвижный объект на фоне водопада. На карте комбинирования таких отличительных черт могут быть объединены все выделяющиеся признаки многочисленных зрительных групп в единую общую карту особенностей. Такая карта будет отражать необычные неожидаемые и выделяющиеся черты зрительной сцены на любом уровне анализа. Расчет по принципу «Победителю достается все» выделяет особенное положение на такой комбинированной карте и подавляет все конкурирующие местоположения. Очевидно, что необходимо знать эту отличительную черту, но она же может ввести в заблуждение: к примеру, когда вы смотрите музыкальный клип, где много всего привлекает ваше внимание, у вас появится желание думать о чем-то другом и возникнет потребность действовать вопреки тому, что оказывается наиболее ярким по восприятию в данный момент.

Концепция карты отличительной черты отражает значимость, мотивационную важность и яркость входного сигнала. Многие топографические карты зрительных зон мозга чувствительны к мотивации и релевантности. Человек (рис. 8.31, *внизу*) представляет себя стоящим в жаркой пустыне, слева с краю его поля зрения находится холодная кружка пива, точнее, непосредственно за его прямым полем зрения. Избирательное внимание позволяет значимым стимулам, в данном примере кружке холодного пива войти в сознание. Это можно назвать «*нисходящими отклонениями внимания*», которые изменяют карту особенностей на вершине стопки слоев. Предварительное обучение также введено здесь упрощенно в карту особенностей как входной сигнал. Все топографические карты перекрываются синхронно, решения принимаются по ним совместно в случаях, когда соответствующие точки на большинстве карт приводят к одному и тому же общему итогу. Выходом могут являться движения глаз (что позволит увидеть кружку с холодным пивом) или скрытое смещение внимания налево, что опять-таки позволит кружке пива войти в зрительное сознание. Сохраняется возможность того, что человек отклонит восприятие холодного пива

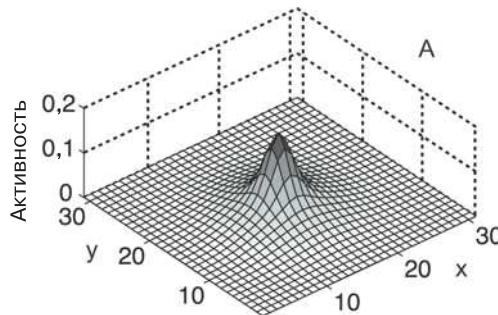


Рис. 8.32. Нейросеть «Победителю достается все», в которой самая активируемая точка на плоской горизонтальной карте подавляет все соседние точки. Вертикальная ось помечена как «Активность», она может представлять отдельную точку зрительно-топического пространства или суммированную активность многих зрительно-топических карт. Нейросети «Победителю достается все» очень часто применяются в сетях нейронов по принятию решения, и в мозге при окончательном «решении» по избирательному вниманию и сознательному восприятию используется механизм «Победителю достается все». В случае неоднозначного стимула или двойных заданий, как при бинокулярной конкуренции, мозг переводит в сознание одну из двух соперничающих интерпретаций. Один из способов для моделирования этого — нейросеть «Победителю достается все». В случае окулярных доминантных колонн (выше) можно прямо измерить большую область коры, которая функционирует именно таким образом, когда зрительная система получает разные входные сигналы от двух глаз (раздел 2.11). (*Источник:* Standage *et al.*, 2005.)

в жаркий день и вместо этого сфокусирует свое внимание на пустыне. Существуют потенциально конкурирующие решения в такого рода многослойной нейросети.

Важным аспектом модели внимания Итти–Коха является нейросеть «Победителю достается все» (рис. 8.32). Такие нейросети реализуют «победу» наиболее активной позиции на объединенных топографических картах, с входным сигналом от отличительной черты, что представляет такие особенности, как мотивация, голод и жажды; предварительное знание о значимости, и т. д. Нейросеть «Победителю достается все» особенно важна, так как она позволяет объяснить сознаваемые опыты двойственных входных сигналов, например в случае бинокулярного соперничества. Сознаваемые опыты отличаются внутренней логичностью, даже когда входные сенсорные сигналы таковыми не являются. К примеру, большая часть слов английского языка в высокой степени неоднозначны, но в контексте слова с несколькими оттенками смысла осознанно воспринимаются только в одном толковании. Таким образом, нейросети «Победителю достается все» могут участвовать в системе внимания, что отражено на рис. 8.25, но кроме того они являются важной особенностью сознательного восприятия. Можно рассматривать сознательное восприятие как результат многих актов внимания. И в действительности следует допустить, что в головном мозге между этими двумя механизмами нет различий.

В обычном смысле слов разница между вниманием и осознанием основана на том, что есть *механизмы* контроля внимания, часто определяющие, что станет осознанным, а что не станет. Имеется много доказательств в пользу такого утверждения.

Термин *внимание* используется интуитивно, если существует четкий произвольный или исполнительный аспект. Мы просим человека обратить внимание на что-нибудь, и это означает, что человек может так поступить или не поступит, в зависимости от исполнительных процессов по принятию решения. Поэтому наиболее простое представление внимания — это произвольный отбор информации. В экспериментах с участием людей мы постоянно просим участников обратить внимание на условия стимула в опыте. Произвольное внимание изучают чаще всего, и, как можно догадаться на основании других глав данной книги, у человека в него с большой вероятностью вовлечена префронтальная кора (см. гл. 12).

Как недавно сформулировали Корбетта с соавторами (Corbetta *et al.*, 2002), произвольное внимание «участвует в приготовлении и реализации целенаправленного (нисходящего) отбора на стимулы и ответы». Автоматическое же внимание «не участвует в нисходящем отборе. Вместо этого данная система специализирована на выделении стимулов, связанных с поведением, особенно если они особенные или неожидаемые».

При перекрывании двух вышеописанных систем создается важный первый захват структур мозга, связанных с избирательным вниманием.

Если мы вдруг слышим громкий звук, наше внимание «захватывается», даже без управления им. Такой захват внимания — важная тема и будет освещена в следующем разделе по вниманию, определяемому стимулом. Как и следует ожидать, зрительное внимание может быть больше захвачено лицами людей, их эмоциональными выражениями и положением тела, по сравнению с нейтральными стимулами. Интенсивные и неожиданные стимулы, а также неожидаемые события в целом вызывают в мозге более заметный ответ, чем контрольные стимулы. Поэтому можно выделить «восходящий» захват избирательного внимания, управляемый стимулом, а также нисходящее целенаправленное внимание, находящееся под исполнительным контролем.

В реальности произвольное и автоматическое внимание пересекаются. В результате тренировки мы привыкаем обращать внимание на звонок телефона. В момент, когда он зазвонит, мы резко обращаем на него внимание, но происходит это произвольно или автоматически? Сначала такое действие произвольно, потом все больше становится автоматическим. Таким образом автоматическое и произвольное внимание составляют вместе непрерывный ряд. Пожалуй, самое сильное проявление произвольного внимания происходит тогда, когда мы должны в течение некоего периода времени напряженно мыслить (см. блок 8.1). Яркий пример противоположного типа внимания — это случай с громким звуком или биологически значимым событием (плачущий ребенок), когда сложно не обратить внимание на указанный факт.

Итак, внимание здесь определяется как способность отбирать информацию в когнитивных целях. На отбор влияют эмоции, мотивация, отличительные черты, и, по крайней мере, частично он находится под исполнительным контролем. Следовательно, избирательное внимание функционирует в тесной связи со



Рис. 8.33. Произвольное внимание: от префронтальной до сенсорной зон коры. Произвольное внимание в восприятии направляется в сенсорную кору лобными и теменными зонами и, возможно, в другие зоны мозга для выполнения двигательной, языковой и исполнительской функций. Отметим лобную зону, лобное поле зрения, где осуществляется также произвольный контроль над движениями глаз. Теменные зоны, как полагают, участвуют в пространственно-направляемом внимании. Зрительные области (обозначены красным) усиливаются механизмами внимания, например гамма-синхронизацией по множественным зрительно-топическим картам для избирательного пространственного положения и зрительных признаков. МТ — средне-височное поле. (Источник: Yantis *et al.*, 2008.)

всеми другими компонентами нашей диаграммы (см. рисунок в начале главы). Без гибкого произвольного контроля люди не смогли бы справляться с неожиданными ситуациями. Мы не могли бы отклониться от правил, даже когда они уже устарели, или изменить привычкам, связанным с вниманием, с целью извлечения преимущества из вновь открывшихся возможностей.

Мы медленно отбирали бы значимые события без внимания, управляемого стимулом. Человек нуждается и в произвольном, и в автоматическом внимании.

Как уже указывалось, определенные зоны головного мозга отвечают за реализацию таких функций, как чувственное восприятие, рабочая память, язык и долговременная память. То же самое верно и для избирательного внимания. Когда с помощью некоторых методов исследования стали выделять небольшие зоны мозга, работающие с большой скоростью, мы получили больше фактов о нейросетях внимания, о том, как в них происходит отбор определенных типов сенсорной информации. Множество данных, получаемых сегодня, подтверждает основные исходные факты.

Как показано на рис. 8.33, внимание рассматривается как избирательная способность, управляемая либо произвольным контролем, либо стимулом. Результат избирательного внимания заключается в улучшении качества отобранный информации, или, как минимум, в попытке этого достичь. Какие имеются доказательства в пользу усиления внимания?

Произвольное внимание в головном мозге характеризуется двумя аспектами (выделено большой желтой стрелкой на рис. 8.33). Полагают, что лобные и теменные зоны задействованы в *направлении* произвольного внимания (обозначено синим); в случае зрения *целевые* области расположены, видимо, в зрительной коре (обозначено красным). Таким образом, в модели внимания надо прояснить: а) контроль избирательности, б) свойства цели, на которые было обращено внимание.

На рис. 8.34 представлено современное предположение о зонах мозга, участвующих в произвольном внимании, направленном на зрительное местоположение или стимул. Следует отметить, что произвольный контроль внимания приписывается предлобной (префронтальной) коре. Нисходящая активность спускается к зрительным картам, связанным с движениями глаз (предлобное, или префронтальное, поле зрения, теменное поле зрения и верхние бугры четверохолмия), и к зрительно-топическим картам отличительных черт (V1-IT). Ядро подушки таламуса также содержит зрительно-топическую карту, и, как предполагается, объединяет сигналы от отличительных черт, в основном пред-

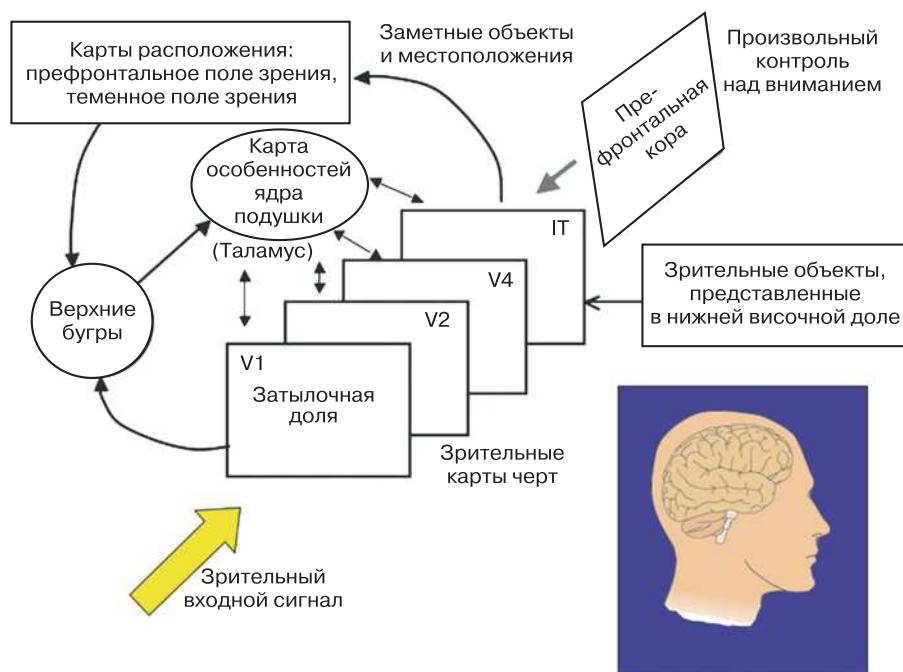


Рис. 8.34. Модель мозга по зрительному вниманию. Шипп проанализировал несколько моделей мозга по зрительному вниманию. Элементы данной модели сходны с рис. 8.31, но при этом компоненты соотносятся с определенными зонами мозга. Обратите внимание, что, в дополнение к картам коры, здесь приведены два субкортикальных района с подобием карты — подушковидное ядро таламуса и верхние бугры четверохолмия. Большая часть данных зон задействована в контроле за движениями глаз, поэтому не исключено, что в эволюции зрительно-пространственное внимание развилось на основе избирательного движения глаз. (Источник: Shipp, 2005.)

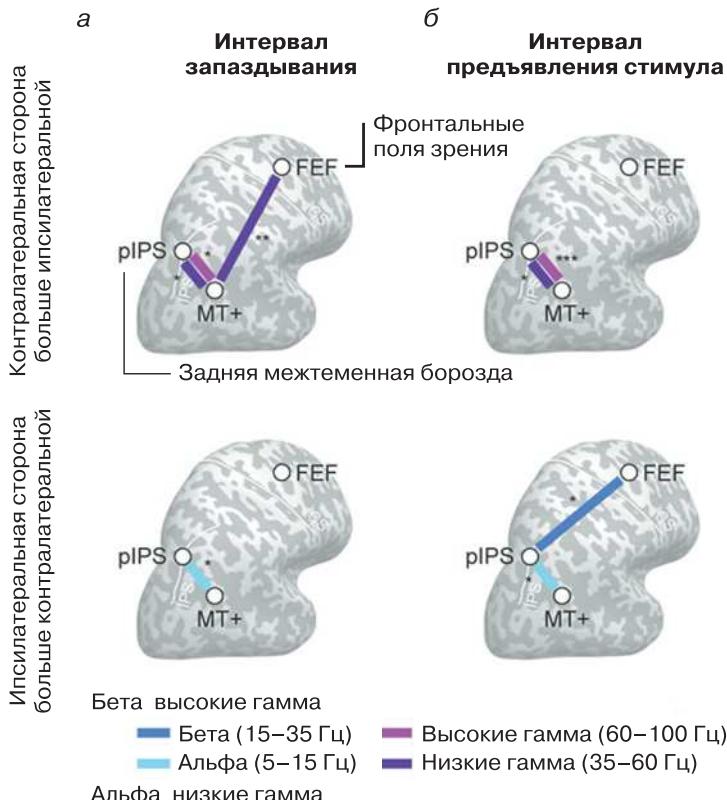


Рис. 8.35. Синхронизирующие множественные карты по усилению внимания. В упражнении по различению двигательного стимула с подсказкой на магнитоэнцефалограмме видно высокое сопряжение синхронизированных альфа-, бета-, низких гамма и высоких гамма в четырех зонах (правого) полушария. Правые полушария «раздуты» математическими методами, чтобы сделать видимыми кортикальные зоны, скрытые в бороздах. Возможно, что путем рассылки синхронизированных сигналов в разных сегментах частотного спектра головной мозг способен одновременно передавать сигналы, не перекрывающиеся друг с другом. МТ — средне-височное поле. (Источник: Siegel *et al.* 2008.)

ставляющие контрастные признаки и их местоположения на всех сенсорных картах отличительных черт. Заметим, что данная модель мозга не включает механизм «Победителю достается все», как постулировано абстрактной моделью на рис. 8.32.

Нисходящее внимание управляет ожиданиями, и в интервале запаздывания (рис. 8.35 (a)) испытуемые знают, куда им надо смотреть, но стимул еще не предъявлен. Однако зрительно-топическая синхронность возникает в двигательно-чувствительных зонах, таких как средне-височное поле (МТ), и задняя межтеменная борозда (зМТБ) в правом полушарии. В течение такого периода внимательного ожидания отмечается значительное сопряжение между МТ, и зМТБ. После указанного интервала запаздывания стимул предъявляется с одной стороны поля зрения так, что его первый эффект будет в зоне мозга на

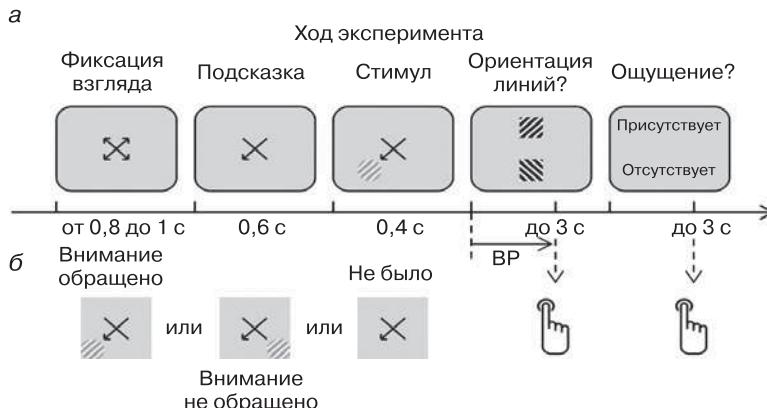


Рис. 8.36. Разделение сознательного восприятия и зрительного внимания. Уарт и Таллон-Бодри (Wyart, Tallon-Baudry, 2008) предложили упражнение на внимание (подобное фланговой задаче, описанной ранее), в котором предъявлялось еле заметное изображение решетки, близкое к порогу различения. Стимул был примерно в 85% случаев, в половине из них — выше порога и в половине — ниже порога восприятия. Следовательно, он мог регистрироваться сознанием примерно в половине случаев, в другой половине — нет, хотя также присутствовал. В половине случаев с наличием стимула испытуемым подсказывали, куда следует смотреть. Поэтому одной независимой переменной было внимание (определялось по числу серий с подсказками относительно серии без подсказок), второй переменной служило осознание видимой решетки. Испытуемых просили определить ориентацию линий в решетке и ее присутствие/отсутствие. Изменили коэффициент точности и время реакции, регистрировали магнитоэнцефалограмму. (Источник: Wyart, Tallon-Baudry, 2008.)

противоположной (контралатеральной) стороне от самого зрительного стимула. На рис. 8.35 время предъявления стимула, альфа и высокие гамма синхронизируют области правого полушария.

В период задержки (рис. 8.35 (б)) возникает преждевременная синхронизация, еще до предъявления стимула, но уже после того, как испытуемому сообщили о месте будущего расположения ожидаемого подвижного стимула. В интервале предъявления стимула (рис. 8.35 (б)) можно наблюдать альфа- и высокие гамма-волны. Следует подчеркнуть, что лобные поля зрения, участвующие в произвольном контроле внимания и глазных движений, разобщены в интервале предъявления стимула. Таким образом, существует сложный рисунок сопряжения и разобщения между тремя важными зонами зрительного внимания, с синхронизацией и десинхронизацией четырех типов волн в течение периодов запаздывания и предъявления стимула. Мы можем делать предположения о типах сигналов между синхронизированными зонами мозга, за счет чего реализуется гибкий контроль внимания (рис. 8.37).

3.3. Опыты по вниманию и опыты сознания

Означают ли термины «внимание» и «сосознание» одно и то же? Споры на эту тему все еще продолжаются. С нашей точки зрения, внимательный отбор часто приводит к сознательным событиям, а сознательные опыты, в свою очередь,

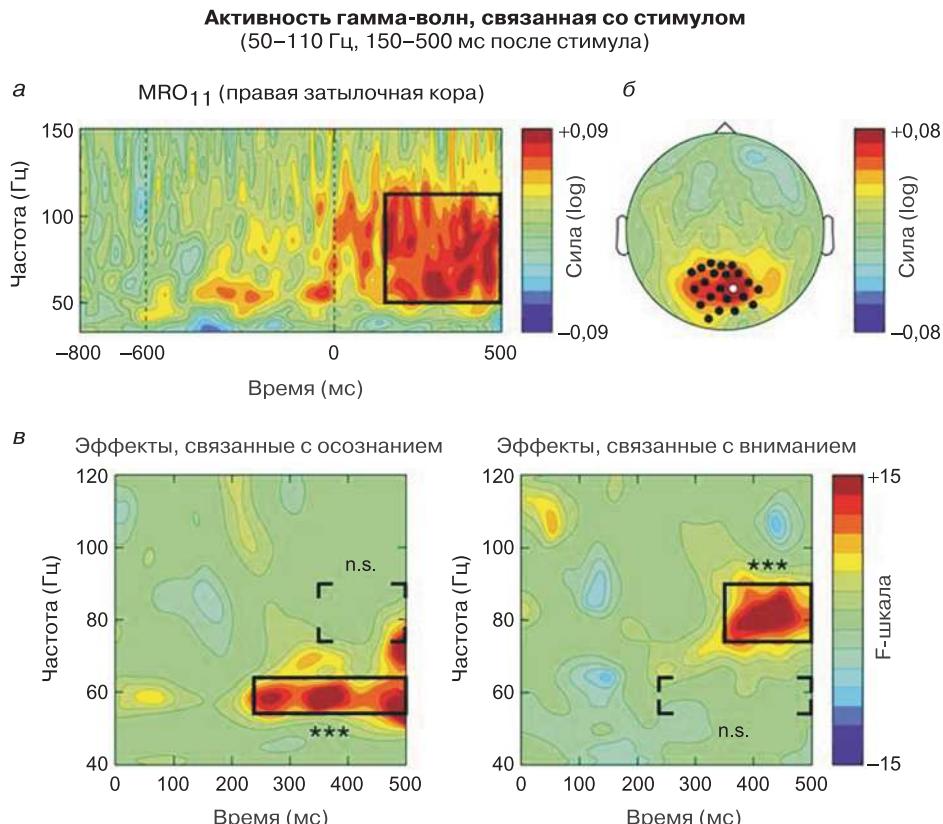


Рис. 8.37. Раздельные корреляты мозга по вниманию и осознанию. Уарт и Талон-Бодри (Wyart, Tallon-Baudry, 2008) смогли разделить эффект зрительного осознания и избирательного внимания. **(а)** Магнитоэнцефалограмма правой затылочной коры в период от 100 до 500 мс после стимула. **(б)** Изображение головы. Высокие уровни гамма-активности наблюдали в затылочной коре. На графиках внизу **(в)** показаны времена частот, в цвете приведена шкала F по силе магнитоэнцефалограммы как мера статистической достоверности. Черный, красный и желтый цвета обозначают высокие уровни гамма-активности, обусловленные манипуляциями с сознанием (*слева*) и манипуляциями с вниманием (*справа*). Зрительное осознание ведет к увеличению силы низких гамма при 250–500 мс (около 60 Гц), а внимание задействует более высокий гамма-всплеск (около 80 Гц), начинающийся на 350 мс после стимула. Такой результат противоречит интуитивным ожиданиям, так как можно предположить, что эффект внимания будет предшествовать эффекту осознания. Остается вопрос — можно ли выявить эффекты внимания ранее в лобно-теменных областях мозга. Заметьте, что значимые гамма-всплески сопоставляются с тем же локусом в частотно-временном домене на каждом графике в соответствующих сравнениях. (*Источник:* Wyart, Tallon-Baudry, 2008.)

могут оказывать влияние на внимание. Поэтому предполагается, что все же можно разделять сознательные опыты и отбор, осуществляемый вниманием, но эти аспекты взаимодействуют. Традиционно используют такое сравнение: луч прожектора в темном театре режиссер может попросить направить на конкретного

актера или актрису. Результат такого действия — выделение одного из людей на сцене. Таким образом, луч прожектора *выбирает* разных персонажей на сцене, аналогично тому, как внимание отбирает из массы возможных событий. Осознаваемое событие соответствует появлению того или другого актера в луче прожектора. При такой точке зрения содержание сознания и внимания не идентичны друг другу, но они непрерывно взаимодействуют между собой.

Изящный опыт Уарта и Талона-Бодри позволил раздельно управлять сознательным восприятием и избирательным вниманием в рамках одного эксперимента (рис. 8.36 и 8.37) (Wyart, Tallon-Baudry, 2008).

Пока неизвестно, участвуют в сознании и внимании одни и те же области лобно-теменной коры или разные, но, возможно, существует перекрытие. Когда отобранная сенсорная информация становится сознаваемой, могут активироваться некоторые из исходных лобно-теменных локусов, изначально ее выбравшие, таким образом создается на некоторое время самоподдерживаемая петля обратной связи.

4.0. Сон фазы быстрых движений глаз

Не все типичные сновидения происходят в фазу быстрых движений глаз (БДГ), что определяют физиологическими методами — по быстрым стереотипическим движениям глаз, по поверхностной ЭЭГ, свойственной бодрствованию, и по сенсомоторному блоку. Довольно большая часть субъективной умственной деятельности отмечается в медленноволновом сне, хотя и не в ярких сюжетах, которые мы видим в классических снах. Знание структуры сна (рис. 8.38) полезно, но индивидуальные стадии сна могут весьма отличаться. Поэтому мы будем называть сном фазы быстрых движений глаз (БДГ) те периоды, в которых присутствуют классические субъективные сны наряду с активностью БДГ.

Аналогично Гобсон и сотрудники (Hobson *et al.*, 2000) дали такое определение *сновидениям*: «Умственная активность во время сна, которая характеризуется живыми сенсомоторными образами, воспринимаемыми как реальность, несмотря на четкие когнитивные признаки — невозможность или невероятность времени, места, человека и действий; эмоции, особенно страх, восторг и гнев преобладают над грустью, стыдом и чувством вины, порой достигают такой силы, что ведут к пробуждению; память даже на очень яркие сны мимолетна, быстро угасает после пробуждения, если не предпринять специальные меры по ее сохранению».

В БДГ-снах заблокированы и сенсорные входы, и моторные выходы, поэтому мозг общается только сам с собой. В связи с моторным подавлением могут возникнуть сны, в которых мы как бы парализованы или хотим двинуться, но чувствуем, что неспособны на это. Все это может привести к неприятному чувству связности во сне, если мы осознаем неспособность к движению. Но мышечное подавление — это абсолютно нормальный компонент сна. Оно предохраняет нас, прежде всего, чтобы мы не реализовывали в действиях наши сны.

Память также нарушается в БДГ-снах. Если человека разбудить во время БДГ-сна, то он может рассказать о ярких зрительных образах, но уже за секунды они забудутся, если не предпринять меры по их повторению. Это подобно созданию кино во сне, но мы не можем воспроизвести сюжетную линию от

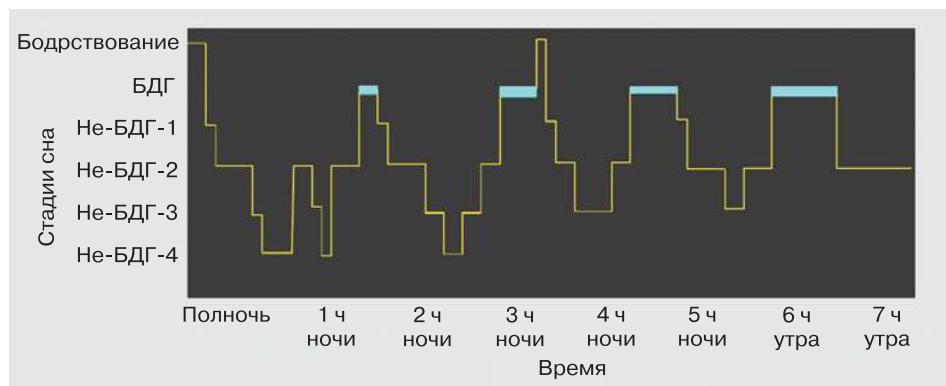


Рис. 8.38. Структура сна. Активность таламокортикальной коры во сне меняется очень значительно. Во время глубокого сна нерегулярные осцилляции ЭЭГ бодрствования сменяются на высокоамплитудную, медленную и регулярную активность, получившую название дельта-волны. Четыре стадии способности к пробуждению (Стадия 1–4) отличаются по возрастанию дельта-волн, Стадия 4 Не-БДГ почти вся состоит из дельта. Примерно каждые 90 мин у спящего человека отмечаются быстрые движения глаз (БДГ). В это время на ЭЭГ выявляется активность, подобная бодрствованию: быстрая, нерегулярная и низкая по амплитуде. Люди, разбуженные в БДГ-фазе сна, могут пересказать яркие сновидения, тогда как разбуженные в медленноволновых фазах рассказывают о внутренней речи, сходной с бодрствованием. БДГ-фазы удлиняются во второй половине ночи. (Источник: Stickgold, Walker, 2007.)

одной сцены до другой. Даже люди, отличающиеся хорошим запоминанием ночных видений, видимо, помнят только незначительную часть своих БДГ-снов, занимающих от 90 до 120 мин ночью (рис. 8.38).

БДГ-сны запускаются волнами PGO — активаций варолиева моста, коленчатого тела и затылочной доли наряду с нейромодуляцией. Кратковременные подъемы нейронной активности идут от варолиева моста (P), активируют латеральное коленчатое ядро (G) таламуса, и затем запускают зрительные образы через затылочную кору (O). Гобсон и МакКарли (Hobson, McCarley), выдвинувшие раннюю PGO-гипотезу в 1976 г., назвали ее «гипотезой активации–синтеза», сделав акцент на активационном всплеске от варолиева моста и его сознательной интерпретации или «синтезе» корой. Обновление гипотезы было проведено позднее (Hobson *et al.*, 2000) (рис. 8.39). Пейс-Скотт и Гобсон (Pace-Schott, Hobson, 2002) указали, что БДГ-сны запускаются также в результате изменения концентрации основных модуляторов головного мозга, особенно норадреналина, ацетилхолина, серотонина (5-HT) и глутамина.

PGO-теория не объясняет содержание снов. Она лишь позволяет предполагать, что кора пытается создать внятную историю из лишенных смысла сигналов ствола мозга. Но остается загадкой, что же определяет содержание снов. Традиционные идеи, выдвинутые Зигмундом Фрейдом (Sigmund Freud) и Карлом Юнгом (Karl Jung), часто воспринимаются скептически; однако сейчас возникли несколько правдоподобных альтернативных объяснений. Существует общее мнение о большой роли эмоций в содержании снов.

Ревонзио (Revonsuo) с коллегами выдвинули теорию моделирования опасности во сне. Данная гипотеза основывается на том, что состояние БДГ-сна распространено у млекопитающих и птиц, а значит, может иметь важное эволюционное значение. Ревонзио (Revonsuo, 2000) предположил, что сны позволяют нам повторить в уме ситуации, несущие угрозу. Так люди, получившие травму, во сне могут вновь переживать события, связанные с ней (в некоторых случаях даже при бодрствовании). В соответствии с данной теорией учеными Валли и Ревонзио (Valli, Revonsuo) отмечено, что дети с травмами из зоны военных действий видят гораздо более пугающие сны, чем дети из других мест. Важные жизненные события, такие как потеря любимого человека, или даже нормальные стрессовые ситуации, могут также получить отображение в снах. Спонтанно мысли при бодрствовании возвращаются к повторению текущих задач, и то же самое может происходить со снами. Остается выяснить, происходит ли в снах психофизиологическая адаптация, учитывая, что сны выполняют функцию, эволюционно связанную с опасностями.

4.1. Сны как состояние сознания

Если людей разбудить в фазу БДГ и попросить описать, что они испытывали за несколько секунд до пробуждения, то о снах обычно отзываются как о сознательном. ЭЭГ, сделанная во сне фазы БДГ, очень напоминает таковую при бодрствовании, содержит альфа-, бета-, гамма- и тета-волны в сложном сочетании. Поэтому представляется, что у нас есть *два* суточных состояния сознания: бодрствование и БДГ-сны. Электрическая активность бодрствования и БДГ-сна показывает, что таламо-кортикальная система работает при этом сходным образом. Однако следует помнить и о важных отличиях БДГ, таких как сенсорное и двигательное блокирование, высокий уровень эмоциональной активности и низкий уровень исполнительного (лобные доли) контроля.

Сюрреалистичная и нерациональная природа снов может быть отражением низкого уровня исполнительного контроля. Сон — это состояние «гипофронтальное» («гиполобное»), как и дремота, алкогольное опьянение, делириозный синдром и прочие состояния низкого самоосознания и самоконтроля (Dietrich, 2002). Более того, лимбические зоны мозга, участвующие в формировании эмоций, обладают во сне более высокой активностью при изучении с помощью фМРТ по сравнению с бодрствованием (рис. 8.39 и табл. 8.3).

Некоторые люди после обучения могут во сне *понимать*, что они сейчас видят сон, и даже осуществлять некоторый произвольный контроль в течение сна. Ла Берж и сотрудники (LaBerge *et al.*, 1981) провели такой опыт «ясного сна» в лаборатории сна, показав, что некоторые из спящих испытуемых могут научиться произвольно двигать глазами туда-сюда три раза подряд, по команде, при звуковом сигнале. Другие испытуемые в состоянии «ясного сна» могли посчитать до десяти и затем продемонстрировать экспериментаторам, что они это проделали, повторив тройное движение глазами как сигнал того, что прошел интервал в десять секунд. Спящие в «ясном сне» должны были запомнить и проделать во сне задания, которые они получили при бодрствовании перед этим сном. Для этого им нужно было задействовать исполнительные функции и использовать семантическую память, а также лингвистическую и слуховую обработку. Следовательно, видящие «ясный сон» могли контролировать часть когнитивных функций, которые, как правило, нарушены в состоянии БДГ-сна.

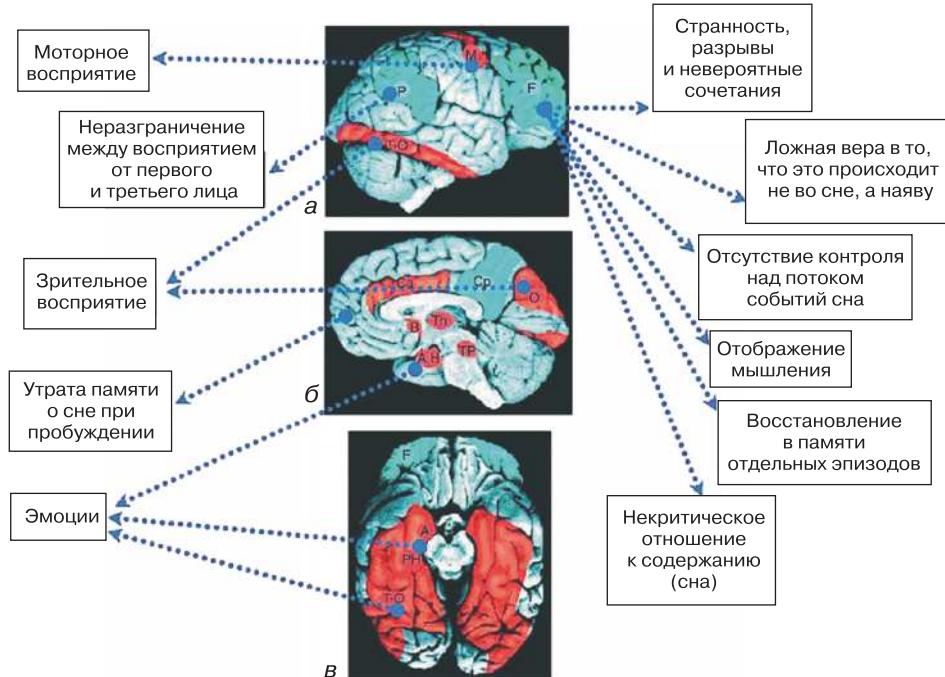


Рис. 8.39. Функциональные изображения мозга во время фазы сна быстрых движений глаз (БДГ), активность на полученных во время сна фМРТ-изображениях. Красные зоны показывают активность с повышением кислорода крови, например в зонах эмоций. Синие зоны обозначают сниженную относительно исходного уровня активность во сне, как в лобных долях. Повышенная активность в затылочных областях может отражать формирование ярких зрительных образов во сне. Низкий метаболизм в лобных долях может также объяснять бред, странность и внезапные разрывы в снах, такие как быстрая смена мест действия, действующих лиц, и нарушение связности действия. Низкий уровень функционирования лобных долей согласуется с наличием амнезии на сны после пробуждения, а также с низкими уровнями произвольного контроля. (Источник: Dang-Vu *et al.*, в Squire, 2009.)

4.2. Закрепление событий в памяти во время БДГ-сна

Продолжаются споры о роли снов фазы БДГ в закреплении событий в памяти (в консолидации памяти); публикуются данные за и против такой роли. Видимо, эмоциональные эпизоды памяти закрепляются в фазе БДГ в течение постобеденного сна (изучать который легче, чем ночной сон) по сравнению с эмоционально нейтральными событиями (Nishida *et al.*, 2009). Эмоции, как и БДГ-сны, затрагивают древние системы головного мозга млекопитающих. Существует трехстороннее перекрывание в зонах мозга, участвующих в эпизодическом обучении (комплекс гиппокампа и неокортекс), в эмоциях (гиппокамп, мицдалина, неокортекс) и в снах (лимбическая активация, таламус и неокортекс). Эмоционально памятные события человечеству необходимо помнить для увеличения шансов по продолжению рода. Нам следует избегать диких опасных животных

Таблица 8.3

Основные особенности БДГ-снов

-
- Галлюцинации** — особенно зрительные и двигательные, но бывают в любом сенсорном проявлении или сразу во всех
- Эксцентричность** — фантазии (формирование образов странное, необычное или невероятное); прерывистость (образы и сюжет могут меняться, быстро появляться и исчезать); неопределенность (люди, места и события часто причудливо не определены по меркам бодрствования)
- Заблуждение** — мы постоянно верим, что мы не спим (если только мы не совершенствуем ясность сознания)
- Саморефлексия отсутствует или очень сильно снижена** — по сравнению с бодрствованием
- Отсутствие стабильности в ориентации** — люди, времена и места спутаны, пластины, не соответствуют друг другу и прерываются
- Линии сюжета сна** — объясняют и объединяют все элементы сна вымышленным образом
- Усиленные эмоции** — возрастание эмоций и преобладание опасений и возбуждений
- Инстинктивные программы** — часто встроены (особенно запускаемые адреналином — «бороться или убежать»)
- Произвольный контроль** — значительно уменьшен
- Недостаток памяти** — при переходе от сна к бодрствованию, при засыпании и при переходах от одного сна к другому
-

Источник: Hobson J.A. в Squire *et al.*, 2008.

при следующей встрече с ними; следует помнить, кто из членов клана дал пищу и кров. Эмоции, связанные с личным и межличностным благополучием: страх, влечение, безопасность, любовь, голод и сытость, гнев, зависть, гордость; такие состояния мы обязаны помнить.

В формировании эмоций, как и в закреплении событий в памяти, участвует гормон стресса кортизол. Его уровень повышается в ночное время, когда возрастают и вероятность БДГ-снов (Payne, Lynn Nadel, 2004). Более 80% медленноволнового сна (МВС) отмечается в первой половине ночи, тогда как количество снов фазы БДГ удваивается во второй половине.

В ряде исследований выявлено увеличение сопряжения в тета-ритме между гиппокампом и лобными долями в течение снов фазы БДГ. Поскольку считается, что для закрепления событий в памяти (консолидации) требуется именно данный тип тета-координации, эти факты подтверждают роль БДГ в закреплении событий в памяти (Hobson, Pace-Schott, 2002). Но самое явное доказательство консолидации памяти основано на расширяющихся знаниях о генной экспрессии для синтеза белков, включающихся в состав новых синапсов и других клеточных структур, что необходимо для улучшения памяти. Пока в основном такая литература касается других видов млекопитающих. По мере углубления наших знаний увеличивается число генов, которым приписывается роль в этих процессах (рис. 8.40). Мы находимся в центре новой волны фактов и пока можем привести лишь несколько примеров (см. гл. 16). Однако кажется вероятным, что доказательства консолидации посредством генной экспрессии будут более четкими, чем все другие факты, доступные на сегодняшний день.

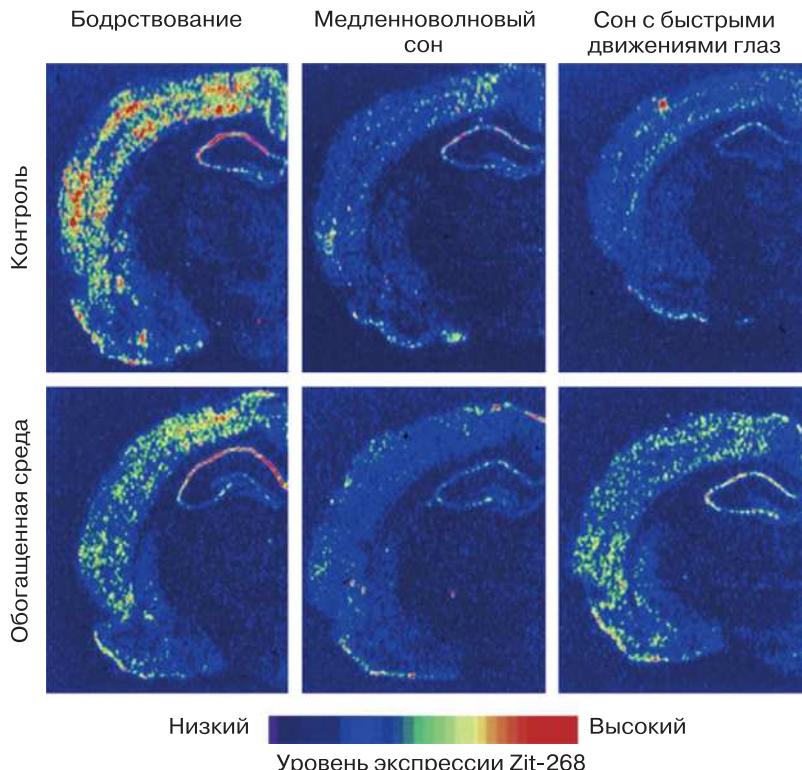


Рис. 8.40. Генно-контролируемое производство белка для закрепления памяти. Наилучшее подтверждение закрепления в памяти получено в исследованиях на животных по генной экспрессии для синтеза белков, необходимых при консолидации. Только начиная появляться результаты исследований сотен генов, которые считаются участниками процессов закрепления памяти. На рисунке представлены срезы левых половин коры мозга крыс, быстро замороженных в каждом из указанных состояний, и помеченных флуоресцентной меткой на ген Zit-268. Сравнение проведено для обогащенной среды, которая, как считается, способствует усиленному обучению, и для контрольных условий. На нижнем правом рисунке видно, что более высокая генная экспрессия в состоянии сна фазы БДГ наблюдается в группе обогащенной среды по сравнению с контролями. При бодрствовании выявлена более высокая экспрессия гена Zit-268, чем в фазе БДГ; в свою очередь, состояние БДГ-сна превосходит по этому параметру состояние МВС-сна. (Источник: Knapska, Kaczmarek, 2004.)

На рис. 8.40 представлен один вид генной экспрессии у крысы, связанный с консолидацией, как функция состояния мозга. Этот ген называется Zit-268, его экспрессия выявляется флуоресцентной меткой. Сразу после обучения крыс умерщвляют и наблюдают цветную флуоресценцию, выявляющую активность в различных областях мозга. На данном рисунке приведены шесть левых фронтальных срезов мозга крыс, полученных при бодрствовании, медленноволновом сне и БДГ-сне. Видно, что как обогащенная среда, так и контрольное окружение приводят к уровням экспрессии Zit-268 от среднего до высокого при бодрствовании (желтый и красный цвет на рисунке). Большинство случаев

экспрессии происходит при бодрствовании, на втором месте находится БДГ, последнее место занимает медленноволновый сон. Однако следует помнить, что мы только начинаем исследовать генную экспрессию при консолидации памяти. В обучении задействованы, как считается, сотни разных генов, и это исследование может служить лишь примером того, что появится в ближайшем будущем (Knapska, Kaczmarek, 2004).

5.0. Глубокий сон: подъемы и спады

Медленноволновый сон — наименее осознаваемый человеком период суточного цикла. В течение МВС может происходить повторное «прокручивание» и закрепление в памяти (консолидация) событий, произошедших в течение периода бодрствования.

Одно из последних открытий касается роли «медленных осцилляций», которые представляют очень широко распространенные медленные (с частотой 0,01 Гц) кортикалные волны с пиком около 0,75 Гц. Остается дискуссионным вопрос, являются ли медленные осцилляции (МО) нижней границей традиционного дельта-диапазона, легко различимого на необработанной ЭКГ. Считается, что дельта-волны лежат в пределах от 1 до 3 Гц, но все частоты на ЭКГ не вполне определены, и пока еще наши знания о них продолжают расширяться.

Медленные осцилляции — это серия пиков и постепенных спадов в активности головного мозга, называемых состояниями подъема и спада. Каждая из таких полуволн может длиться от 0,5 с до десятков секунд. Как полагают (Destexhe *et al.*, 2007), полуволна подъема определяет период активности мозга, напоминающий бодрствование. При состоянии подъема нейроны свободно передают сигналы друг другу, т. е. происходят тета- и гамма-взаимодействия. Напротив, состояние спада соотносят со снижением таламокортикальной деятельности до исходного уровня. Следовательно, состояние подъема МВС можно рассматривать как активное, сходное с бодрствованием, тогда как состояние спада, видимо, подавляет большинство межнейронных взаимодействий. Наиболее характерным признаком МВС могут служить периодические, происходящие через каждые несколько секунд, состояния спада, которые прерывают сходные с бодрствованием состояния подъема на период, достаточный для того, чтобы предотвратить интегративную обработку. Представьте, как сильно бы мешала нормальному процессу мышления и разговора необходимость делать паузу через секунду в обычном разговоре.

Полагают, что МО группируют более быстрые волны — тета-, альфа-, бета- и гамма-волны. Аналогично тому, как медленные приливы и отливы в океане группируют шестифутовые прибрежные волны, которые расположены на верхушках этих отливов-приливов. В свою очередь, шестифутовые прибрежные волны группируют мелкие волны, создающие зябь. В море такое группирование медленными волнами более быстрых выражается в том, что мелкие волны поднимаются на вершины более медленных и более крупных. Вышеописанная иерархия волн является заманчивым упрощением, но далее будет видно, что действительно есть доказательства такого предположения.

Несложно представить физиологический механизм группирования более быстрых ритмов более медленными: состояние подъема МО вызывает массовое возбуждение нейронов, что делает более вероятной деполяризацию

нижележащих нейронов и формирование их аксональных спайков. Поэтому нейроны, участники более быстрых типов волн, получают больше сигналов по дендритам, что повышает их потенциал, приближая его к порогу деполяризации. Соответственно, медленные состояния подъема можно представлять как добавление к увеличению потенциала для большого числа нейронов, что повышает вероятность возбуждения и взаимодействия между ними. Состояния спадов действуют противоположным образом. Подобный очень общий эффект медленных волн может реализоваться через объемное проведение, с помощью широко распространенной нейромодуляции или путем синаптического межнейронального проведения сигнала (гл. 3).

5.1. Некоторая умственная активность происходит даже во время медленноволнового сна

При пробуждении в период медленноволнового сна люди примерно в половине случаев рассказывают о продолжающихся умственных процессах. Стериэйд (Steriade, 2006) писал: «Вопреки утверждению, что сны происходят только в фазу БДГ, в серии исследований, начавшихся с 1960-х гг., выявлено наличие процесса мышления, характерного для сна в фазе медленноволнового сна. Мысление в медленноволновом сне рациональное, с повторами, а в фазу БДГ внутренние восприятия яркие, мышление становится нелогичным, эмоции более выражены». В фазе БДГ сновидения могут занимать до 95% времени; количество сообщений об умственной активности вне данной фазы снижается до 50%. Стериэйд приходит к выводу, что «головной мозг никогда не «пустует», умственная активность имеет место во всех фазах сна» (2006).

Почему нам кажется, что глубокий сон полностью бессознательен? Возможно, потому, что способность к пробуждению снижается по мере того, как в электрической активности мозга начинают преобладать медленные волны (см. рис. 8.18). Сниженная способность к пробуждению означает, что потребуется более долгое время, чтобы проснуться; более длинный период для полного пробуждения означает, что наши воспоминания о снах будут хуже. Воспоминание может померкнуть за секунды. Некоторые люди «просыпаются очень медленно». Это указывает на тот факт, что функции их лобных долей не выходят на уровень полного бодрствования еще некоторое время после того, как их сознание уже готово к восприятию. В исследовании циркадных ритмов часть людей называют «жаворонками» (они активны утром), а других — «совами», такие люди ощущают себя утром вяло, пик их активности наступает позже в течение дня.

5.2. Порог пробуждения изменяется на протяжении сна

Глубина сна измеряется порогом пробуждения, т. е. тем, будет ли человек или животное реагировать на стимул и ориентироваться на него. Порог возбуждения повышается по мере того, как на ЭКГ растут медленные волны (рис. 8.41). Медленноволновый сон в основном происходит в первой половине ночи, а основная доля БДГ-фазы — во второй половине. На рис. 8.41 показано увеличение зон с более низкой метаболической активностью в головном мозге по мере того, как сон становится все более глубоким (что определяют по порогу пробуждения). Метаболизм зон головного мозга снижается в особом порядке, сначала в медиальных поясных извилинах, связанных с «самоопределением», и в соответствующих им таламических ядрах. В медленноволновом сне (3-я и 4-я стадии) ме-

Зоны головного мозга со сниженной активностью во время небыстрой фазы сна

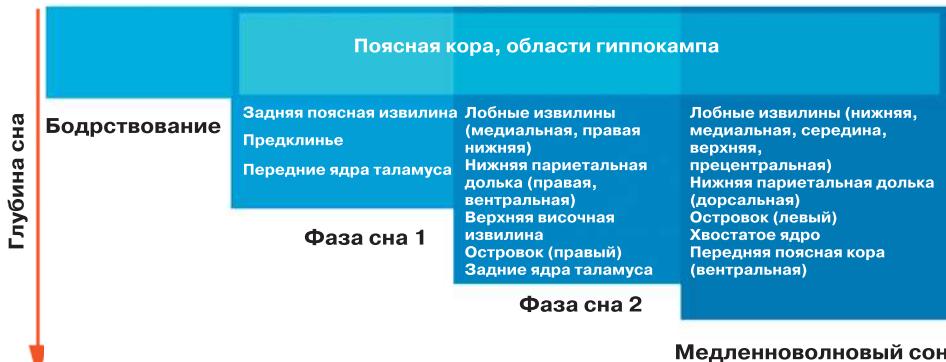


Рис. 8.41. Снижение регионарного метаболизма с возрастанием глубины сна. По мере того как порог пробуждения повышается и все сложнее разбудить спящего, на ЭЭГ наблюдаются более медленные волны, а метаболическая активность уменьшается в большинстве зон головного мозга. Однако у глубокого сна есть биологические функции, такие как «проигрывание» паттернов возбуждения гиппокампа тех эпизодов, которые произошли за истекший день. (Источник: Hobson, J.A., 2009.)

таболизм уменьшается в активных «когнитивных» зонах головного мозга. При этом сенсорная кора сохраняет относительную активность, хотя поток сенсорных стимулов блокирован таламическими переключающими ядрами.

5.3. Повторное «проигрывание» эпизодов в памяти и консолидация

Изучение влияния МВС отдельно от БДГ-сна затруднительно, поскольку данные фазы сна проходят совместно. Но все же медленноволновый сон чаще возникает в первой половине ночи, а БДГ-сон преобладает во второй половине. На этом основании исследуется консолидация в памяти после «МВС-обогащенных» и «БДГ-обогащенных» периодов. В целом, «МВС-обогащенные» периоды способствуют закреплению в памяти явных событий, тогда как «обогащенные быстрым сном» периоды закрепляют процедурные задачи и, возможно, неявные события. Отмечено увеличение количества МВС-фаз после интенсивного эпизодического обучения и БДГ-фаз после процедурных тренировок.

Другая группа исследований была сфокусирована на роли гиппокампа в захвате эпизодических (осознанных) событий в память (рис. 8.42 и 8.43). Предполагается, что эпизодические воспоминания передаются из гиппокампа в неокортекс, при этом они становятся прочными. Гиппокамп играет ключевую роль при изучении пространства, ориентировании на местности. Удалось точно определить в гиппокампе животных «клетки пространства», возбуждающиеся при прохождении конкретной точки лабиринта. Когда крыса пробегает по известному ей лабиринту, такие клетки возбуждаются последовательно. Позднее этот же паттерн возбуждения отмечался во время медленноволнового сна, при этом активировались другие области мозга, такие как таламус, неокортекс и базальные ганглии (рис. 8.42 и 8.43). Итак, мы можем регистрировать нейро-

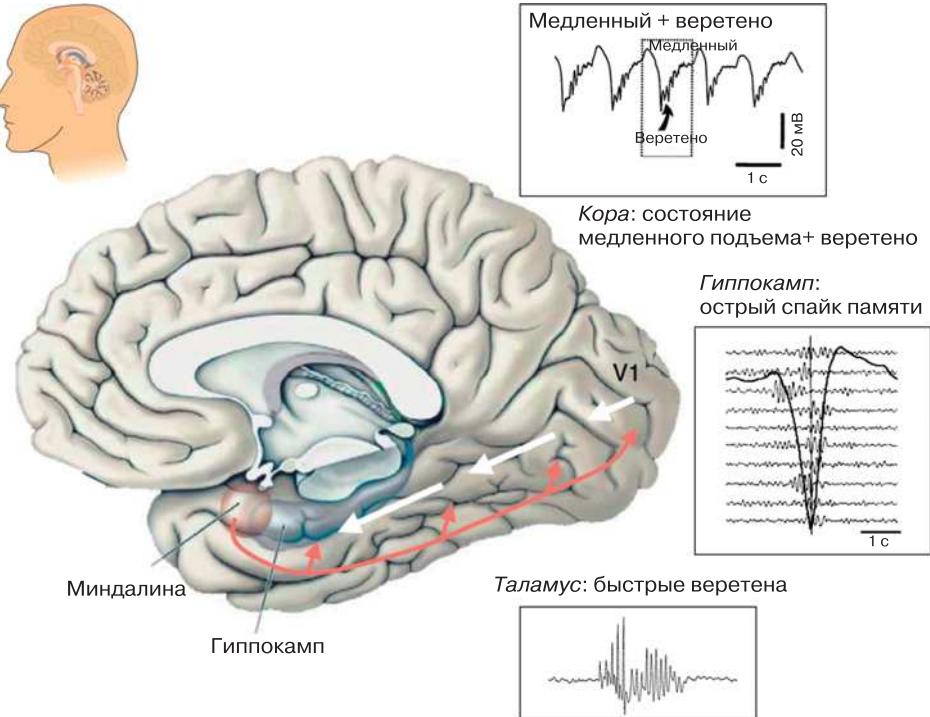


Рис. 8.42. Медленноволновый сон обеспечивает консолидацию памяти во время «состояний подъема». Предполагается, что это происходит следующим образом. Три отдела мозга работают совместно: раннее выучивание эпизодов при бодрствовании кодирует нестабильное запоминание в гиппокампе и неокортексе. Во время МВС в веретенах таламуса индуцируются состояния подъема, запускающие острые спайки гиппокампа, которые, как полагают, в конечном счете, активируют синхронизированное запоминание в гиппокампе. Так таламическая активность веретена способствует запуску следующего состояния подъема, что отображено на ЭЭГ коры. Указанные зоны работают совместно для реактивации недавно помещенных в память событий. Предполагается, что во время последующего состояния спада МВС активированные нейроны синтезируют белки, осуществляющие синаптическую пластичность для более длительного кодирования в памяти. (Источник: Steriade, 2000.)

ны крыс, последовательно задействованные при изучении этими животными местоположения; наблюдать, что их мозг вновь повторяет выученную пространственную последовательность во время МВС. Тета-ритм представляется основным ритмом, организующим и передающим между гиппокампом и неокортексом, что ведет к консолидации событий в памяти (Jensen, 2005; Buzsaki, 2002).

Ориентирование людей изучали с использованием виртуального города в видеоигре. После запоминания схемы города у испытуемых наблюдали подобную же активность гиппокампа, вновь возникающую при МВС. Количество такой реактивации коррелировало с обращениями к этим воспоминаниям на

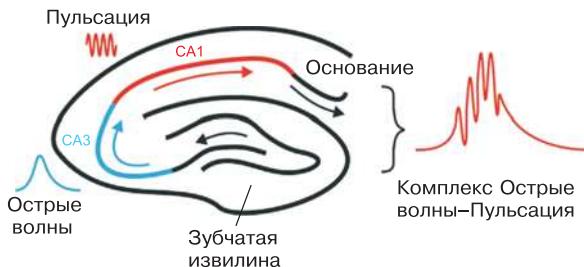


Рис. 8.43. Острые волны и пульсации в гиппокампе. На схеме гиппокампа показаны основные группы его нейронов, генерирующие Острые волны и комплексы Пульсации при активации извлечения из памяти и консолидации в неокортексе в течение медленноволнового сна. (Источник: Beenhaker and Huguenard, 2009.)

следующий день. Таким образом, результаты, полученные у человека и животных, приводят к одним и тем же основным выводам (Colgin *et al.*, 2009; Vertes and Kocsis, 1997).

Гиппокамп выполняет множество функций мозга в целом, отражая тот факт, что у первых млекопитающих он был основным отделом головного мозга. Крупная система гиппокампа участвует в ориентировании в пространстве и в выделении эмоционально значимых событий, в целенаправленном контроле поведения, кодировании и извлечении из памяти эпизодических и декларативных событий, и в консолидации при медленноволновом сне. Различные нейронные сети (CA1 и CA3) генерируют Острые волны и Пульсацию, объединяющиеся между собой (как комплекс Острые волны–Пульсация, показанный справа). Как видно на предыдущем рисунке, такие ритмы делают возможным восстановление в памяти событий, выученных при бодрствовании, и их повторение и консолидацию в неокортексе.

Одно из самых лучших доказательств консолидации в памяти медленноволнового сна получено при транскраниальной стимуляции мозга для захвата медленных осцилляций в коре. Как только такие осцилляции окажутся под контролем в опыте, возможна проверка гипотезы. На рис. 8.44 изображено, как это осуществляется. Испытуемый выучивает задание и через несколько часов засыпает в специальной лаборатории, в шапочке с электродами для ЭЭГ. Когда по ЭЭГ наблюдается естественный МВС, то расположенное на голове испытуемого электромагнитное кольцо начинает медленно пульсировать (менее 1 Гц), чтобы увеличить медленные осцилляции. Одновременное записывание отражает медленную волну в коре, наряду с типичными веретеновидными волнами таламуса и острыми волнами гиппокампа.

В дополнительном опыте проводится идентичная процедура, но без электромагнитной стимуляции, чтобы контролировать эффект плацебо. Выявлено, что транскраниальная стимуляция медленных волн во время МВС улучшает эпизодическую, но не процедурную память. Предполагают, что искусственная индукция медленных волн улучшает условия естественного МВС для консолидации памяти.

Обратите внимание, что известно несколько ритмов головного мозга, играющих существенные роли в консолидации памяти в течение МВС.

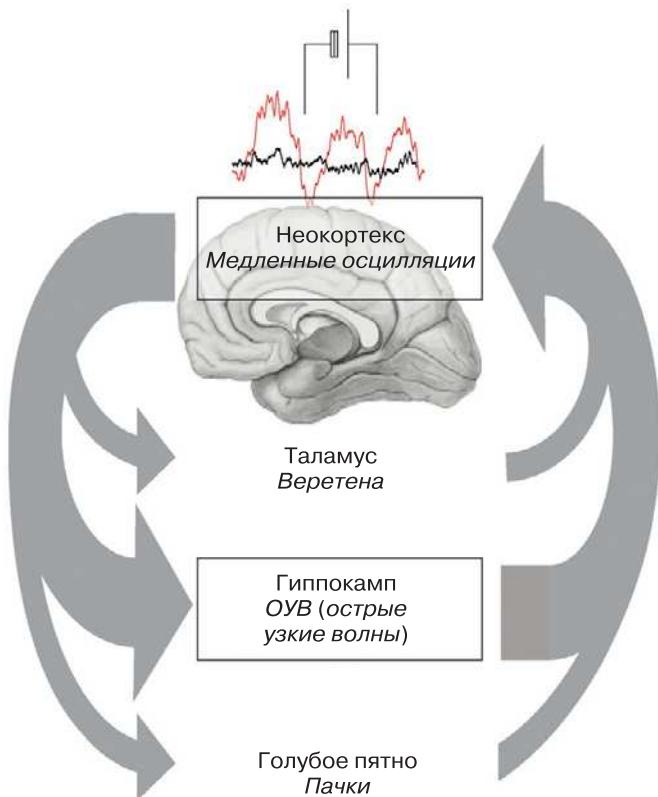


Рис. 8.44. Искусственная индукция медленных волн. Отдельные медленные осцилляции (МО) можно усилить индукцией электрического поля на голове. Следует отметить, что индуцированные МО также вызывают веретена таламуса и острые волны гиппокампа, работающие вместе для осуществления в гиппокампе извлечения из памяти и консолидации. (Источник: Marshall, Born, 2007.)

1. Медленные осцилляции (МО) при частоте менее 1 Гц, которые могут перекрываться с дельта-диапазоном в 1–3 Гц. Во время состояний подъема возможны пики МО, быстрое возбуждение нейронов и взаимодействия, очень напоминающие состояние бодрствования. Однако в течение состояний спада МВ кортекс и таламус молчат.
2. Медленные состояния подъема также группируют тета-активность, циклы которой имеют частоту 4–7 Гц. Известно, что тета участвуют в организации гиппокампом выученной информации и в передаче такой информации в неокортекс.
3. Тета-волны «группируют» активность более быстрых гамма-волн в комплексе гиппокампа, и ведут кодирование сенсорной информации в гиппокампе (например, из зрительной коры). Тета также несет сообщения из гиппокампа в лобные доли и другие зоны неокортекса во время консолидации памяти.

4. Гамма-активность (30 Гц и выше) входит в тета-активность, служит также для синхронизации нейронов гиппокампа и неокортекса. Ряд ученых считают, что именно гамма-активность несет самую детальную информацию, сгруппированную медленными осцилляциями. Теперь известно, что гамма имеют очень широкий диапазон (по некоторым оценкам 25–120 Гц, иногда с активностью даже в 600 Гц и 1200 Гц).

Во всех указанных случаях считается, что более медленные волны повышают вероятность появления следующей быстрой волны. Состояние подъема медленной волны увеличивает тета; тета увеличивает гамму; гамма вызывает синхронное возбуждение отдельных нейронов и их групп в гиппокампе и неокортексе.

6.0. Общее сопоставление

Сознание интересовало человечество с самого начала истории. С улучшением методов изучения за последние годы достигнут значительный прогресс. В этом разделе рассмотрены некоторые популярные предположения о сознании и внимании.

6.1. Отражает ли сознание функцию глобального рабочего пространства в головном мозге?

Идея о том, что сознание отличается интегративной функцией, существует очень давно. Теория глобального рабочего пространства (ТГРП) рассматривает когнитивную структуру с явной ролью сознания человека. Согласно данной теории, содержимое сознания включает емкость быстрой интегративной памяти в головном мозге, где в каждый момент времени может доминировать только один элемент (Baars, 1988, 2002). Потенциальные события для сознания конкурируют за доступ в ограниченное рабочее пространство. В ранее описанной модели внимания такое конкурирование осуществляется посредством сети «Победителю достается все» (Itti and Koch, 2000).

По ТГРП доминирующая в данный момент информация широко распространяется по головному мозгу. Так работает нервная система, которую рассматривают как набор широко расположенных сетей, предназначенных для специальных задач. В системе такого рода координации контроль и решение новых задач могут осуществляться путем обмена центральной информацией, при этом некоторые области, например сенсорная кора, распределяют информацию по другим отделам. Такая стратегия особенно полезна в случае новых проблем, не имеющих известного решения; их можно решить совместной и\или конкурентной активацией многочисленных специализированных сетей, каждая из которых может внести вклад в решение. Описанный подход хорошо работает в компьютерных структурах большого масштаба, которые демонстрируют типичное поведение ограниченной емкости, когда информация передается путем глобального рабочего пространства (Baars, 2002).

Теперь есть много фактов, подтверждающих, что сознание — это первичный фактор для такой функции глобального доступа у человека и других млекопитающих (Baars, 2002; Dehaene, 2001). Дишаэн (Dehaene) и сотрудники использовали визуальное экранирование с целью сравнения осознанных и не-

осознанных слов с применением образа/примера, предъявляемого сразу после. Экранированные слова не осознаваемы, но не было препятствия, мешающего их увидеть. Анализ изображений головного мозга показал, что и осознаваемые и неосознаваемые слова вызывали в коре активацию зрительной зоны и зоны распознавания слов, связанных, как известно, с анализом локализации стимула, формы, цвета и идентификации слова. Однако осознаваемые слова запускали в этих зонах активность в 12 раз большую, чем идентичные неосознаваемые. Более того, осознаваемые слова вызывали гораздо большую дополнительную активность в височной и лобной зонах коры. По-видимому, связанная со стимулом активность в осознанном случае распространяется широко от зрительных областей в другие области головного мозга.

Вовлечение сознания особенно полезно, когда возникает необходимость в комбинировании и интеграции новой информации и в действовании дополнительных ресурсов головного мозга. Вероятно по этой причине эпизодическая память (память на осознанные события) имеет такое центральное размещение в головном мозге; гиппокamp и неокортекс постоянно взаимодействуют с целью сохранения и извлечения из памяти эпизодических моментов. Даже неявное обучение мобилизуется осознаваемыми стимулами, что и описано далее.

На основе ТГРП возникла проверяемая гипотеза относительно осознанных и неосознанных аспектов восприятия, обучения, рабочей памяти, произвольного контроля и личностных систем в головном мозге. Данное положение имеет значительное сходство с другими биологическими теориями, такими как нейральный дарвинизм и динамические теории функционирования головного мозга (Edelman and Tononi, 2000). Дихаэн с сотрудниками разработали экспериментально проверяемые модели по аспектам данной теории (Dehaene, 2001). Ряд экспериментов привели, в целом, к положительным результатам.

Дихаэн с сотрудниками предложили нейрональную основу архитектуры глобального рабочего пространства, что получило название нейрональное глобальное рабочее пространство (рис. 8.45). Согласно их представлению, сенсорные стимулы мобилизуют возбуждаемые нейроны с дальнодействующими кортико-кортикалыми аксонами, что ведет к рождению паттерна глобальной активности среди нейронов рабочего пространства. Любой из таких глобальных паттернов может подавлять альтернативные паттерны среди нейронов рабочего пространства, за счет чего блокируется обработка сознанием альтернативных стимулов. По модели нейронального глобального рабочего пространства, сознание представляет собой нелинейную функцию особенностей стимула (т. е. постепенное увеличение заметности стимула должно сопровождаться резким переходом нейронального рабочего пространства в соответствующий паттерн активности). Такое «вспламенение» рабочего пространства соответствует представлению, что сознание работает по принципу «все-или-ничего», а не в градуальном режиме. Глобальное нейрональное рабочее пространство применялось для моделирования ряда опытных явлений в сознании. В одном из исследований спонтанная активность рабочего пространства блокировала обработку внешних восприятий, аналогично тому как при слепоте по невниманию, когда нормальные люди, напряженно занятые умственной работой, не замечают заметного, но не относящегося к текущему занятию, стимула.



Рис. 8.45. Нейрональное глобальное рабочее пространство, подтверждающее опыты с сознанием. Дихаэн с соавторами (2001) предложили модель нейронального глобального рабочего пространства, относительно длиннодистантного взаимодействия в коре предлобной зоны. Другие специализированные области коры избирательно включаются в рабочее пространство сознания. Большая часть сетей мозга активируется автоматически (бессознательно). Эта модель объясняет основные функции головного мозга, например перцепционную категоризацию и долговременную память, а также опытные парадигмы, такие как мигание внимания и зрительное обратное маскирование. (Источник: Dehaene, с разрешения.)

Известен подобный феномен — мигание внимания, при котором люди не могут заметить стимул S2, предъявленный им в коротком временном интервале (100–500 мс) после первого стимула S1. В данном рассмотрении модели нейронального глобального рабочего пространства предъявление стимула S1 вызывает направленные вверх и вниз сигнальные потоки, приводя к длительной активности, которая может лежать в основе сознательного ответа на стимул у человека. Но при предъявлении S2 сразу после S1 происходит активация только исходящих потоков, так как глобальная активность сосредоточена на S1. Такая задержка длительной активности, связанной с S2, может отражать недостаток доступа в сознание во время эффекта мигания внимания.

На сегодняшний день такое представление подтверждают работы разных исследователей. Наиболее яркой, наверное, можно считать гипотезу трансляции. Согласно этой гипотезе, наполнение сознания мобилизует множественные источники головного мозга, в таком процессе идет глобальное распределение

информации (и в мозге, и в исходных моделях искусственного интеллекта, где использовалось глобальное рабочее пространство). В «модели общества» головного мозга, сравнимой со всемирной паутиной Интернета, детали обработки информации происходят в большом числе локальных нейронных сетей. Роль глобального рабочего пространства, как чата в Интернете, состоит в обеспечении взаимодействия между множественными потоками целенаправленных процессов, и в распространении доминантных сообщений среди этих потоков, потенциально конкурирующих между собой. Как и в случае чата в Интернете, некоторые «голоса» будут доминировать над прочими, наиболее часто доминирующие получают наиболее широкое распространение. Одновременно множественные потоки обработки выходят из чата или, в данном случае, — вовне, из глобального рабочего пространства.

Определенное число фактов указывает на то, что осознанное познание четко связано с широким распространением кортикалной активности, в основном в направлении лобно-теменной и срединной височной зон (см. гл. 1). Необходимо применять условия сравнения при неосознании в экспериментальных проверках любой теории о функциях сознания. По имеющимся сейчас данным, при таких условиях активируются только локальные зоны, например локальный зрительный процесс. Эти результаты согласуются с ТГРП, которую разделяют ныне ряд ученых и философов (Baars, 2002). Баарс и Франклайн (Baars, Franklin, 2005) предположили, что осознаваемые моменты крайне важны для мобилизации таких функций рабочей памяти, как повторение в уме, кодирование, извлечение из памяти и преднамеренный отчет.

Альтернативная гипотеза заключается в том, что, поскольку любое осознаваемое событие подлежит сообщению, предлобно-теменная составляющая может быть связана с готовностью к такому сообщению, а не с осознанным опытом как таковым. Такую альтернативу крайне сложно экспериментально проверить окончательно. Но по мере того, как наше понимание разных функциональных зон коры становится все лучше, такая возможность может стать реальностью.

Большое число фактов свидетельствует в пользу того, что сознательные события отражаются в более широкой кортикалной активности, нежели соответствующие сравнительные случаи. И главный теоретический вопрос заключается в выяснении вклада лобно-теменной активности в сознательное восприятие.

Бессознательные состояния отражают другую сторону гипотезы глобальной трансляции: при таких состояниях в лобно-теменной области отмечают сниженный метаболизм в глубоком сне, коме, вегетативных состояниях, при потере сознания у эпилептиков и при общей анестезии (Baars *et al.*, 2005; Blumenfeld, 2008). Мы наблюдаем твердые доказательства этого.

На рис. 8.46, заимствованном из работы Кантеро и соавторов (Cantero *et al.*, 2005), представлена длиннодистантная синхронизация гамма-ритма, отражающая быструю передачу информации и четко возникающая при пробуждении, но не во время МВС или быстрого сна. Это исследование проведено на эпилептиках перед операцией с имплантированными интракраниально электродными матрицами, т. е. при максимально возможном на сегодняшний день отношении сигнал/шум. Следует обратить внимание, что длиннодистантная синхронизация гамма отмечается в неокортике, а также между гиппокампом и корой.

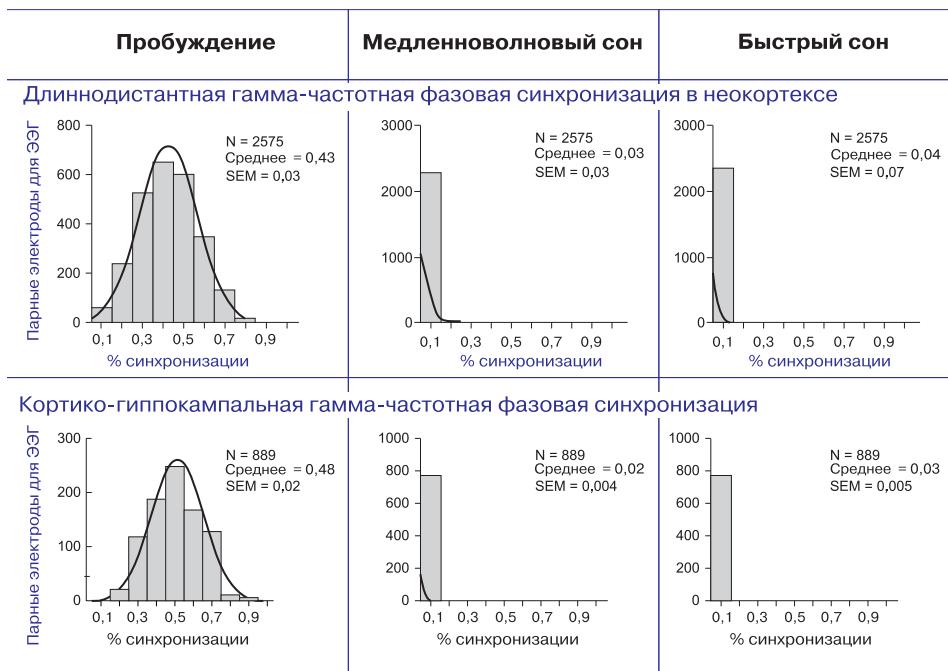


Рис. 8.46. Длиннодистантная гамма-синхронизация при пробуждении, МВС и быстром сне. В верхнем ряду приведены ЭЭГ неокортица, в нижнем — ЭЭГ гиппокампа-коры. При пробуждении гамма-синхронизация стойкая, в среднем около 50%. Гамма-активность считается в интервале 35–58 Гц. Горизонтальная ось отражает долю от всех возможных сочетаний электродов, показывающих синхронизацию. (Аналогичные данные получены для статус-зависимой местной гамма-когерентности.) (Источник: Cantero *et al.*, 2005.)

Как уже упоминалось выше, считается, что гамма-активность переносится на медленных волнах. Особенно важным является домен в 100 мс, так как это минимальное время для интеграции в сознании при восприятии примера. Таким образом, два дискретных сенсорных события любой модальности могут быть интегрированы в единое явление в сознании, только если они отделены друг от друга не более чем в 100 мс (приблизительно). Интервал от 100 мс увеличивается при восприятии речи, музыки и танца, когда отдельные явления интерпретируются гораздо более протяженной цепи. Но интервал 100 мс хорошо выполняется для таких отдельных явлений, как быстрые щелчки, краткие звуки, вспышки, сенсорные постукивания и т. д. В других источниках также выявлены значения 100 мс или серия 10 Гц для микросостояний сознания на основе данных ЭЭГ и других (Freeman, 2006; Lehmann, 2010).

В этой связи очень интересен факт того, что Доэсбург с коллегами (Doesburg *et al.*, 2008) обнаружили при записи зрительных стимулов путем магнитной энцефалографии гамма-синхронизацию именно приблизительно в 100 мс на больших областях коры в ответ на латерализованные зрительные сигналы. Именно это и следует ожидать при «передаче» в сознании мгновенных зрительных входных сигналов (рис. 8.47). При этом в первые 200 мс после стимула

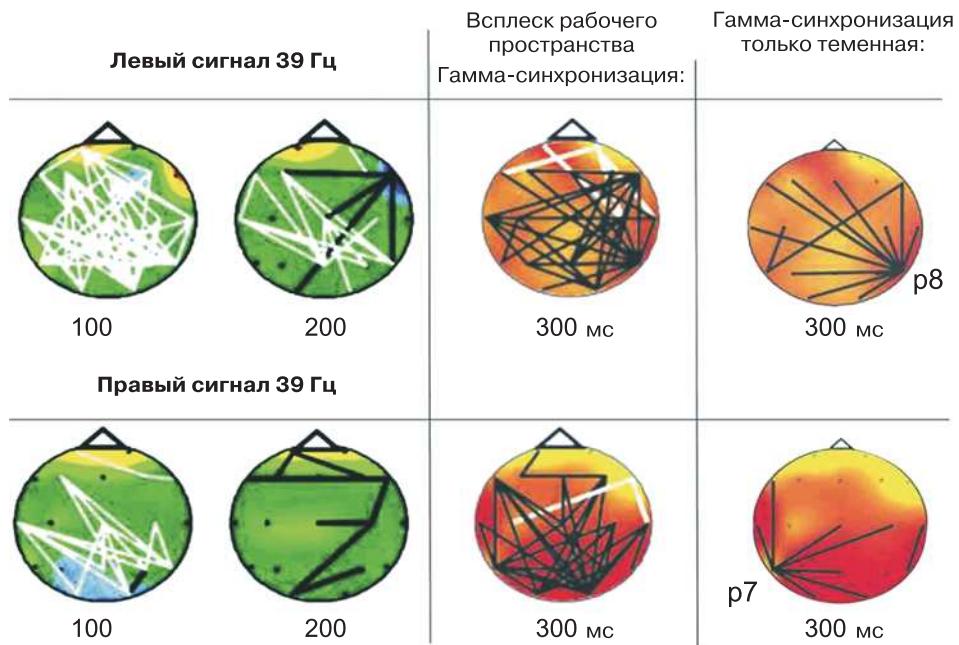


Рис. 8.47. Момент активации сознания? Доэсбург (2007) с помощью магнитной энцефалографии наблюдал всплеск гамма-синхронизации большого диапазона через 300 мс после начала визуального стимула, латерализованного справа или слева. Значимая синхронизация на 39 Гц между положениями рецептора показана черными линиями, десинхронизация показана белыми линиями. Зрительный стимул предъявляли справа или слева. Через 100 и 200 мс преобладала десинхронизация, отмечены некоторые осцилляции длиннодистантной синхронизации (черные линии). На 300–400 мс преобладает синхронизация в многочисленных местах связывания. В крайней справе колонке показаны только теменные рецепторы. Черные линии указывают на высокую синхронизацию контралатерально к зрительному стимулу, что и ожидалось на основании перекрестной анатомии коры. Видно, что из теменных источников (P7 слева и P8 справа) активность распространяется как к расположенным на той же стороне, так и к контрлатеральным зонам коры. Эти факты согласуются с гипотезой о глобальном транслировании на весь мозг в течение момента осознания длительностью около 100–300 мс. Поскольку циклы тета и альфа примерно подходят по этому параметру, предполагается, что альфа или тета могут переносить синхронизированную гамма-активность кратно в 100-мс всплесках. (*Источник:* Doesburg *et al.*, 2007.)

синхронизация отсутствует, но в интервале от 300 до 400 мс происходит взрыв гамма-синхронизации по всему головному мозгу (синхронизация происходит с минимально возможным временем задержки, используется здесь как наиболее общий термин). В крайней справе колонке рис. 8.47 приведены теменные воспринимающие структуры на противоположной стороне коры по отношению к зрительному сигналу (т. е. контрлатерально), где происходит моментальный взрыв гамма-синхронизации примерно в районе 100 мс, что виртуально и является картиной «глобального транслирования» в головном мозге. Описанные

данные согласуются и с результатами других исследований, где показана особая роль тета- и альфа-сигналов, так как эти медленные типы волн осцилируют около 10 Гц, чем могут давать подходящие волны-переносчики для быстрых осцилляций гамма синхронизации.

Из разных источников имеется несколько подтверждений того факта, что когерентные гамма-всплески связаны с моментами восприятия в сознании и имеют ритмы в районе тета или альфа. С целью проверки того, применимо ли это к сознательным явлениям, и что обратное не является необходимым, в ряде лабораторий использовали бинокулярную конкуренцию, зрительное обратное экранирование, мигание внимания и другие методы. Доэсбург с коллегами (Doesburg *et al.*, 2009) применили бинокулярную конкуренцию для «выявления динамики крупно-масштабных осцилляций нейросетей при опосредовании зрительного восприятия». Их заключение: «Предположим, что отдельные моменты восприятия реализуются временной синхронизацией гамма-волн связанных кортикальных зон; дезинтеграция и повторная интеграция таких ансамблей отслеживает время для продолжающихся тета-осцилляций.»

С помощью нескольких иных экспериментальных подходов и методов анализа Жиллард и его сотрудники (Gaillard *et al.*, 2009) пришли к следующим выводам: «Неосознанная обработка маскированных слов наблюдалась во многих зонах коры,... но не было когерентой длиннодистантной активности нейронов, поэтому предполагается наличие в этом случае быстро затухающей волны прямой положительной связи. Напротив, при осознанной обработке немаскированных (осознаваемых) слов отмечена конвергенция четырех четких нейрофизиологических признаков: стойкие изменения напряжения, особенно в предлобной коре, большое увеличение спектральной силы в гамма-полосе, прирост в длиннодистантной синхронизации фазы в бета-диапазоне и возрастание в обусловленности Грейнджа большого диапазона. Мы считаем, что все это служит основой для формирования четких окон в одном и том же рассредоточенном состоянии сознательной обработки».

На рис. 8.48 представлено принципиальное различие между условиями сознаваемых и неосознаваемых стимулов в экспериментах, проведенных Жиллардом и его сотрудниками. Это различие представляется одиночным высокочастотным скачком синхронизации сразу после 20 Гц, и в районе от 400 до 500 мс после начала действия стимула. На данном графике показана разница между условиями сознательными и бессознательными (что носит название «немаскированный эффект», так как контроль был зрительно обратно маскирован и являлся неосознаваемым стимулом).

На сегодняшний день совпадение между данными из разных источников является удивительным. При тщательном мониторировании головного мозга, особенно при применении чувствительных методов, таких как внутричерепная регистрация, наблюдается краткая гамма-синхронизация между удаленными зонами коры при условиях сознания, но не в точно соответствующих им неосознаваемых условиях. Такая гамма-синхронизация, видимо, переносится некоторыми более медленными формами волн в домене частот тета-альфа. Сходные эффекты отмечены в различных исследованиях, описанных в данной главе. Похожие типы активности на макроуровне можно получить на поверхностной ЭЭГ или МЭГ, по изменениям состояния сознания во время сна, в других бес-

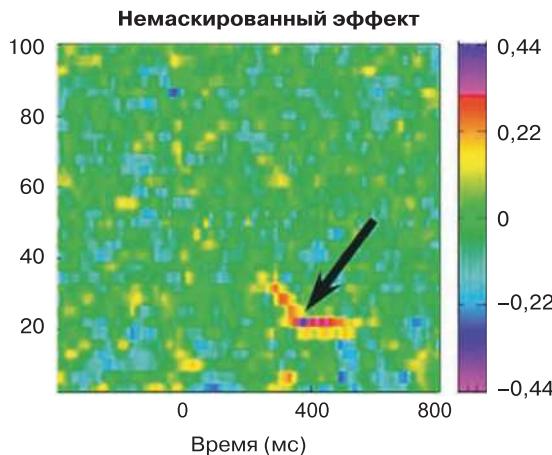


Рис. 8.48. Длиннодистантная гамма-синхронизация в осознаваемом, но небессознательном видении. Различие между сознаваемым и неосознаваемым зрительным входным сигналом показано в данном эксперименте кратким, но достоверным статистически всплеском длиннодистантной гамма-синхронизации несколько выше 20 Гц (стрелка). Результаты четырех конвергентных методов указывают на различие между этими двумя состояниями, включая обусловленность Грейнджа, что позволяет статистически вычесть обусловлено связанные активности в комплексе и в параллельных временных сериях, постоянно наблюдаемые в головном мозге. (Источник: Gaillard *et al.*, 2009.)

сознательных условиях и в ряде когнитивных тестов. Учитывая совпадение результатов разных исследований, можно уверенно заключить, что формирующееся сейчас понимание этих актуальных аспектов кажется верным.

6.2. Передача сигналов повторным входом и степень интеграции осознаваемых явлений в головном мозге

Таламокортичальный комплекс обладает интерактивной связностью по сравнению с другими структурами, например с мозжечком, и поэтому именно эта часть головного мозга стоит в центре описания в данной главе. Джеральд Эдельман (Gerald Edelman) с сотрудниками провели детальные теоретические исследования таламокортичальной системы в рамках теории нейродарвинизма (НД). Согласно НД развитие головного мозга и его динамика по природе своей соответствуют селекционизму, а не инструкционизму, в отличие от компьютеров с их четкими инструкциями в символах.

Селекционизм обладает четырьмя основными признаками, аналогично видам живых существ.

1. Набор элементов (нейроны, синапсы, или динамические ансамбли клеток) обладает разнообразием, как популяции нейрональных групп в головном мозге.
2. Такие элементы могут размножаться или увеличиваться в числе.
3. Процесс селекции действует на основе разнообразия; например разный успех при размножении способствует отбору определенных потомков.

4. «Вырождение» или функциональная избыточность, способность разных сочетаний элементов выполнять одну и ту же функцию, в таких системах является врожденной. Функциональная избыточность — стандартный признак технических систем, а также обычная черта живых организмов.

В головном мозге селекционизм применим и к нейрогенезу, и к сиюминутному функционированию. Отбор в головном мозге ведется по ценности, отражающей особенность данного события, она может быть положительной и отрицательной. Ценность аналогична давлению отбора в эволюции. В головном мозге в это включается удовольствие, боль и эмоциональная окраска. В конечном счете, согласно НД, пространственно-временная координация в головном мозге запускается путем повторного входа сигналов, рекурсивного обмена сигналами между зонами нейронов на протяжении реципрокных связей с массовым параллелизмом.

Согласно представлению Джеральда Эдельмана, эволюционно нервные системы, лежащие в основе сознания, возникали в результате их способности к параллельной интеграции большого числа сенсорных входов и двигательных выходов. Это делало возможным различение сенсомоторных сигналов в многомерном пространстве, способствуя выбору адаптивного поведения. Первичное (сенсорное) сознание связано с взаимодействием между перцепционной категоризацией и памятью; при этом первичное сознание работает со ссылкой на наличие мультимодального фона перцепционных и моторных событий. Оно обеспечивает животное избирательной селективностью, приспособляемостью и способностью планировать.

Эдельман, как и другие теоретики, различал «первичное» сознание и «высокоорганизованное» сознание, связанное у людей с языком, временной устойчивостью, автобиографичной памятью, а также способностью представлять и планировать будущее.

В гипотезе динамического ядра Эдельман с сотрудниками (2000) предположили, что любое конкретное событие сознания сочетает на высоком уровне информационно-обогащенное разделение и интеграцию. Нейрональные механизмы сознательного опыта включают в себя функциональный кластер в таламокортиkalной системе, в пределах которого повторные межнейронные взаимодействия приводят к серии отдельных состояний. Границы динамического ядра со временем могут изменяться: одни нейронные группы будут его покидать, другие же будут в него включаться.

Согласно заключениям исследователей Тонони и Эдельмана (Tononi, Edelman, 2000), высокие значения параметра, называемого «степень интеграции нейронов», характеризуют события в сознании. Параметр С отражает степень того, насколько динамика нервной системы интегрирована и дифференцирована. Модельные исследования позволили считать, что таламокортиkalная система хорошо подходит для формирования динамики высокой степени интеграции нейронов.

Тонони предположил, что сознание соответствует способности нервной системы к интеграции информации, определяемой формально как комбинирование большого набора состояний, таких как рассматривание объекта наподобие монитора компьютера. Такое информационно-теоретическое сравнение основывается на идее о том, что любое происшествие в сознании тотчас вычеркивает

возможности большого числа альтернатив и поэтому является высокоинформационным выделением. Тонони выдвинул формальный критерий степени сознания, возможного в данной системе, — критерий *фи*, определяемый как количество причинно связанный информации, которая может быть интегрирована через самое слабое звено данной системы. В рамках этой теории, сознание, измеряемое по *фи*, характеризуется как предрасположенность или потенциальная возможность. И степень интеграции нейронов, и *фи* можно рассматривать как меру пространственного аспекта в балансе между дифференциацией (разделением) и интеграцией в нервной системе.

Сет и его сотрудники (Seth *et al.*, 2006) выдвинули важные дополнительные критерии динамики нейронов для оценки других аспектов вышеуказанного баланса, в том числе степень интеграции во времени (временная степень интеграции) и по разным уровням описания (рекурсивная степень интеграции). Временная степень интеграции отражает тот факт, что сознание простирается во времени несколькими способами. По данным многих работ, необходим интервал в 100 мс для встраивания сенсорного стимула в сценарий сознания, потенциалы готовности нейронов могут появляться за несколько сотен миллисекунд до осознания намерения действовать. Рекурсивная степень интеграции отражает то, что головной мозг обладает организацией на множественных уровнях, от молекулярных контактов в пределах отдельных синапсов до повторных взаимодействий между различными областями мозга. Для адекватного описания нейрональной динамики, касающейся сознания, может понадобиться сочетание критериев.

Исследователи Эдельман, Тонони и Спорнс предположили, что из четырех возможных таламокортичальных паттернов способов связи (рис. 8.49) тем паттерном, который реализует функции сознания, является указанный справа, названный степенью интеграции. Аппарат связывания, организованный полностью случайным образом, неспособен поддерживать специфичность содержания.

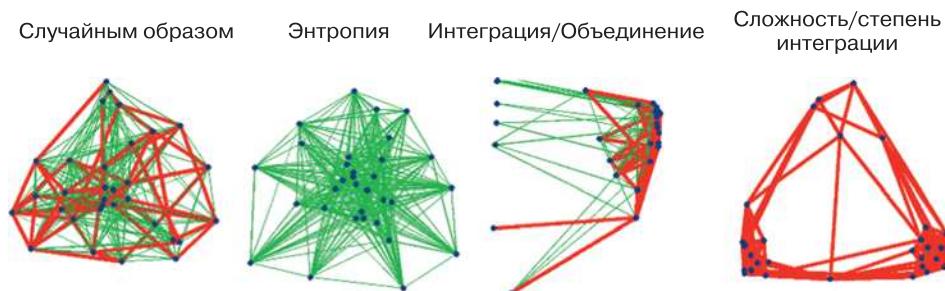


Рис. 8.49. Четыре возможных таламокортичальных паттерна способа связи. За последние годы произошел прогресс в понимании паттерна соединения в центральных отделах мозга, таламокортичальной системе. Некоторые предположения о состоянии сознания и его наполнении включают и утверждения о типе динамического соединения, которое может быть необходимо для мозга в сознании. К примеру, такие предположения нацелены на объяснение того, почему мозжечок не считается поддерживающим объем сознания, в то время как кора больших полушарий и таламус в комплексе это осуществляют. (Источник: Sporns and Tononi, 2002.)

жимого; система энтропии будет терять информацию. Третий из возможных паттернов, Интеграция/Объединение, очень полезен в некоторых биологических функциях, но не обладает высоким уровнем гибкости, характерным для функций сознания в головном мозге. Степень интеграции — формальный критерий, учитывающий многомерную различимость между разными входами и выходами, он также способен интегрировать очень большое количество таких состояний единым образом. Вышеизложенные предположения можно formalизовать, они были проверены на детальных моделях таламокортичальной системы, мозжечка и других структур головного мозга (Izhikevich, Edelman, 2009).

6.3. Требуется ли для сознания личное познание?

Интуитивно большинство из нас считает, что опыт сознания включает и «личное познание» — свою точку зрения на мир, которая может поддерживаться теменными и предлобными зонами коры (Baars *et al.*, 2005; см. гл. 12). Повседневно мы говорим: «Я проснулся», «Я вижу чашку кофе», «Я потерял сознание», «Не могу себя контролировать» и т. д. Но существует огромное количество литературы по философии, которая критически оценивает такую идею. На протяжении многих лет «наблюдение над собой» высмеивалось как «заблуждения маленького человека». Проблема, по мнению критиков, заключается в следующем: чтобы наблюдение над собой имело смысл, наблюдателю необходимо сесть в головной мозг, наблюдая за входящим сенсорным потоком. Но чтобы такой маленький наблюдатель внутри мозга имел смысл, он также потребует маленького наблюдателя внутри себя, и так до бесконечности. Такое бесконечное обратное движение ничего не объясняет.

Однако не все варианты наблюдения над собой ведут к бесконечной регрессии (Baars, 1988). Возможна исполнительная способность в лобных и теменных долях, где заложена интерпретация информации от органов чувств в терминах, важных для принятия решения, например: «Для меня это хорошая новость? Если нет, какой ущерб это может принести? Следует ли убегать? И буду ли я испытывать смущение, если убегу?». Имеется много доказательств существования исполнительной нейронной сети в головном мозге человека (гл. 12).

Ученые могут сейчас вновь обратиться к идеи исполнительного «Я». Зоны лобной доли головного мозга, показанные на рис. 8.50, совпадают с поврежденными в классическом случае Финеаса Гейджа и с лобными зонами других пациентов, страдающих от радикальных изменений личности и нарушенного самоконтроля. Чувство действия в произвольном контроле также зависит от медиальных и латеральных лобных зон, а правая теменная зона — решающая для «перспективы себя» в неврологическом состоянии теменного игнорирования (Baars 2002; Baars *et al.*, 2003)*.

Необходима ли «Я-система» для опытов сознания? Появляющаяся литература может дать нам первую научную зацепку по этим вопросам.

Одной из областей мозга, поддерживающих «перспективу/проекцию себя» и чувство личного действия в контроле действия, может быть задняя теменная кора. Эта же область может быть вовлечена в потерю сознания во время наркоза (Alkire, Tononi, 2008).

* Имеется в виду феномен игнорирования (синдром Балинта) при поражении теменной доли правого полушария. — Прим. ред. перев.

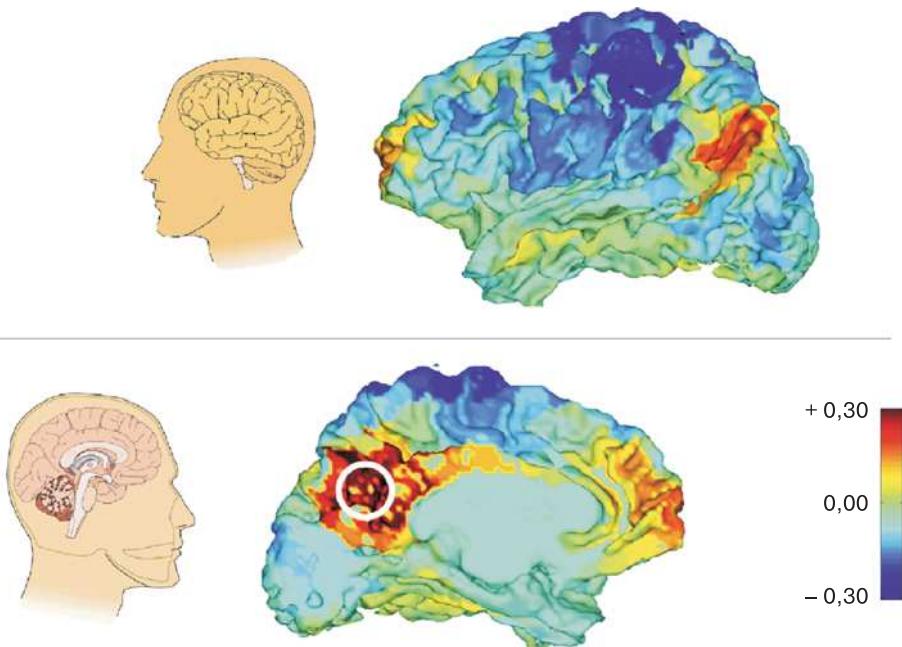


Рис. 8.50. Предлобная медиальная зона может отвечать за осознание «себя как наблюдателя». Связанные с собственной личностью зоны коры также являются как бы транспортными узлами с плотным движением, что выявлено по картирующим исследованиям белого вещества — основных сигнальных узлов и дорог в коре и таламусе. Соединения в головном мозге имеют связь с математикой «маленького мира» как структурно, так и функционально, что исчисляется «сигнальными потоками перевозок». (Источник: Hagmann *et al.*, 2008.)

Вильям Джеймс указывал, что «Я как наблюдатель» не совпадает со «мной» как *объектом* восприятия и мысли. То есть «Я» — это не лицо, которое мы видим в зеркале, и не воплощенное представление о нас таких, какими могут нас видеть другие. Скорее «Я» — это точка зрения воспринимающего человека, произвольно действующего и думающего. Вполне возможно, что «Я» — умозаключительная сущность, и даже нечто мифически или культурно приобретенное. Ведь люди постоянно делают умозаключения о разного рода несуществующих объектах, и сам по себе факт того, что мы заявляем о существовании чего-либо, не доказывает, что это действительно существует. Однако перспектива «Я» представляется универсальной и фундаментальной в разных культурах. У маленьких детей с самого раннего возраста есть сенсомоторное представление, и, вероятно, эмоциональное. Большая часть наших эмоций связана с впечатлениями от нашего собственного благополучия или опасности при познании себя. Чувствование боли — это то же самое, что негативная оценка при познании себя. Считается, что такие эмоции, как стыд, вина и гордость, являются «эмоциями самосознания», т. е. чувствами, отражающими, по нашему представлению, восприятие нас обществом.

6.4. Почему сознаваемые события подлежат регистрации?

Наши знания о том, что люди обладают сознанием, основываются на том, что они нам об этом сообщают. Это, к счастью, в большинстве случаев совпадает с нашим собственным опытом, по крайней мере в перцепционном мире. Любая научная теория должна, в конечном итоге, объяснить и свои исходные данные. Но до сегодняшнего дня предпринято лишь несколько попыток объяснения того, почему осознаваемые события подлежат регистрации.

Объяснение, отчасти тривиальное, состоит в том, что вперед направленное «глобальное транслирование» перцепционного содержимого из сенсорной коры к лобно-теменным зонам также активирует зоны речи, в том числе поле Брука, необходимые для сообщения событий в сознании. Но такое объяснение не вполне подходит. Люди, страдающие афазией, все равно могут регистрировать события сознания; даже парализованные люди могут движением глаз выбирать буквы на большом экране-клавиатуре, тем самым «печатать» разговор.

На более глубоком уровне объяснения можно сказать, что на перцепционные объекты и события можно указать, и это способен проделать даже очень маленький ребенок. Дети со взрослым постоянно играют в игру типа «Посмотри! Вот игрушка!» и позднее «Посмотри! Вот (и название предмета)». Очевидно, важной составляющей взросления является узнавание общей социальной и межличностной реальности объектов, событий и людей. В базовых когнитивных терминах можно считать, что сознание тесно взаимосвязано с тем, что в лингвистике называют *deixis*, — область объектов, на которые можно «показать». Определенное количество лингвистических выражений обслуживаются процессом *deixis*, что может быть фундаментальным аспектом совместной социальной реальности людей. *Deixis* включает мир восприятий, а также социальный мир, и даже общее представление о невидимом мире. Дети могут, например, беседовать о Санта-Клаусе и фее.

С философской точки зрения, сознание может играть роль в объективации — создании мира объектов, обладающих известными или согласованно принятыми свойствами, которые сохраняются во времени. Важно, что дорсальный поток зрительной коры прямо не ведет к сознательному выходу, хотя является существенным как для пространственной локализации себя, так и для таких действий, как доставание чего-либо. Следовательно, не все зрительные события могут быть воплощены в объекты, не все они обязательно превратятся в объекты в сознании. И действительно крайне важно, что дорсальный иентральный зрительные потоки должны быть разделены друг от друга, чтобы не было интерференции между четко обозначенными по времени зрительно-двигательными действиями.

Объективация — превращение событий в стабильные объекты восприятия или мысли — тоже является важным компонентом мышления людей. Люди постоянно совершают логическую ошибку овеществления, превращая абстрактные понятия, например «демократия», в как бы реальные сущности. Такой процесс иногда полезен, но может привести к заблуждениям. Также мы постоянно замораживаем динамические события, такие как аспекты экономики, биологии и физики, обращаться с которыми следует более точно с помощью математических методов для быстро изменяющихся объектов. Расчеты Ньютона разрабо-

таны строго для описания динамических явлений, которые можно маркировать словами только при очень большем упрощении. Благодаря многочисленным математическим разработкам стало возможным измерять и описывать динамические системы (например головной мозг) с высокой точностью. Однако человеческий язык и наше восприятие не успели за темпом математических усовершенствований. Мы по-прежнему говорим об «экономике» и «головном мозге» по сути в статистических понятиях.

Возможно допустить, что как минимум такая избыточная логическая ошибка овеществления отражает стиль восприятия и мышления нашего сознания относительно окружающего мира. Мы биологически приговорены к «мышлению вентральным потоком», хотя наша математика и может иметь дело с более динамическим миром, чем тот, с которым большинство из нас соприкасается ежедневно.

Ответы на вышеизложенные вопросы появляются в исследованиях по когнитивной нейронауке. Поэтому становится важным задавать такие вопросы с максимальной точностью и не считать регистрацию сознаваемых событий доказанной, само собой разумеющейся.

6.5. Факты по необычным состояниям

Три основных состояния суточного цикла могут представлять собой хорошее основание для анализа необычных явлений — вызванных приемом препаратов, психическими расстройствами, и состояний, которых можно достичь после многолетних тренировок, медитации и йоги. В истории и литературе есть много описаний необычных состояний рассудка. Но ученые настороженно относятся к необычным заявлениям. Известно, что такие методы, как неврологическая обратная связь и гипноз, обладают выраженными эффектами, но наше понимание о связанных с этими методами процессах в головном мозге и результатах еще недостаточное. Легко ошибиться и занять позицию чрезмерного скептицизма в данном вопросе или же, напротив, относиться очень легковерно; настоящие ученые должны быть восприимчивы к новым идеям, но при этом полагаться на строгие доказательства.

Ряд мистических наблюдений связывают традиционно с эпилепсией, в том числе известный случай с Ф. Достоевским, который страдал от этого недуга и описывал сильные мистические «ауры» перед припадками. Первый труд по эпилепсии приписывают греческому врачу Гиппократу (V–IV в. до н. э.), название которого — «Об эпилепсии». Обычные больные-эпилептики описывают измененные состояния сознания, что ассоциировано с гиперсинхронизацией ЭЭГ, даже без явных припадков (см. рис. 8.5). Большая часть таких измененных состояний воспринимаются больными как неприятные. Поскольку гиперсинхронизация меняет работу таламокортикальной системы, поскольку может существовать связь между измененными субъективными состояниями и ритмами головного мозга.

Эффекты психоактивных препаратов сравниваются со снами наяву, часто это яркие зрительные галлюцинации, ложные убеждения, действия как во сне, мощные эмоциональные столкновения, сложности с осознанием течения времени, и резкие разрывы от «эпизода» к «эпизоду». Аналогичные наблюдения известны как результат действия разных психотропных соединений, в том числе ЛСД, марихуаны, и традиционных растительных препаратов. Структурно

похожи между собой молекула ЛСД и серотонин, основной нейромодулятор, участвующий, как известно, в сновидениях быстрой фазы сна. Однако связь между психоделиками и нормальными снами пока остается гипотетической.

Мании и галлюцинации — характерные симптомы психоза, который может быть очень опасен. Часто первое проявление шизофренического расстройства происходит в конце подросткового периода или в молодости, что нередко совпадает с крупными изменениями в жизни и стрессом. Как полагают, использование марихуаны у предрасположенных людей может повысить у них риск развития шизофрении. И все же, несмотря на десятилетия исследований в этой области, шизофрения продолжает оставаться нераскрытым тайной.

Главное различие между психозом и приемом психоделических препаратов в развлекательных целях заключается в том, являются ли желаемыми возникающие очень необычные ощущения. Препараты для развлечения уже по определению служат для получения необычных ощущений. При психозах бред и галлюцинации часто очень расстраивающие, пугающие, и нежелаемые. Они возникают неожиданно, влияют на обычное течение жизни, могут появляться болезненные преследующие голоса, горестные галлюцинации пациента о себе; иногда галлюцинации носят хронический характер. Степень нежелания человека иметь такие ощущение — главное различие между психоделиками и расстройством психики. Можно привести такую аналогию: некоторым людям нравится прыгать с парашютом с самолета и высоких висячих мостов, они занимаются этим для удовольствия, выбрав подходящее время и место. Но если бы этим людям пришлось проделать то же самое против их воли, так, чтобы действия вышли из-под их контроля, то те же самые ощущения стали бы шокирующими и травматическими. Психические расстройства — это не вопрос выбора, и страдающие от них люди не могут по своей воле их остановить.

С другой стороны, на протяжении тысячелетий человечество стремилось достичь некоторых экстраординарных состояний. С этой целью было перепробовано множество методов, в их числе использование растений с психотропными эффектами, длительное голодание, алкогольное опьянение, многолетние физические и умственные тренировки, методы визуализации, преднамеренная дезориентация, условия высокогорья, гипоксии, членовредительство (самокалечение), бурная сексуальная жизнь, ритуалы, прозрачность снов, ритмические танцы, кружение, монотонное песнопение и музыка, гипноз, разобщающие травмы, лишение сна и изоляция от общества. Многое из вышеперечисленного остается настолько же неясным сегодня, как и столетия назад. В буддизме и ведаизме верят, что люди могут и должны менять свое состояние сознания и ощущение себя. Отражение такой веры можно встретить в разные эпохи и в разных местах.

Отчеты людей, испытавших измененное состояние сознания, неубедительны для скептиков. Простые вопросы людей о том, сделало ли их то или иное занятие более счастливыми или более расслабленными, не могут быть убедительными доказательствами. К таким же отзывам может привести и прием сахарных пиллюль. Почти у каждого занятия есть сторонники, не склоняющиеся на похвалы. При этом возможны и правдивые отчеты от искренних и проницательных участников. Но не подлежащие проверке описания частных опытов измененных состояний сознания не приводят к прогрессу в науке.

Для скептиков более убедительны данные по головному мозгу при необычных состояниях, ведь люди не могут контролировать состояние головного мозга. Мы не способны менять свои ЭЭГ и МРТ, чтобы получить доказательства в пользу приглянувшейся гипотезы. Некоторые психологические задания также не подвластны личным предубеждениям. Но подавляющее большинство исследований по медитации и родственным методикам подвержены серьезному влиянию предвзято настроенных участников. Такие результаты редко вызывают доверие ученых-скептиков.

6.5.1. Гипноз, конверсионные расстройства (при истерии) и вовлечение мозговых волн

Примерно одна четверть людей сильно поддается гипнозу, что оценивается по стандартной процедуре начала гипноза. Гипнотические внушения могут менять события в головном мозге, например снижается обусловленный событием потенциал в ответ на вспышку света просто при «галлюцинации» ящика, закрывающего этот свет (Spiegel, 2003). Мы не знаем, по какой причине гипнотические внушения так хорошо воздействуют на большинство нормальных людей. Около 5% популяции — это «гипнотически-одаренные» люди, они могут вызвать галлюцинацию чувственную, например жужжание насекомого. Такие люди могут обладать раздвоением личности (Hilgard, 1974). С помощью функциональной МРТ показано, что боль, внущенная гипнозом, активирует в мозге те же зоны, что и реальная боль; есть и хороший эффект — гипнозом можно уменьшить боль пациенту, страдающему хроническими болями и не имеющему других путей избавления от них (Spiegel, 2003).

Центром изучения все чаще становятся корреляты в головном мозге с гипнозом. Уже два столетия известно, что люди под воздействием гипноза могут испытывать легкое чувство потери контроля над произвольными движениями. Распространенный способ гипноза — говорить испытуемым, чтобы они позволили своим рукам подниматься свободно вверх. У хорошо поддающихся гипнозу людей это происходит без чувства дискомфорта. Следовательно, возможно, что гипноз вызывает функциональное разобщение между частью головного мозга, участвующей в произвольном контроле (дорсолатеральная предлобная кора) и способностью контролировать когнитивное противоречие (передняя поясная кора).

Эгнер и его сотрудники (Egner *et al.*, 2005) по результатам применения функциональной МРТ и ЭЭГ в тесте Струпа при гипнозе заключили: «Гипноз разобщает когнитивный контроль и процессы контроля противоречий лобной доли». Аналогично Феймонвиль и сотрудники (Faymonville *et al.*, 2006) выявили широкую нейронную сеть активаций, связанных с гипнозом, но зависимую *деактивацию* предклинья — зоны головного мозга, ответственной, как считается, за проекцию себя. Этот результат соответствует разобщению самоконтроля и самовосприятия при гипнозе, особенно у сильно подверженных гипнозу людей.

Сейчас также наблюдается возврат научного интереса к конверсионным расстройствам, что называют *истерией* в истории болезни. При конверсионных расстройствах люди испытывают психогенные аналгезию, гипералгезию, воображаемые симптомы медицинских нарушений, паралич кистей и рук, и т. п.; все это при отсутствии выявляемого нервного повреждения. Симптомы конверсии изменяются и чувствительны к внушению, поэтому врачи в XIX в. предположили, что проблема обусловлена самовнушением пациентов. В настоящее

время данная гипотеза остается, однако из этого не следует, что симптомы конверсии *поддаются лечению* внушением.

Легкие симптомы, сходные с конверсией, встречаются крайне часто. Студенты-медики, впервые знакомясь с детальным описанием тяжелых заболеваний, часто начинают беспокоиться, поскольку им кажется, что они заметили у себя «истинные» симптомы болезней. Такой «синдром студента-медика» очень распространен, и, как правило, со временем он проходит. Возможно, что конверсионные расстройства — наиболее длительный и калечащий вариант общей для всех людей склонности к самовнушению. Эффект плацебо оказывается положительным проявлением этого же явления.

Диагноз «истерия» подвергался острой критике, отчасти потому, что его ставили только женщинам. Но в XIX в. врачи Жан-Поль Шарко и Пьер Жане продемонстрировали, что у мужчин бывают симптомы конверсии, в частности после тяжелой травмы (например, авария на железной дороге). Тем не менее само представление о конверсионных расстройствах перестало быть популярным на десятилетия. В последние годы интерес возник вновь благодаря исследованиям с картинами головного мозга, получаемыми под пристальным контролем. Действительно существует группа пациентов, страдающая от вышеописанных заболеваний, иногда очень болезненных и приводящих к потере дееспособности (Cojan *et al.*, 2009). Постановка точного диагноза — это шаг вперед, навстречу дифференциации между конверсионными расстройствами и истинными повреждениями структуры мозга.

6.5.2. Неврологическая обратная связь

Неврологическая обратная связь определяется как осуществление контроля над событиями в головном мозге путем создания чувственной (сознаваемой) обратной связи, зависимой от некоего события в мозге. В литературе по исследованием животных это часто называют «выработкой инструментального условного рефлекса», что является скорее экспериментальной процедурой, нежели объяснительной конструкцией. Неврологическая обратная связь — разновидность тренировки биологической обратной связи, что также включает тренировку на периферические события, например повышение тепла пальца. Просто держа термометр, отображающий незначительные изменения температуры на пальце, можно научиться повышать в пальце тепло, что, к примеру, поможет расслабиться и снизить артериальное давление.

Исследования биологической обратной связи на животных, с выработкой инструментального условного рефлекса, на протяжении последних десятилетий демонстрируют положительные результаты. Животные с имплантированными электродами могут выучиться повышать активность отдельных нейронов и больших групп нейронов. При наличии медицинских показаний аналогичные эффекты могут быть достигнуты и у людей. Важно вдуматься в то, насколько выдающимся является такой итог. В мозге, содержащем миллиарды нейронов, простая сенсорная обратная связь может способствовать выработке произвольного контроля над активацией нейронов, полностью непроизвольной другими способами, и над другими событиями в головном мозге.

Однако нацеливание неврологической обратной связи на определенные осцилляции в мозге, к примеру, не всегда приводит к увеличению намеченно-

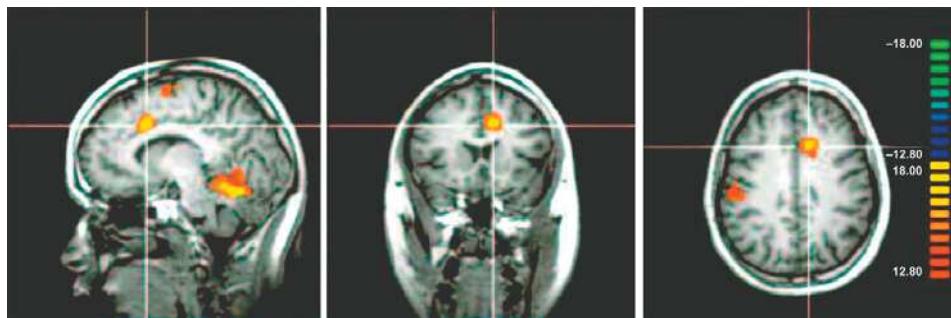


Рис. 8.51. Локальная активность головного мозга, контролируемая обратной связью по фМРТ. Локальная активность головного мозга увеличивается после тренировки обратной связи по активности на фМРТ у пациентов, испытывающих хроническую боль. Цель тренировок — получить активность в ростральной передней поясной коре, вовлеченной, как известно, в восприятие боли. (*Источник:* deCharms *et al.*, 2005.)

го события. Как ни удивительно, но даже тренировка альфа-неврологической обратной связи не всегда приводит к доказанному повышению активности альфа-волн. В литературе отсутствуют сведения, акцент сделан в основном на проверку практических результатов. Странно, но аспект «обратной связи» в неврологической обратной связи иногда оказывается утерянным.

Парадокс будет не таким разительным, если мы учтем, что ритмы головного мозга находятся под четким гомеостатическим контролем (John, 2002). Если неврологическая обратная связь работает, то это не просто сродни переключению выключателя света в головном мозге, а скорее похоже на подпрыгивание на большой резиновой лодке, плывущей по озеру: прыжки вызывают реальные перемены, но мозг по-прежнему плывет, что очень хорошо. Головной мозг сложен, динамичен и обладает многими устойчивыми состояниями, благодаря этому организмы выживают при различных изменениях окружающей среды.

Возникает два вопроса:

- Есть ли результаты поиска обратной связи головного мозга? После долгих лет исследований ответ, как кажется, должен быть однозначен: «ДА!». На рис. 8.51 приведен пример эффектов обратной связи на фМРТ у пациентов, испытывающих хронические боли.
- Имеет ли обратная связь простой, прямой эффект на мозг или ее влияние носит и прямой, и косвенный характер? На основании фактов последнее кажется более вероятным, включая важные положительные результаты в таких состояниях как синдром дефицита внимания–гиперактивность, эпилепсия, депрессия и возможно в других (Gruzelier, 2008) (рис. 8.52).

Большое число работ по ЭЭГ с неврологической обратной связью показало значительные результаты, но долговременные исследования часто отсутствуют. Так как неврологическая обратная связь может работать в тех случаях, когда другие способы лечения не помогают (как при депрессии и эпилепсии), то длительные испытания являются жизненно необходимыми.

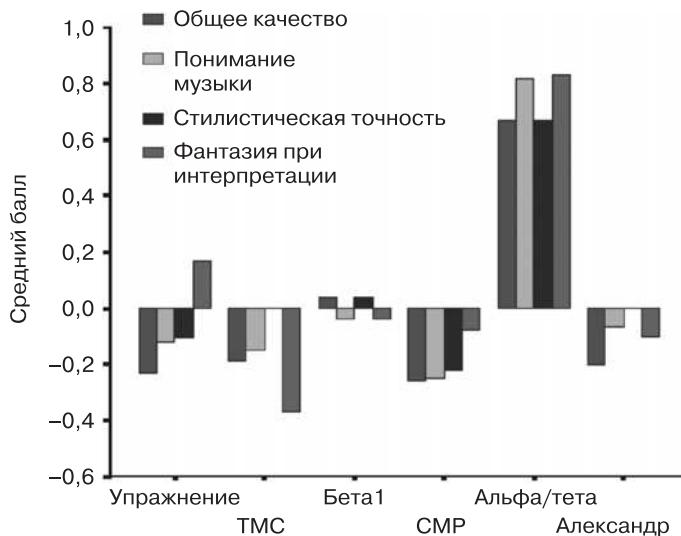


Рис. 8.52. Тренировка альфа-тета-активности улучшает качество исполнения музыки и танцев на высоком уровне. Грузильер (Gruzelier, 2008) показал, что после 20 тренировок неврологической обратной связи, направленной на увеличение альфа- и тета-активности, значительно меняется уровень исполнения у музыкантов консерватории и танцоров. Такая оценка проводилась независимыми экспертами, не осведомленными об условиях исследования. Выработка неврологической обратной связи дала улучшения, равные эксперимента обучения в двух классах консерватории, при других факто-рах опыта улучшения не было. Техническое мастерство не совершенствовалось, но по-высились музыкальность, убедительность исполнения, подача себя на сцене и уровень психического напряжения. СМР — сенсомоторный ритм, ТМС — транскраниальная магнитная стимуляция

6.5.3. Сенсомоторный ритм (СМР), обратная связь альфа/тета и другие наработанные осцилляции

Стерман и Эгнер (Sterman, Egner, 2006) описали доказательства того, что «неврологическая обратная связь как способ лечения эпилепсии является обоснованной и жизнеспособной альтернативой противосудорожной фармакотерапии». Это важно как с медицинской, так и с научной точки зрения. Медикаментозное лечение эпилепсии не всегда эффективно, и наличие другого способа лечения поможет многим пациентам. С научной точки зрения, эпилепсия (на основании различных причин) проявляется как медленная синхронизация ЭЭГ, поэтому способность изменять активность припадков в мозге позволит нам выявить важные факты о роли ритмов мозга и их произвольном контроле.

Что такое СМР, или сенсомоторный ритм? СМР обнаружен в исследовани-ях ЭЭГ на кошках, которых обучали подавлять ранее выученный и усиленный ответ. У этих животных был выявлен временный альфа-подобный ЭЭГ-ритм в сенсомоторной коре с частотой 12–20 Гц, напоминающий веретена сна на ЭЭГ, с пиком спектра около 12–14 Гц (Roth *et al.*, 1967). Было решено исследовать этот ритм непосредственно, путем выработки инструментального условного

рефлекса для выяснения того, можно ли обучить кошек произвольному вызову СМР, создавая условия пищевого вознаграждения при ее получении. Кошки легко обучились такому саморегулированию ЭЭГ, с СМР была ассоциирована неподвижность тела, всплескам СМР регулярно предшествовало снижение мышечного тонуса. Когда же сотрудникам лаборатории Стермана было поручено изучить эффекты препарата, вызывающего эпилепсию, они открыли, что обученные СМР кошки менее подвержены химически индуцируемым припадкам. Описанный эффект распространяется и на людей. Внутричерепные исследования на животных показали, что СМР возникает в вентробазальных ядрах таламуса и что он играет ключевую роль в подавлении нежелаемых ответов.

На данный момент показано, что формирование обратной связи с СМР является эффективным лечением у людей в случаях эпилепсии, синдрома дефицита внимания–гиперактивности и нарушениях импульсного контроля (Sterman, 2006). Следовательно, такое лечение возможно. СМР — один из редких примеров (пока) того, как неврологическая обратная связь привела к всестороннему психиатрическому пониманию важного клинического состояния. С улучшением методов регистрации состояния головного мозга можно ожидать еще больше таких обнадеживающих результатов. (Сходные результаты выявлены при иной эндогенной осцилляции мозга, так называемом «Медленном потенциале коры»).

Согласно Стерману (2006), Американская академия детской и подростковой психиатрии приняла во внимание, что неврологическая обратная связь в случае припадков соответствует критериям «Клинического руководства» для лечения, основанного на доказательствах. Это сформулировано так: «...указанные результаты получены в очень сложной подгруппе пациентов-эпилептиков, у которых припадки плохо подлежали контролю, и было доказано отсутствие ответа на фармакологическое лечение. В среднем для 80% больных, обученных повышению амплитуд СМР, показаны значительные клинические улучшения» (Kaplan, 1975; Seifert an Lubar, 1975; Sterman, McDonald and Stone, 1974).

Следует подчеркнуть, что неврологическая обратная связь по сути все еще непонятна, так как нам неизвестна роль обратной связи сознания в реализации произвольного контроля над таламокортикальными формами волн. Это отражает и имеющиеся на настоящее время ограничения. СМР представляет собой выдающийся пример твердой научной основы, ускорившей разработку методов лечения серьезных нарушений. Очевидно, что необходимо исследовать СМР при дефиците внимания и нарушениях импульсного контроля, которые зачастую плохо поддаются лечению.

6.5.4. Ритмическое вовлечение волн головного мозга

Если ритмы мозга — это основной шифр межнейронных сигналов, то крайне интересно установить, можем ли мы управлять этими ритмами извне. Захват волн мозга описан при транскраниальной магнитной стимуляции и при транскраниальном переменном токе. В нейрохирургии уже полстолетия применяется прямая электрическая стимуляция коры (см. гл. 1). Не исключено, что можно использовать также слуховые, зрительные и двигательные ритмы. Но, несмотря на то что есть много громких заявлений об эффектах слуховых захватов, пока не продемонстрирована их работа по соответствующим медицинским и научным стандартам.

В идеальном случае внешний сенсорный водитель волн мозга должен быть нацелен на заданную часть мозга, определенный ритм и умение активироваться и выключаться в указанное время. Пока остается много невыясненных вопросов об эндогенных ритмах в мозге, об их взаимодействии с внешними входными сигналами. Как уже говорилось, зрительная детекция сигнала бывает лучше на вершине альфа-волны, нежели при ее спаде (Vanrullen and Koch, 2003). Это может быть первым примером того, как текущая активность мозга влияет на обработку входного сигнала. Мозг постоянно активен, и сенсорные входы корректируют лишь текущие процессы.

Формирование неврологической обратной связи и такие методы, как акупунктура, исследовались и на животных, что позволило исключить эффект плацебо. Пока нет широкого применения методов, казавшихся многообещающими. Наше знание об осцилляциях мозга сейчас стало более полным, что дает нам большее обоснование для обучения неврологической обратной связи. Но мы только начинаем понимать детали. Следует помнить, что для выработки неврологической обратной связи всегда требуется *сознательный* сигнал обратной связи (Baars, 2002).

Гипофронтальность, или сниженный метаболизм лобных долей, может обобщать собой разные измененные состояния мозга. Дитрих (Dietrich, 2002) показал, что сниженный лобный метаболизм — признак гипнабельности (подверженности индивидуума гипнотическому воздействию) и других необычных состояний рассудка. Сниженный метаболизм лобных долей также отмечается просто при дремоте и других полусознательных состояниях, при выходе из общей анестезии. Неустойчивость, как при опьянении, — так называют это состояние, в котором мы бодрствуем, но не очень внимательны, исполнительные функции при этом могут казаться нарушенными. Очевидно, что не все такие состояния сходны между собой. Низкий метаболизм лобных долей может быть их единственной общей чертой.

6.5.5. Медитация и подобные занятия

Медитацию часто описывают как состояние расслабленной бдительности. Под этим понятием объединены множество умственных техник с весьма разными эффектами, общий подход — это повторение про себя слова, называемого мантрой. Пока не окончен спор о том, может ли быть мантрой любой случайный звук или же нет. Медитации с мантрами описывают как способ изменить состояние разума, чему учат такие азиатские течения, как веданта, буддизм, а также традиционная китайская медицина. В Европе и на Ближнем Востоке такие практики также широко распространены. Поскольку техника медитации проста (в том смысле, что не требует специального оборудования), можно с уверенностью утверждать, что их практиковали в разные времена, в том числе и охотники-собиратели, которые часто исполняли замысловатые ритуалы шаманов.

Другая процедура, называемая «медитация целостности разума», описывается так: «...позволить любым мыслям, чувствам и ощущениям возникать в процессе сохранения особого состояния внимания: осознание окружения как бы внимательным и незаинтересованным наблюдателем без анализа и оценивания» (Cahn and Polich, 2006, 2009). Именно эти две техники лучше других сейчас исследованы, по ним опубликованы сотни статей в научных рецензируемых журналах. Они различаются по степени поощрения свободного, ненаправленного

Время повторения про себя мантр

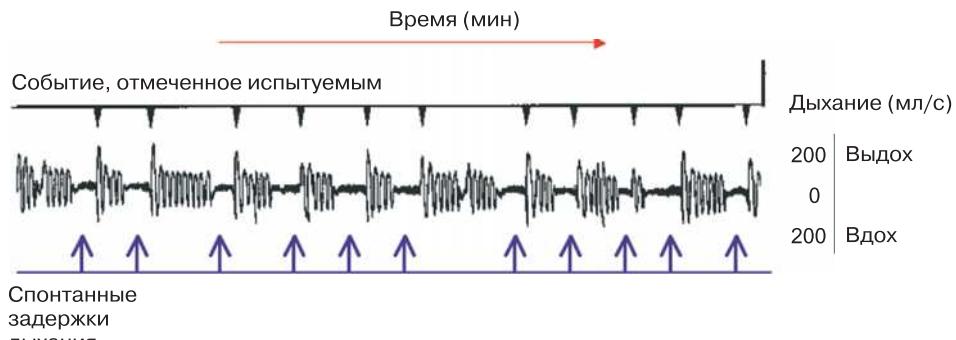


Рис. 8.53. Спонтанная задержка дыхания при повторении мантры. Повторяющаяся спонтанная задержка дыхания при проговаривании про себя мантр совпадает с описываемыми испытуемыми состояниями «чистого сознания». Задержки дыхания не сопровождаются компенсаторной интенсификацией дыхания, что отличается от произвольного задерживания дыхания, за которым следует его компенсаторное усиление. Задержки дыхания, как полагают, указывают на моменты «чистого сознания», определяемые как моменты ясного сознания без определенного его наполнения. Такие состояния и являются целью данной практики. Описанное исследование проводилось на практикующих трансцендентную медитацию — технику безмолвных мантр из традиции веданты в Индии. Однако сходные явления могут происходить и при произвольных мантрах. (Источник: Benson *et al.*, 1975; Hoffmann *et al.*, 1982.)

внимания или же нацеленной концентрации. За последние десятилетия часто указывалось, что при методах медитации увеличивается активность головного мозга и синхронизация фаз, особенно в тета-, альфа- и бета- до нижнего гамма-диапазонов ЭЭГ. Также сообщалось о когерентности между полушариями в лобной доле, а также об улучшении функции внимания (Lazar *et al.*, 2000; Lutz *et al.*, 2004; Tang *et al.*, 2007).

Удивительным открытием оказалось выраженное снижение метаболизма при простом повторении мантры даже у новичков. Это объясняют «задержкой дыхания» — спонтанной его остановкой, но без последующего компенсаторного дыхания (рис. 8.53) как при произвольной задержке дыхания. Так, например, при плавании мы способны сделать глубокий вдох, затем нырнуть, а после выныривания возникает потребность в нескольких дополнительных вдохах. В норме дыхание находится под жестким гомеостатическим контролем и произвольная задержка дыхания сопровождается последующим компенсаторным дыханием, чтобы восполнить недостаток кислорода. Поэтому спонтанная задержка дыхания без его компенсаторного восполнения представляет собой удивительный факт. Такого явления не наблюдают у контрольной группы в обычном покое. Отсутствие компенсаторного дыхания после задержки указывает на то, что энергопотребности действительно снизились больше, чем при обычном состоянии покоя, что отражает изменение обмена O_2 и CO_2 . (Benson *et al.*, 1975; Hoffmann *et al.*, 1982.)

Герберт Бенсон (Benson) и его сотрудники предположили, что такие результаты возникают вследствие «релаксационной реакции», по аналогии с другими

физиологическими рефлексами. В расслаблении задействована парасимпатическая нервная система (конкурируя с симпатической); и кажется вероятным, что существует путь индукции парасимпатического «включения», для восстановления физических и умственных сил. Однако многие другие параметры тоже изменяются во время медитаций с мантрами. Остается загадочным, почему простое проговаривание в уме слов вызывает такой всеобъемлющий физиологический ответ и ответ со стороны головного мозга. Наиболее важным, возможно, относительно быстрых физиологических реакций на манtry можно считать сам факт наличия чего-то удивительного и иного при таком простом действии. Явное метаболическое снижение позволяет по-новому взглянуть на волны активности головного мозга, сопровождающие эти процессы.

Сообщалось, что спонтанные задержки дыхания связаны с периодами «чистого сознания», определяемого как расслабленная бдительность без определенного наполнения сознания. Цель мантра-медитации состоит в достижении «чистого сознания», чтобы такие состояния стали привычными, частью повседневности. Такие эффекты описаны у новичков, у давно практикующих и при использовании случайных мантр, как при релаксационном ответе. Согласующиеся факты получены при измерении метаболизма, тонуса симпатической нервной системы и, в последнее время, по значительным изменениям в генной экспрессии. Но точные функции генов, «связанных с релаксацией», еще не выяснены, и поэтому необходимы дополнительные работы в этой перспективной области (Jacobs *et al.*, 1996; Dusek *et al.*, 2006).

Какие изменения наступают в головном мозге после многолетнего практикования вышеописанных упражнений? На ЭЭГ опытных медитирующих видны высокие уровни гамма-, альфа- и тета-синхронизации (Lutz *et al.*, 2005). Исследования такого рода обычно проводят на хорошо подготовленных людях. К примеру, Лютц (Lutz) и его сотрудники изучали четырех опытных медитирующих, проведших в упражнениях от 15 000 до 45 000 ч. Но состояние опытных медитирующих тоже будет значительно различаться. Такие люди напоминают профессиональных спортсменов, танцоров и музыкантов, которые начали свой путь с детства, имея выдающиеся талант и наклонности. Попытка узнать, как они достигли такого результата, равна попытке спросить, почему Тайгер Вудс стал выдающимся спортсменом: надо было начинать с детства. Необходимо проводить многолетние исследования на других людях в контрольной группе.

Тем не менее интерес сохраняется, ведь можно наблюдать изменения в головном мозге, поддающиеся измерению через полчаса медитации, пусть даже среди исключительных испытуемых. Брука и Вернике изучали лишь очень небольшое число людей с редкими нарушениями, что позволило им в XIX в. открыть в коре зоны речи (гл. 1). Интенсивное исследование нескольких пациентов привело к значительному прогрессу в понимании роли гиппокампа в памяти (гл. 1). Есть хорошие precedents по изучению небольшого числа выдающихся индивидуумов, когда на получаемые факты не влияли предубеждения и ожидания.

Однако практически невозможно найти контрольные группы, сравнимые с медитирующими на высоком уровне. В итоге сложно понять, насколько имеющиеся результаты относятся к более широкой популяции. Если обратиться к примерам из истории, ответ на такой вопрос заключается в том, что со време-

менем применимость выявленных фактов можно проверить другими способами. Так, поле Брука задействовано в формировании речи, что сейчас мы можем проверить многими другими подходами и с участием десятков тысяч испытуемых. Но начиналось все с тщательного исследования одного пациента. Случай с пациентом НМ демонстрирует даже лучший методологический подход, ведь один больной с хирургическим повреждением изучался на протяжении десятилетий во многих лабораториях, т. е. была уверенность, что разные исследователи работают на одном и том же человеке. Но при изучении измененных состояний сознания такого уровня координации еще не удалось достичь. Поэтому в результате мы располагаем многочисленными статьями по опытным медитирующими, которые могут значительно различаться между собой.

Состояние медитации, как предполагают, объясняется высокой степенью сопряжения между зонами в тета-альфа диапазоне (Hebert, 2005). Опытные люди, практикующие медитацию и сходные техники, описывают состояние полного спокойствия, сознания без конкретного его наполнения, расширение субъективного пространства, сознание во сне, и т. п. Исследователи только начинают уделять серьезное внимание именно субъективным восприятиям опытных медитирующих, а ведь это и составляет то, ради чего люди занимаются медитацией.

В итоге даже спустя четыре десятилетия исследований мы не знаем всего, что нам хотелось бы, о воздействии медитации. О неврологической обратной связи в литературе представлено больше сведений, хотя и в этой теме еще очень много пробелов. Вся имеющаяся научная литература в данной области не вполне удовлетворительна; исследований проведено пока недостаточно. Обнадеживает тот факт, что теперь стало возможным расшифровывать ритмы на ЭЭГ в определенных зонах мозга, регистрируемые на фМРТ. Раньше ритмы мозга воспринимались просто как корреляты с чем-то интересным, но не было представления о точной роли, которую они могли бы играть. Знание только о когерентности альфа-волн можно сравнить со знанием о том, что у людей бьется сердце, без понимания роли кровообращения и насосной функции сердца. К счастью, на сегодняшний день одинокое дерево, представляющее собой неинтерпретированные ритмы мозга, теперь уже стоит в молодом лесу, состоящем из фактов о предполагаемых функциях. Более глубокое понимание даст нам возможность лучше связать выявляемые изменения в мозге с медитацией и сходными с ней практиками.

6.5.6. Опыты выхода из тела можно индуцировать стимуляцией головного мозга

Наиболее надежные результаты удается получить в исследованиях, посвященных опытам выхода сознания из тела (ОВТ). Возможность посмотреть на собственное тело снаружи, безусловно, следует рассматривать как экстраординарную. В этой сфере достигнут значительный успех. Теперь, к примеру, нам известно, что прямая стимуляция правой задней париетальной коры может вызвать значительные изменения в восприятии тела (рис. 8.54). Некоторые больные эпилепсией испытывают большие изменения в восприятии тела, возможно, обусловленные гиперсинхронной активностью, затрагивающей указанную зону мозга. Известно, что повреждение правой задней теменной коры также ведет к переменам в восприятии тела. Хорошо описано теменное

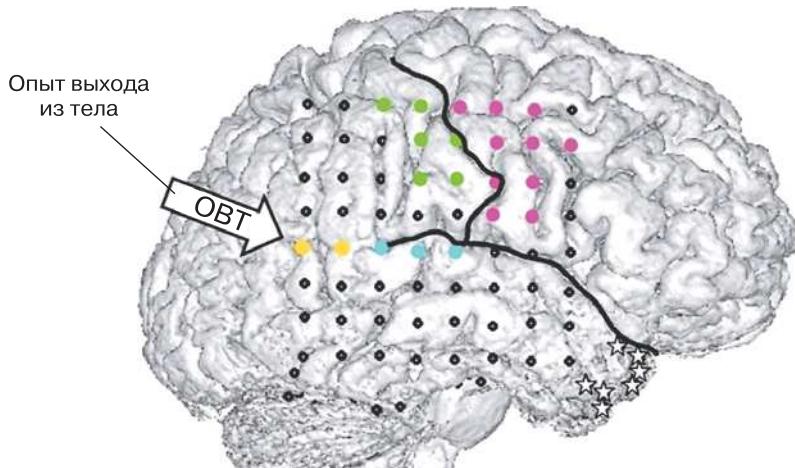


Рис. 8.54. Правая теменная кора и опыты пребывания вне своего тела. (Источник: Tong, 2003; после Blanke, 2002.)

игнорирование, ведущее к радикальным изменениям в воспринимаемом пространстве.

Итак, теменная зона коры задействована в ряде необычных состояний. В настоящее время появилось большое количество фактов, касающихся этого вида восприятия.

7.0. Заключение

В этой главе был охвачен большой материал. Хорошая новость в том, что мы научились лучше понимать сознание и внимание и можем объединять простые данные в нечто целое, как детали мозаики в единую картину.

Внимание и сознание можно считать взаимодействующими процессами (см. рис. 8.55). Сознательное содержание, часто полагают, включает широкое распределение центрального содержимого. Как только мы видим кролика (осознанно), мы можем рассуждать, является ли он реальным, является ли он чьим-либо домашним любимцем, можем смеяться или визжать от страха, что он укусит, а также постараемся вспомнить, не переносят ли кролики бешенство. Суть в том, что большое многообразие событий в мозге может быть вызвано осознаваемым объектом, включая большое разнообразие бессознательных процессов. Наоборот, мы можем сконцентрировать ресурсы познания на любом предмете, которому мы решили посвятить внимание, например на содержании этой книги. Для того чтобы выучить, мы направляем внимание на предмет опять и опять, в результате у нас возникает много различных моментов осознания, при этом в случае необходимости каждый из них способен пробудить дополнительные познавательные процессы. Изучение трудных тем включает распределение ресурсов внимания во времени. Сознание в каждый данный момент обычно включает небольшое количество информации, например вид розового куста, который может активировать и мобилизовать много бессознательных функций

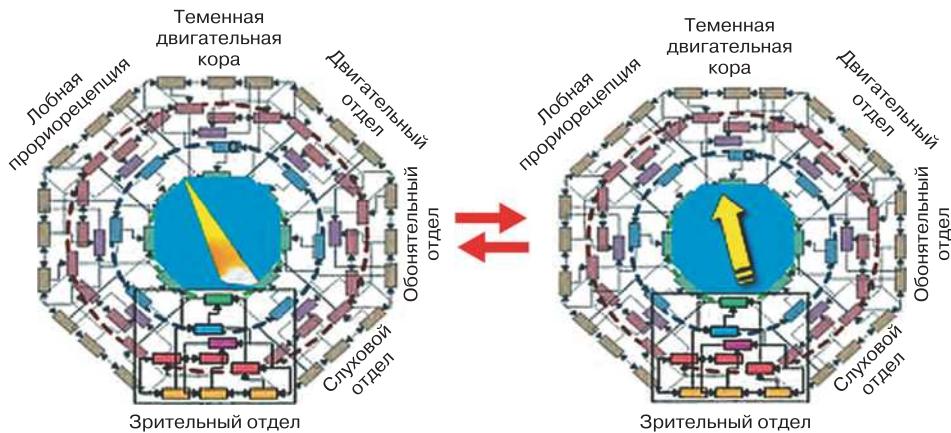


Рис. 8.55. Внимание и сознание. Внимание часто рассматривается как пятно света, движущееся к «какой-либо точке» и выбирающее некоторую часть внешнего мира для обработки сознанием. Контроль над «точкой внимания» требует работы лобной и теменной коры, а также подкорковых областей. Недавно было предположено, что сознание, связанное с восприятием, может активировать области коры в другом направлении, от первичной сенсорной коры (сзади) до более передних областей. Таким образом, мы можем думать о двух потоках взаимодействующей информации, которые двигаются назад и вперед в коре головного мозга: один выборочный (выборочное внимание) и другой интегративный и распределительный по своим эффектам (сознание, связанное с восприятием). (Источник: Baars, Fu, 2007.)

мозга. Основные параметры внимания, такие как мотивация, планирование, эмоциональная необходимость и т. п., становятся направленными на отдельный предмет. Произвольное внимание особенно требует привлечения ресурсов лобной доли к познанию новой и лучшей информации в интересах некоторой ясной цели или задачи. Лобно-теменные области коры могут затем увеличить обработку информации в зрительных областях (например), чтобы обострить, прояснить и сделать сознательной некоторую часть зрительного мира. Эпизодическое и декларативное обучение, кажется, происходит автоматически как функция содержимого сознания, что, в свою очередь, может управляться произвольным вниманием. Три основных таламокортикальных мозговых состояния суточного цикла показывают различные типы взаимодействий в отношении внимание–сознание. Основная функция медленноволнового сна и сновидений с быстрыми движениями глаз — закрепление памяти о событиях, которые были первоначально получены и изучены в бодрствующем состоянии.

Понимание основ сознания и внимания в головном мозге все еще является трудной задачей. Некоторые подсказки даны в табл. 8.4, описывающей деятельность мозга в трех основных состояниях. Обратите внимание на роль нейромодуляции, химических веществ, распространяющихся из небольшого количества нейронов, находящихся в базальных ядрах, которые простирают свои аксоны до вышележащих частей головного мозга. Таламус также играет важную роль в трех основных состояниях. Однако *содержимое сознания*, вероятно, в основном находится под контролем коры.

В табл. 8.4 представлены основные особенности трех ежедневных состояний сознания. Обратите внимание, что активность мозга является наиболее важным, но не единственным признаком сна или бодрствования. Заметно, что сенсорные входящие и двигательные исходящие сигналы заблокированы во время сна с БДГ (чтобы мы бессознательно не выражали наши сны в действиях) и во время медленноволнового сна. При некоторых нарушениях БДГ-сна торможение движения в спинном мозге ослаблено, в результате люди могут демонстрировать галлюцинаторное или бредовое поведение в полубессознательном состоянии. Некоторые авторы полагают, что таламокортикальный срыв нормального ритмического цикла может быть вовлечен в серьезные нарушения мозга, такие как психоз.

Медленные волны сна можно наблюдать в «состоянии подъема» (пик медленной волны) и «состоянии спада» (нижняя точка). Состояние подъема позволяет нейронам возбуждаться до уровня их бодрствующего состояния в норме, а также взаимодействовать друг с другом на секунду или меньше. Состояние спада блокирует эту активность. Ученые предположили, что на самом деле мы можем не спать на протяжении одной секунды во время МВС. Если наблюдать за порогом пробуждения на этой секундной шкале, порог пробуждения фактически может быстро колебаться назад и вперед.

Как волны в океане, распространение сигнала в мозге представлено множеством разных волн. Первыми волнами, которые удалось наблюдать были альфа-волны, потому что их легко определить: они появляются в необработанной ЭЭГ над затылочной корой, при закрытых глазах и в спокойном состоянии. Когда глаза открыты, альфа-волны обычно прерываются более быстрой нерегулярной низкоамплитудной ЭЭГ, которую отмечают как бета- и гамма-волны. Однако сложные формы волн могут быть разложены на отдельные полосы. Сейчас это расширено в диапазон до 200, иногда до 1000 Гц. Традиционный уровень гамма-волн все еще возникает от 30 до 120 Гц, но надежнее использовать именно эти значения. Наши словесные обозначения ритмов мозга произвольны и, вероятно, изменятся.

Формы волн в мозге взаимодействуют. Ритмы бодрствования могут суммироваться, вычитаться, синхронизироваться, десинхронизироваться, производить фазовую синхронизацию и иметь сложную структуру. Медленные волны могут нести более быстрые волны (усложняться). Предполагают, что очень медленные колебания (0,1–5 Гц), дельта- (0,5–3 Гц), тета- (4–7 Гц), альфа- (8–12), бета- (13–29) и гамма-волны (30–120) при некоторых условиях могут усложняться. Тета-волны обычно несут гамма-активность, состояние подъема дельта-волн во время медленноволнового сна включает сложную, взаимодействующую высокочастотную активность, похожую на бодрствующее состояние.

8.0. Задания и упражнения к главе 8

1. Какие основные структуры мозга вовлечены в поддержание сознательного бодрствующего состояния, глубокий сон (медленноволновый сон) и сон с быстрыми движениями глаз? Как мы переключаемся между состояниями?
2. Какая функция медленноволнового сна наиболее хорошо доказана? Функция бодрствования? Сна с быстрыми движениями глаз? (Если не установлена никакая функция, скажите это.)

Таблица 8.4

Активность мозга во время бодрствования, сна и сновидений

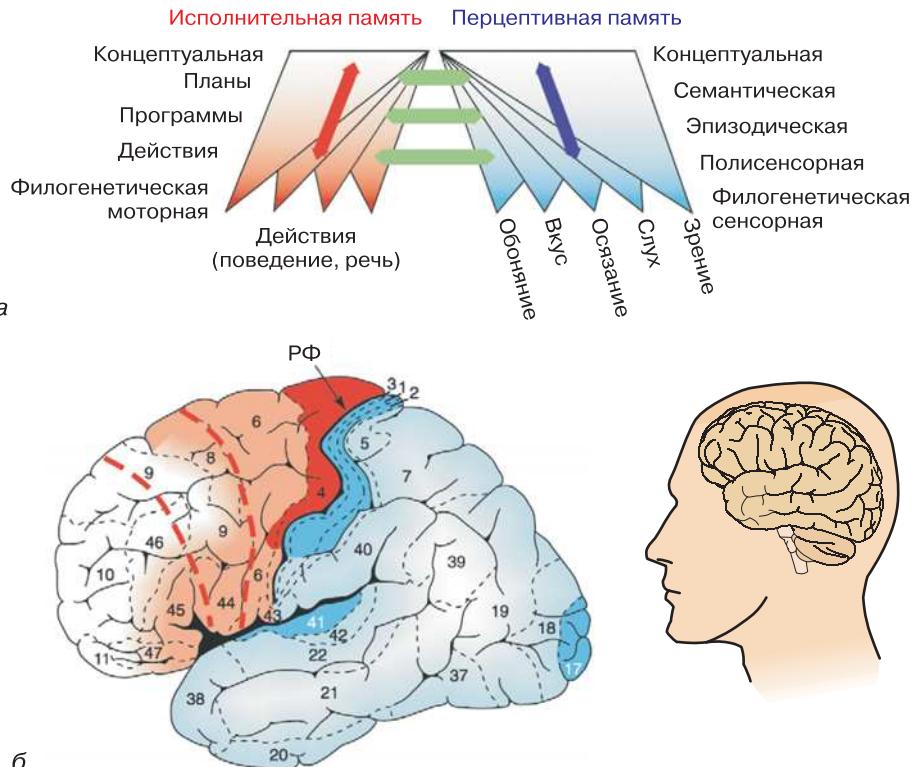
Таламокортикальный действующий режим	Необработанная ЭЭГ (поверхностное электромагнитное поле)	Нейроны и их взаимодействия	Другие особенности
Бодрствующее сознание			
Люди сообщают о нормальных сознательных впечатлениях, могут выполнять стандартные задачи на понимание и осуществлять произвольный (исполнительный) контроль над своими скелетными мышцами	Быстрые с низкой амплитудой нерегулярные формы волн, которые содержат много различных полос частот. Некоторые высокосинхронизированные виды деятельности могут происходить даже в то время, когда поверхностная ЭЭГ выглядит разнородной	Высокоактивны и взаимодействуют с другими нейронами таламуса и коры	Свободно идущие сенсорные входящие и двигательные исходящие сигналы с конкуренцией за ограниченный объем для осознаваемых и исполняемых событий. Активное решение проблем и обучение. Осознанные события автоматически кодируются в памяти гиппокампальным комплексом и новой корой. Некоторое закрепление эпизодической памяти может происходить во время бодрствования, но большей частью происходит во сне
Сновидение с быстрыми движениями глаз			
На вопросы наблюдаемые отвечают как будто осознанно	Быстрые с низкой амплитудой нерегулярные формы волн, которые содержат много разных полос частот. Некоторые высокосинхронизированные виды деятельности могут происходить даже в то время, когда поверхностная ЭЭГ выглядит разнородной	Активны, тесно взаимодействуют с другими нейронами таламуса и коры	Заблокированные сенсорные входящие и двигательные исходящие сигналы. Содержимое сознания создается внутри. Может происходить решение проблем, не выраженное словами. Вероятно, что процедурная память может закрепляться во время состояния БДГ

Таламокортикальный действующий режим	Необработанная ЭЭГ (поверхностное электромагнитное поле)	Нейроны и их взаимодействия	Другие особенности
Стадии сна 1–4			
Способность к пробуждению снижается от 1-й стадии к 4-й, сообщается о снижении процесса мышления. Однако сообщается о некоторой мыслительной активности даже во время глубокого сна	Во время того, как снижается способность к пробуждению, появляется увеличивающееся количество медленных, высокоамплитудных регулярных волн	Практически согласованная обширная активность по типу «шум–пауза» в таламокортикальной системе. Одновременная «бурная» активность (состояние подъема) способствует взаимодействию, похожему на бодрствование «пауза» или состояние спада препятствует обмену сигналами между клетками	Заблокированные сенсорные входящие и двигательные исходящие сигналы. Недавние эпизодические воспоминания проигрываются в системе гиппокамп–новая кора во время состояний подъема медленноволнового ритма, и происходит закрепление явной памяти
Эпилептическая потеря сознания			
	Медленные высокоамплитудные волны регулярные, имеющие форму пиков (спайков). Могут начинаться в гиппокампе или височной доле, хотя сообщалось и о других источниках	Практически согласованная обширная активность по типу «шум–пауза» в таламусе и коре. Полагают, что гиперсинхронная активность вовлекает все расширяющиеся области коры	Потеря функций, включая сознание, может быть частичной или полной. Могут происходить автоматические действия, схожие с хождением во сне

3. Когда вы научитесь действительно хорошо ездить на велосипеде, что произойдет с вашей кортикалной активностью для сенсомоторного контроля?
4. Как могут быть согласованы две области мозга, которые представляют зрительное поле?
5. Что подразумевается под усложнением мозговых волн? Приведите пример.
6. Каковы основные эффекты выборочного внимания? Какая часть мозга, предположительно, контролирует целенаправленное внимание?
7. Что подразумевается под «архитектурой сна»? Опишите некоторые ее особенности и распределение во времени.
8. Каковы некоторые гипотезы о сне с быстрыми движениями глаз? Какой тип функций он может иметь? Как широко сны с быстрыми движениями глаз распространены в царстве животных?
9. Каковы основные функциональные и электрофизиологические особенности сознательного бодрствующего состояния? Какие типы кортикалых волн встречаются во время сознательного бодрствования?
10. Опишите состояния подъема и спада медленных колебаний.
11. Опишите тренировки с помощью нейрональных обратных связей. Для чего они полезны?
12. Имеются ли убедительные данные, что гипноз отражает истинное состояние мозга?
13. Какие аргументы «за» и «против» поверхностной (с кожи головы) ЭЭГ по сравнению с внутричерепной ЭЭГ (интракраниальной, или иЭЭГ)?
14. Методы медитации были описаны тысячи лет назад. На какие некоторые их особенности наиболее часто ссылаются? Какие данные мы имеем за и против таких методов воздействия на мозг?

Какого качества жизнь (если она вообще возможна в этом случае), какого качества мировосприятие, какого качества самоощущение могут сохраниться у человека, утратившего большую часть своей памяти и вместе с ней — свое прошлое и свою способность ориентироваться во времени?

Оlivier Saks (1995)



Показано, как память может кодироваться в различных областях коры. Это концепция нейробиолога Хоакина Фустера (Joaquin Fuster) относительно закодированных в коре следов долговременной памяти. В задних отделах коры в большей степени располагаются перцептивные виды хранимых следов, в то время как в лобной доле — следы исполнительной памяти и памяти, связанной с действиями. Предполагается, что принцип хранения состоит в том, что память кодируется в неокортике (видимой обширной части коры) путем упрочнения синаптических связей между многочисленными группами нейронов, отвечающих за высшие когнитивные функции. (Источник: Fuster, 2004.)

Глава 9

Обучение и память

Содержание

1.0. Введение	480
1.1. Общее представление о функции обучения и памяти	483
1.2. Обучение и память на функциональной схеме работы мозга	485
1.3. Имплицитная и эксплицитная память	488
2.0. Амнезия	489
2.1. НМ: наиболее изученный пациент с амнезией	491
2.2. Краткие сведения об амнезии	491
2.3. Сохраняющиеся функции при амнезии:	
имплицитная и процедурная память	494
2.4. Сохраненное имплицитное обучение	496
3.0. Как формируются воспоминания	500
3.1. Электрически вызванные автобиографические воспоминания	501
3.2. Длительная потенциация и длительная депрессия:	
возбуждающие и тормозные следы памяти	504
3.3. Консолидация: от временного хранения до постоянного	507
3.4. Быстрая консолидация: синаптические механизмы,	
транскрипция генов и синтез белка	508
3.5. Системная консолидация: взаимодействие между медиальными	
отделами височных долей и новой корой	510
4.0. Разновидности памяти	512
4.1. Эпизодическая и семантическая память:	
«препоминания» против «знания»	512
4.2. Эпизодические воспоминания могут со временем	
превращаться в семантические	515
4.3. Эпизодическая память и семантическая память	
часто комбинируются	517
5.0. Медиальная височная кора в эксплицитном обучении и памяти	518
5.1. Отвлечение внимания мешает обучению	519
6.0. Префронтальная кора, сознание и рабочая память	521
6.1. Работа с памятью: лобная доля целенаправленно работает с памятью .	525
6.2. Префронтальная кора в эксплицитном (осознанном)	
и имплицитном (неосознанном) обучении и памяти	526
6.3. Различные типы рабочей памяти	528
6.4. Префронтальная кора — хранение информации	
или управление процессом?	530
6.5. Объединение префронтальных и медиальных височных областей	
для обеспечения процессов рабочей памяти	531
7.0. Извлечение информации из памяти и метапознание	533
7.1. Извлечение из памяти ложной информации	534

7.2. Межполушарная латерализация при извлечении информации	534
7.3. Тета-ритмы могут координировать извлечение из памяти	536
8.0. Другие виды обучения	537
9.0. Заключение	539
10.0. Задания и упражнения к главе 9	540

1.0. Введение

Память можно определить как некое стойкое представительство, отображенное в мыслях, жизненном опыте или поведении. Обучение является приобретением такого представительства, и в этот процесс вовлекается множество областей мозга и видов мозговой деятельности. Человеческая память обладает как некоторыми неожиданными ограничениями, так и некоторыми выдающимися способностями.

Например, большинство студентов жалуются на то, что хотели бы иметь «память получше», имея в виду лучшую способность надежно хранить заучиваемую информацию и извлекать ее произвольно, легко и без потерь. Однако человеческий мозг эволюционировал вовсе не для академических занятий и экзаменов — это ведь совсем недавние культурные приобретения. Скорее, он развивался для решения задач, связанных с выживанием. Лучше всего наша память работает отнюдь не с точными последовательностями символов, что так хорошо проделывают обычные компьютеры. Наш мозг исключительно хорош, скорее, для решения сложных, нечетко очерченных и совершенно новых задач, и именно с такими проблемами нам приходится иметь дело в реальном мире.

Люди исключительно гибко адаптируются к новым условиям. Обучение и память обеспечивают самый легкий путь к достижению такой гибкости. Именно эта колоссальная способность к обучению позволяет современному человеку использовать свой мозг, исходно приспособленный лишь к неолитической среде, и применять его с большим успехом в мире компьютеров, науки о мозге и высшего образования. Должно быть, есть что-то особенное в этой нашей великой способности к обучению.

Считается, что хранение информации в памяти сопряжено с обширными синаптическими изменениями во многих областях коры. Этот процесс, как полагают, включает широкомасштабное хеббовское обучение, происходящее согласно правилу ‘fire and wire’ («нейроны, которые совместно разряжаются, со-вместно и связаны») (см. гл. 3 и приложение). Таким образом, согласованная активность нейронов приводит к укреплению связей между ними, как возбуждающих, так и тормозных. Также предполагается, что временные клеточные ансамбли обеспечивают формирование непосредственной памяти, в то время как становление долговременной памяти требует более длительных закреплений синаптических связей, как возбуждающих, так и тормозных. Несмотря на то что было получено подтверждение этих феноменов, наблюдать измененную долговременную связь непосредственно во всех тех областях мозга, где, как считается, она возникает, пока не удается. Таким образом, сам хеббовский след памяти остается пока чисто логической концепцией.

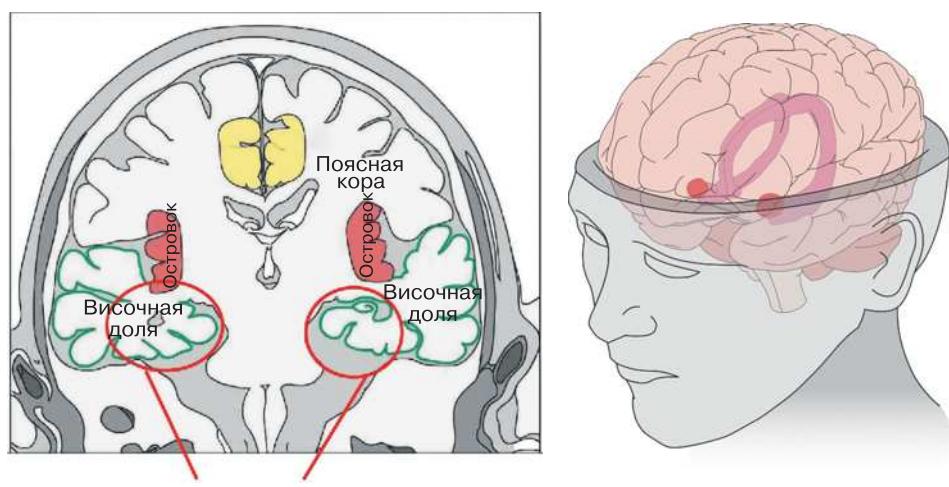
Некоторые исследователи полагают, что вся кора обладает способностью к обучению за счет изменения синаптических связей, от задних ее отделов, отвечающих за восприятие, до лобной — управляющей и двигательной коры

(Fuster, 2004). Другие больше внимания обращают на височную долю, которая традиционно ассоциируется в неврологии с функциями памяти. Важнейшие структуры мозга, которые рассматриваются в этой главе, — это *новая кора* (видимая внешняя поверхность головного мозга) и *медиальные отделы височных долей*, которые содержат два гиппокампа и окружающие их ткани (рис. 9.1 и 9.2). Медиальная височная доля имеет сложную пространственную структуру и, чтобы полностью понять ее форму и расположение, необходимо как следует поупражняться, используя рисунки, приведенные в конце этой главы.

До недавнего времени считалось, что за перевод пережитых событий в память в основном ответственен гиппокамп, но в настоящее время использование более качественных методов показало, что к этому причастны и окружающие его ткани — медиальные отделы височных долей. Эти области перекрывают с древней обонятельной корой млекопитающих, которая имеет менее шести клеточных слоев.

Неокорекс, который является «новой» корой современных млекопитающих, всегда имеет шесть слоев, что служит одним из его самых характерных признаков. Гигантский неокорекс и медиальная височная кора постоянно взаимодействуют друг с другом, поскольку информация непрерывно сохраняется и извлекается из потока повседневных впечатлений.

Из-за своего древнего эволюционного происхождения медиальные отделы височных долей обладают множественными функциями. Так, вначале у крыс



Медиальные отделы височных долей

Рис. 9.1. Медиальные отделы височных долей и гиппокампы. Области, ответственные за память, обладают сложной пространственной структурой, которую трудно визуализировать. На этом рисунке они представлены с двух точек зрения. Слева располагается фронтальный поперечный срез мозга, проходящий через медиальные отделы височных долей (MTL), обведенные красными кружками. Справа изображены гиппокампы обоих полушарий, на верхушке которых находятся отмеченные красным структуры, миндалины. Следует отметить, что гиппокампы имеют форму петли и располагаются с внутренней стороны каждой височной доли. Медиальная височная кора включает гиппокампы и соседние «принадлежащие» структуры (см. гл. 5). (Источник: Shawn Fu.)



Рис. 9.2. Области, ответственные за память, получают визуальную информацию об объекте. На этом изображении медиальной поверхности полушария мозга показано, что медиальные отделы височной доли (MTL) тесно связаны с областью IT, нижней височной корой. Нижневисочная область IT, по-видимому, обеспечивает сознательное восприятие зрительного образа (см. гл. 8). Медиальная височная кора включает также миндалину. Слуховая кора располагается совсем рядом с медиовисочной, с внешней стороны височной доли. (*Источник:* Vuilleumier, 2005.)

и других млекопитающих было обнаружено, что гиппокамп служит картой собственного пространственного местоположения. Однако он также кодирует и обоняние, в связи с чем в медиальной височной коре выделяют части, называемые ринальной, энторинальной и периринальной корой (от греч. *rhinos* — нос).

Медиальные отделы височных долей также взаимодействуют со зрительной областью IT (inferior temporal lobe), нижним отделом височной доли (см. рис. 9.2). Читатель, может быть, помнит, что нижневисочная область IT, как было показано, интегрирует общую информацию о зрительном образе (см. гл. 6). Разряды нейронов в этой области коррелируют с осознанным зрительным восприятием (Sheinberg, Logothetis, 1997). Таким образом, медиальные отделы височных долей расположены очень удачно для восприятия обобщенной, по-видимому, осознанной, зрительной информации.

Рядом с медиальной височной располагается слуховая кора, что указывает на то, что в медиовисочную может также передаваться и слуховая информация (см. гл. 7), а возле верхушек гиппокампов располагаются миндалины, основной центр обработки эмоциональной информации. Таким образом, медиальные отделы височной коры являются тесно взаимодействующими перекрестками информационных путей, удобно расположенными для объединения множества поступающих в мозг сигналов и для координации обучения и извлечения информации в различных частях неокортекса. Это поистине «центр центров» каждого полушария большого мозга (рис. 9.3).

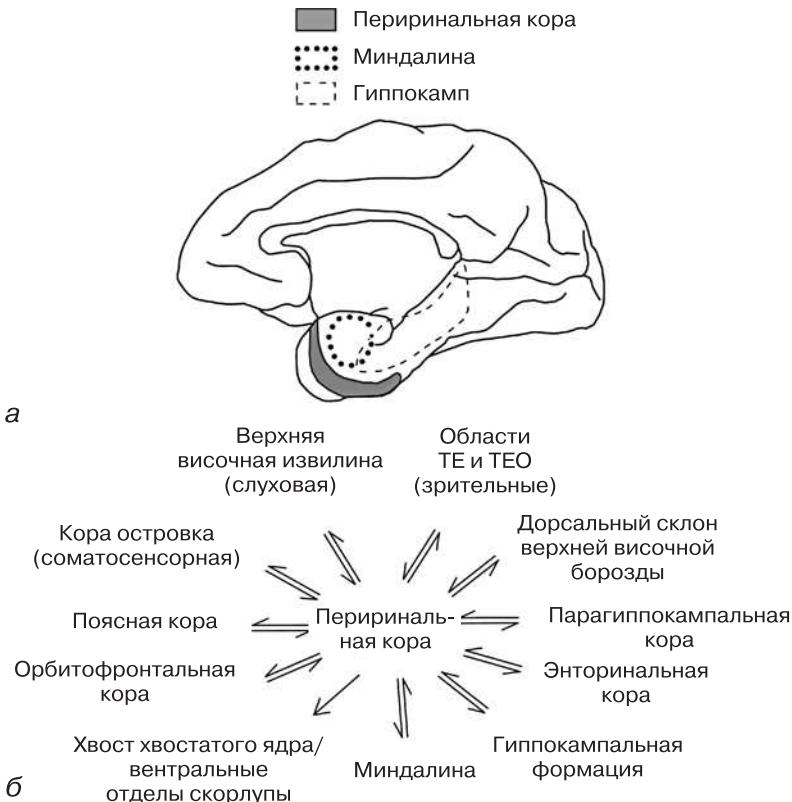


Рис. 9.3. Медиальные отделы височной доли (MTL) являются центром, имеющим обширные связи. Эти отделы, включая периринальную кору, имеют весьма обширные связи со зрительной, слуховой, соматосенсорной, эмоциональной, моторной, управляющей областями и памятью. Поэтому медиальная височная кора является идеальным местом для получения, связывания и распределения информации в долговременной памяти. Обратите внимание, что практически все связи идут в обоих направлениях (двойные стрелки). (Источник: Murray, Richmond, 2001.)

Большая часть коры головного мозга человека относится к неокортексу, который за более чем 100 млн лет эволюции млекопитающих «раздулся» из более древних его областей. Как уже говорилось, считается, что новая кора кодирует долговременную память путем изменения синаптических связей между миллиардами нейронов. В новой коре и подчиненных ей структурах, особенно таламусе, имеются буквально триллионы таких синапсов (см. гл. 3). Местоположение гиппокампа идеально для объединения информации от когнитивных (неокортекс) и эмоциональных (лимбических) областей и связи этой информации в след памяти, кодирующий все аспекты событий нашего познавательного опыта (Moscovitch, 1995).

1.1. Общее представление о функции обучения и памяти

На рис. 9.4 показано, что визуальный образ — например, чашки кофе на столе — вначале формируется в зрительной коре. Затем активность коры, соот-



Рис. 9.4. Каким образом медиальные височные области помогают хранить и извлекать из памяти эпизодические воспоминания? Слева: образ чашки кофе на столе активирует зрительную кору до уровня восприятия объекта (см. гл. 6). В центре: сохранение достигается тогда, когда медиальная височная область координирует следы памяти (в том числе синаптические изменения), обширно распределенные по многим областям коры. Они включают семантические ассоциации с чашкой кофе (кофейные зерна на картинке внизу). Визуальные признаки чашки (ее ручка) также являются частью активирующегося ассоциативного комплекса. Когда на следующий день эпизодическая память (образ чашки кофе) вновь активируется (например, вопросом: «Тебе понравился кофе, который я вчера сварила?»), медиальная височная кора снова задействуется в извлечении и организации обширно распределенных корковых следов памяти. Поэтому зрительной коре необходимо восстановить образ чашки кофе, который отнюдь не идентичен исходной чашке, а лишь более или менее точно воссоздает картину соответствующей зрительной активации, которая перекрывается с исходной картиной. Важно, что зрительная кора принимает участие в восприятии, обучении и извлечении информации из эпизодической памяти

ветствующая воспринятыму образу чашки кофе, распространяется на медиальную височную кору, которая активирует и «связывает» следы памяти, обширно распределенные как по зрительной коре, так и по другим областям. Некоторые ученые полагают, что в течение короткого периода времени, составляющего несколько десятых долей секунды, афферентные зрительные области и другие «связанные» с ними части новой коры резонируют друг с другом, о чем свидетельствует появление согласованной электрической активности в гамма-диапазоне (эти представления часто называют «40-Герцовой гипотезой») (Llinas, Pare, 1991; Engel, Singer, 2001; Freeman *et al.*, 2003). Осмысление визуального стимула, такого как чашка кофе, требует, вероятно, нескольких сотен миллисекунд. Таким образом, менее чем за секунду зрительная кора распознает объект, находящийся перед глазами, и активирует медиальную область височной доли, связывающую различные области неокортика для запуска формирования

следов памяти. Тем не менее, как будет видно из дальнейшего, постоянная память требует больше времени для консолидации.

Память предназначена для использования ее в реальном мире, и по этой причине извлечение информации из памяти так же важно, как и обучение. Когда мы сталкиваемся с напоминанием о специфическом прошлом опыте, касающемся чашки кофе, следы памяти, связанные с этим событием, вновь «высвечиваются» соответствующие области коры. Таким образом воспроизводится некоторая часть исходного воспоминания, вновь с использованием медиальной височной области, для объединения следов памяти в когерентный сознательный опыт. Такой опыт в данном случае — воспоминание о вчерашней чашке кофе — опять включает использование зрительной коры. Поскольку данный вопрос является основной темой этой главы, начнем со схематического изображения, представленного на рис. 9.4.

Обучение не ограничивается участием новой коры. Другие типы обучения используют другие области мозга (см. раздел 8.0). В этой главе, однако, мы остановимся на обучении и извлечении из памяти ежедневных воспоминаний.

1.2. Обучение и память на функциональной схеме работы мозга

В соответствии с нашей функциональной схемой, входящий сенсорный сигнал идет в «рабочее хранилище», являющееся частью *рабочей памяти*, которая, в свою очередь, позволяет активно сохранять и управлять информацией (рис. 9.5; см. гл. 2). Рабочая память позволяет нам временно удерживать в памяти в доступной форме небольшие объемы информации.

Мы обращаемся к этой способности рабочей памяти при решении множества ежедневных задач, таких как сохранение в уме телефонного номера в течение нескольких секунд, которые требуются для его набора. Рабочая память также дает нам ощущение непрерывности во времени путем встраивания наших непосредственных сознательных впечатлений в более длительное психологическое настоящее. Точная взаимосвязь между сознательными событиями, рабочей памятью и избирательным вниманием продолжает обсуждаться. Некоторые ученые полагают, что рабочая память формирует наши сознательные впечатления; другие высказывают мнение о том, что рабочая память сама координируется когнитивным сознанием (Baars, Franklin, 2003). Однако все согласны с тем, что все три элемента очень тесно взаимодействуют. Это и есть самое главное.

Двумя ключевыми свойствами рабочей памяти являются ее относительно небольшая емкость и ограниченная продолжительность. В своей знаменитой статье насчет *объема* непосредственной памяти Джордж Миллер (George Miller, 1956) сделал вывод, что в любой момент времени в непосредственной памяти может храниться только семь (плюс или минус два) элементов. В более поздней работе показано, что истинный объем рабочей памяти может быть даже меньше — скорее, в отсутствие повторения, *рехэрсала*^{*}, всего четыре элемента (Cowan, 2001; см. гл. 2). Аналогичным образом и время, в течение которого данный элемент хранится в рабочей памяти, очень короткое — порядка секунд.

Почему система памяти сформировалась с такими ограничениями — неизвестно. Одним из возможных объяснений может быть то, что ограничения раз-

* Рехэрсал (rehearsal) в психологии — намеренное повторение (в уме или вслух) какой-либо информации для того, чтобы временно удержать ее в памяти. — Прим. перев.

меров рабочей памяти создают преимущество для незначительной по объему, но наиболее важной для решения текущих задач информации, предохраняя ее таким образом от интерференции с менее существенной. Соответственно, элементы, хранящиеся в рабочей памяти, должны быстро удаляться, чтобы не блокировать поступление в нее новой информации.

Интерпретация и обращение с материалом, хранящимся в рабочей памяти, определяются текущими целями и задачами, а также наличными знаниями. Сенсорная и поступающая изнутри информации осознается при концентрации на ней внимания. Ряд теоретиков утверждает, что, как только информация становится осознанной, она быстро *кодируется* в долговременную память (например, Moscovitch, 1990). Предполагается, что некоторое неосознаваемое обучение также возможно, однако до сих пор был продемонстрирован перевод в долговременную память лишь реакции бессознательного условнорефлекторного страха (LeDoux, 1996).

В общем, если предъявление стимула осознано, то оно хорошо коррелирует с обучением. Хотя детали этой целостной концепции продолжают обсуждаться, именно с нее удобно начать изложение дальнейшего материала.

На рис. 9.5 приводятся некоторые свойства обучения и памяти. Как видно, сознательная когнитивная деятельность приводит к *эксплицитному* обучению и извлечению информации из памяти. Очевидный пример — попытка запомнить какой-либо термин, относящийся к когнитивной нейронавке. Далеко не столь очевидно, однако, что, наряду с формированием реакции на осознаваемые или эксплицитные стимулы, происходит также и имплицитное обучение (раздел 2.4).

Таким образом, на рис. 9.5 демонстрируется как эксплицитное, или осознанное, так и имплицитное, или неосознанное, обучение. Эпизодическая память (также называемая автобиографической памятью) является хранилищем осознанных жизненных эпизодов. Семантическая память, обычно рассматриваемая как память о фактах, также является сознательной в том строгом смысле, что люди могут точно изложить факты, которым они верят. Это стандартное рабочее определение сознательных мозговых явлений (см. гл. 8). Наконец, возможности перцептивной памяти, такие как способность «научиться слушать» музыку и воспринимать живопись, также включают в себя сознательные, эксплицитные разновидности воспоминаний.

На рис. 9.5 справа представлено также обучение с помощью имплицитной памяти. Младенцы, например, слышат речевые последовательности звуков, но они ведь не изучают эксплицитно грамматические правила и закономерности. Все это, очевидно, воспринимается неосознанно и будет рассмотрено далее. В целом, имплицитное обучение часто вызывается эксплицитными, осознанными событиями, однако оно часто выходит далеко за рамки таких событий, связанных с сознательным опытом (Banaji, Greenwald, 1995). Привычки, выработанные в результате многократного повторения, и двигательные навыки также в значительной степени являются имплицитными. Как будет видно из дальнейшего, «прайминг-эффекты» тоже часто являются имплицитными. Контекст-зависимые феномены, связанные с восприятием зрительного пространства, направления падающего света в визуальной картине, абстрактные положения, высказанные в разговоре и т. д., часто тоже являются имплицитными.

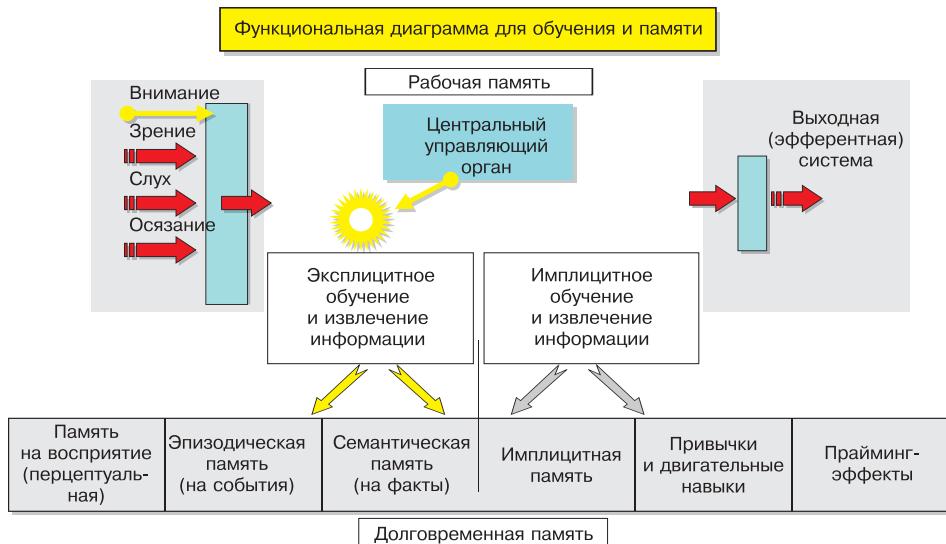


Рис. 9.5. Эксплицитные и имплицитные аспекты памяти. Функциональная диаграмма обучения и памяти. Рабочая память (вверху) может рассматриваться как входная по отношению к различным типам долговременной памяти, разделенной на *эксплицитную* и *имплицитную*. Эксплицитное обучение и извлечение информации включают осознанное знание как для фактов, так и для автобиографических данных. Память на факты называется *семантической* памятью, тогда как автобиографическая память также называется *эпизодической*, поскольку в ней отображаются жизненные события. Рабочая память может управлять эксплицитными воспоминаниями, такими как слова, числа, семантические факты и автобиографические события. Имплицитное обучение и извлечение информации включает так называемые «прайминг-эффекты»*, а также привычки, выработанные в результате многократного повторения, и моторные навыки

Возникающие эффекты зачастую трудно произносимы, имплицитны и отчасти неосознанны (Baars, 1988).

Как будет видно из дальнейшего, «центральный регулирующий орган» рабочей памяти играет важную роль в долговременном обучении и извлечении информации. Например, если вы заучиваете новое слово, то произвольно повторяете его про себя, при этом управляющие системы мозга контролируют повторение слова в уме и блокируют отвлечение внимания. Во время сессии хорошо проконтролировать самого себя «метакогнитивно» — т. е. подумать о своем собственном мыслительном процессе и определить, является ли уровень усвоения материала достаточным, чтобы успешно сдать экзамен. Все приведенные ситуации являются примерами управляемых процессов (см. гл. 10, 11 и 12).

* Прайминг-эффект (эффект установки, преднастройки, предшествования) — качественное (наличие/отсутствие) либо количественное (скорость, точность) изменение параметров реакции или действия человека в ответ на второе появление объекта по сравнению с условием, когда предшествующая встреча отсутствовала. В отечественной психологии единого аналога термина «priming» до сих пор не выработано. (М. В. Фаликман. <http://virtualcoglab.cs.msu.su/projects/priming.html>) — Прим. перев.

1.3. Имплицитная и эксплицитная память

Имплицитная память не сопровождается осознанием наличия того или иного воспоминания; к заключению о существовании воспоминания приходят, только исходя из косвенных эффектов, которые оно оказывает на поведение. Имплицитные воспоминания могут извлекаться из памяти непроизвольно. Для исследования имплицитной памяти широко используются прайминг-эффекты.

Под термином «прайминг» подразумевается эффект стимула по формированию готовности к воздействию сходного стимула. Например, демонстрация картинки лица повышает эффективность обработки изображения следующего лица, что выражается более быстрой и точной реакцией. Прайминг может быть как перцептивным, так и концептуальным.

Допустим, вас просят прочесть список слов, а через неделю проверяют, как вы их запомнили. Можно проверить вашу память непосредственно, попросив воспроизвести все заученные слова, которые сможете вспомнить, либо предложить опознать знакомые слова в смешанном списке из старых и новых слов. Если интервал был достаточно длинным, то вы, вскоре всего, вспомните или опознаете только немногие слова, или будете путать выученные слова и новые.

Тем не менее если память проверяется косвенным образом и при этом дается инструкция прочесть знакомые слова из общего списка как можно быстрее, то испытуемый произносит знакомые слова быстрее, чем новые. Старые слова при этом являются «праймами». При такой опосредованной проверке никто не говорит о памяти, и испытуемый обычно даже не осознает, что тестируется именно память. Однако по тому, насколько быстро испытуемые читают то или иное слово, можно сказать, оставил ли предыдущий опыт след в их памяти. Например пациенты с амнезией не могут вспомнить заученные слова вообще.

В случае концептуального или семантического прайминга такие слова, как, например, «пища», могут повысить эффективность запоминания таких слов, как «вода», даже если они имеют мало общего перцептивного содержания. Прайминг можно рассматривать как один из способов подстраиваться под общее свойство мозга в любой момент включаться в обработку предиктивной (т. е. связанной с предполагаемыми, будущими событиями. — Прим. перев.) информации.

Перцептивный прайминг основывается на изменениях перцептивного образа в задних отделах новой коры, связанных с обработкой перцептивной информации. Концептуальный прайминг связан с изменениями концептуальных систем в префронтальной коре.

1.3.1. Процедурная память

Процедурная память относится к сенсомоторным привычным реакциям и автоматизированным навыкам, которые являются, по большей части, бессознательными. В этих машинальных движениях принимают участие базальные ганглии.

Представьте себе, что едете на велосипеде и заваливаетесь вправо. Как избежать падения? Многие велосипедисты говорят, что они бы восстановили равновесие, повернув руль влево, не понимая, что такое действие только ускорит падение. В действительности во время езды на велосипеде в аналогичной ситуации те же самые велосипедисты поворачивают руль велосипеда в направлении падения. Приведенный пример подчеркивает различие между имплицитным и эксплицитным знанием. Имплицитное обучение относится к способности усваивать разом слож-

ную информацию (например, такие навыки, как езда на велосипеде) в отсутствие эксплицитного осознавания. Такие случаи, как пример с велосипедом, являются субъективно неопровергимыми доказательствами существования имплицитных форм знания, которые отличаются от эксплицитного знания (а возможно, и противоречат ему) ... (Curran, 2001).

Различные классы сенсомоторного обучения опосредуются через нейронные сети: базальные ганглии — лобная кора (Yin, Knowlton, 2006).

2.0. Амнезия

В гл. 2 рассматривается случай Клайва Уэринга (Clive Wearing), который жил с глубокой амнезией с 1985 г., когда в результате вирусной инфекции разрушились некоторые области его мозга, ответственные за память. За несколько дней Уэринг превратился из перспективного молодого музыканта в человека, который каждое пробуждение воспринимает, как первое, у которого нет почти никаких воспоминаний о прошлом и который не может ничему научиться.

Мало что изменилось для Уэринга с 1985 г. Хоть он и не может вспомнить какое-то отдельное определенное событие, некоторые аспекты его памяти сохраняются. Он может поддерживать нормальный разумный разговор. У него сохранилась кое-какая кратковременная память, позволяющая удерживать нить беседы на протяжении нескольких секунд. Он сохранил общее представление об окружающем мире, обширный словарный запас и невербальное понимание правил поведения. Уэринг остался искусственным музыкантом, способным играть по нотам сложные фортепианные пьесы. Хоть он и не помнит никаких определенных событий, он тем не менее может воспроизвести некоторые основные моменты своей жизни. Среди немногочисленных сохранившихся воспоминаний — его жена Дебора. Он так радостно приветствует ее всякий раз, как она входит в его комнату, словно они годами не виделись.

Однако уже через несколько мгновений после ее ухода Уэринг вообще забывает, что она здесь была. В своей недавно опубликованной книге Дебора Уэринг (2005) рассказывает, в частности, как она вернулась домой после посещения Клайва в больнице и обнаружила следующие сообщения на автоответчике:

Привет, любимая, это я, Клай! Сейчас 5 минут пятого, и я не знаю, что здесь происходит. Я только что проснулся и еще ни с кем не разговаривал...

Дорогая? Здравствуй, это я, Клайв. Сейчас 15 минут пятого, и я только что проснулся. Все случилось минуту назад, и я хочу тебя видеть...

Дорогая? Это я, Клайв, сейчас 18 минут пятого, и я проснулся. Я открыл глаза только минуту назад. Я еще ни с кем не разговаривал, я только хочу поговорить с тобой.

История Уэринга наводит на мысль о том, что амнезия избирательна — определенные типы памяти могут сохраняться, в то время как другие утрачиваются. Навыки, такие как способность говорить или играть на фортепиано, отличаются от наших воспоминаний об отдельных событиях. Таким образом, *память не едина, а состоит из различных типов*. История Уэринга также указывает на то, что различные части мозга могут быть связаны с разными типами памяти.

На рис. 9.6 показано, насколько специфичной является потеря памяти у Клайва Уэринга. Органическая амнезия (тип потери памяти, который связан с повреждением обеих медиальных височных долей) затрагивает эпизодиче-

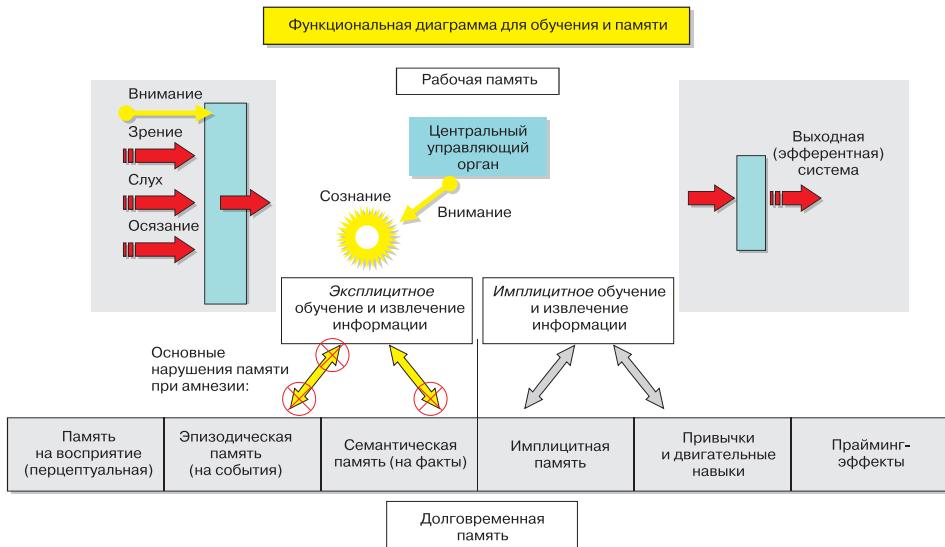


Рис. 9.6. Функциональная диаграмма: типичная потеря памяти при органической амнезии. Амнезия, связанная с двусторонним повреждением медиальных височных долей, высокоспецифична. При ней нарушается восстановление эпизодических (автобиографических) воспоминаний и блокируется эпизодическое обучение. Кроме того, становится невозможным изучение новых фактов и концепций (семантическое обучение). Тем не менее пациенты с амнезией, такие как НМ и Клайв Уэйнинг, могут вести вполне вроде бы нормальный разговор, поскольку они все еще в состоянии извлекать ту семантическую информацию, которую усвоили до повреждения мозга. *Имплицитное обучение и извлечение информации* у них также сохраняются. Поскольку эпизодическое обучение осуществляется при взаимодействии медиальной височной и новой коры, специфические нарушения у этих больных объясняются, по-видимому, двусторонним повреждением медиальных височных долей. (Следует отметить, что термины «эксплицитный» и «сознательный», по существу, означают одно и то же; оба этих термина применяются при изложении историй болезни (см. гл. 8). Аналогичным образом, термины «имплицитный» и «бессознательный» являются для наших целей равнозначными.)

ское обучение и воспроизведение информации. Кроме того, нарушается семантическое обучение, но не извлечение семантической информации. Клайв Уэйнинг воспринимает окружающий мир практически таким же, каким он его воспринимал в 1985 г.; его предыдущее семантическое познание явно остается незатронутым. Однако новому он не может научиться. Кроме того, он не может ни познать, ни вспомнить какие-либо отдельные события. Позднее мы увидим, в чем смысл таких нарушений памяти.

Хотя у всех пациентов с амнезией отмечается потеря памяти, степень ее различается. Амнезия у Клайва Уэйнинга напоминает амнезию других пациентов, однако она необычна постоянно возникающим чувством, что он только что очнулся от некоего бессознательного состояния. У него также наблюдается «персеверация» в большей степени, чем у большинства пациентов с амнезией, он повторяет одни и те же мысли и действия вновь и вновь, как в вышеприве-

денном примере с одними и теми же телефонными сообщениями, которые он вновь и вновь оставляет своей жене. Эти симптомы могут быть результатом дополнительного повреждения префронтальных структур, которые в норме позволяют отслеживать наши собственные действия.

2.1. НМ: наиболее изученный пациент с амнезией

Мы многое знаем о жизни Клайва Уэиринга из многочисленных сообщений в литературе об этом случае. Однако наиболее изученной жертвой амнезии является, безусловно, другой пациент, известный только по инициалам НМ. В случае НМ мы точно знаем, где располагается повреждение (рис. 9.7 и 9.8), что встречается крайне редко. Большинство повреждений мозга являются очень «размытыми», могут распространяться шире, чем видимые разрушения, и изменяться со временем. Вирусная инфекция у Клайва Уэиринга явно разрушила гиппокампальные области с обеих сторон, а также некоторые части лобных долей. У него также могло быть и какое-то другое повреждение мозга, о котором мы просто ничего не знаем. В случае же с НМ разрушение было нанесено самим хирургом, в результате чего точно известно, что у него с обеих сторон были удалены лишь медиальные отделы височных долей, причем настолько аккуратно, насколько это было возможно в то время.

Объем повреждения мозга и функционального дефицита у НМ был тщательно подтвержден более чем в 100 опубликованных статьях. Это сделало НМ одним из самых важных пациентов за всю историю науки о мозге (см. блок 9.1).

2.2. Краткие сведения об амнезии

У НМ отмечаются признаки амнезии в очень «чистой» форме (блок 9.1). В более общем смысле амнезия представляет собой любую потерю памяти о личном опыте и другой информации, несмотря на нормальное протекание других когнитивных функций. Причина амнезии может быть органической, включая

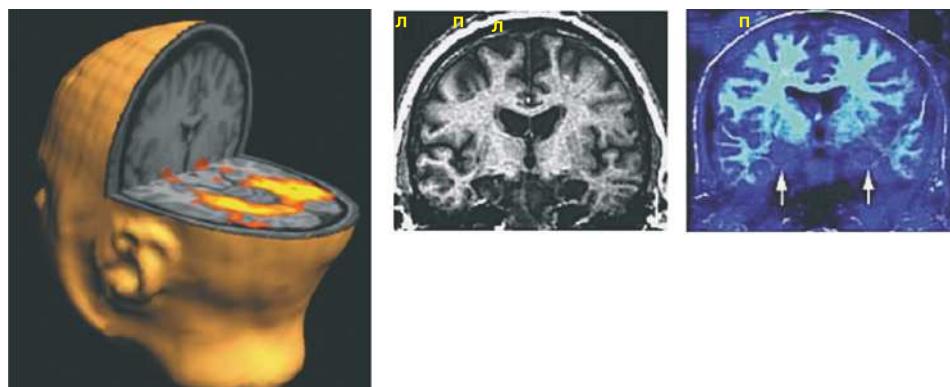


Рис. 9.7. Двустороннее повреждение гиппокампа у классического пациента НМ. В центре: изображении поперечного сканирования мозга, показывающее повреждения височных долей у НМ. Справа: для сравнения приводится сканированное изображение нормального мозга, на котором белыми стрелками указаны медиальные отделы височных долей. Эти области у НМ отсутствуют. Слева: приведено изображение мозга с удаленным участком, помогающее понять расположение поперечных срезов. (Источник: (слева) Aminoff, Daroff, 2003; (справа) Corkin et al., 1997.)

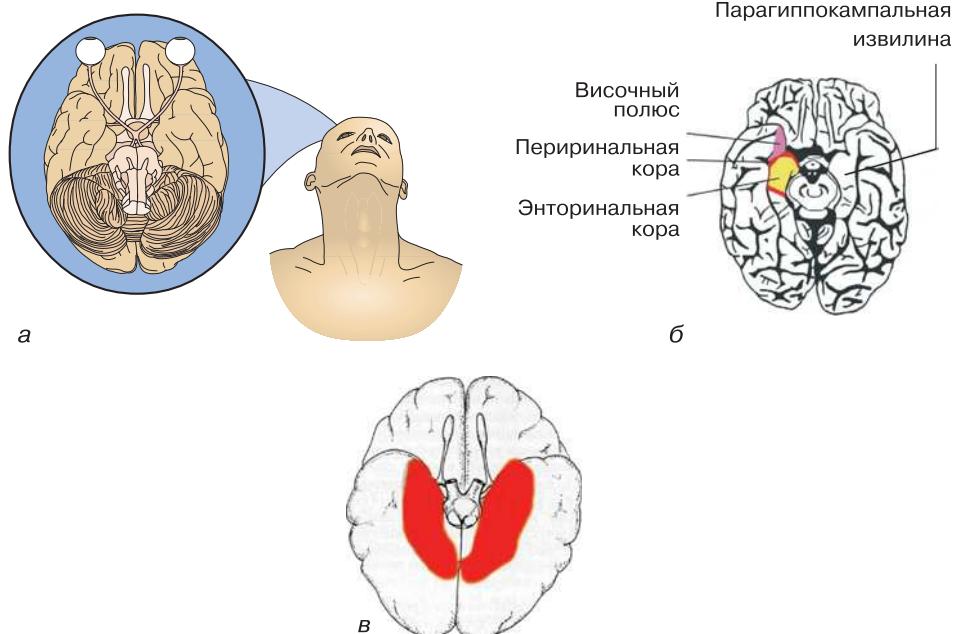


Рис. 9.8. Медиальные отделы височных долей и повреждения мозга у НМ, вид снизу. (а) ориентация головы и мозга; (б) изображение нижней поверхности медиальной височной доли, на котором отмечены основные субрегионы, ответственные за память. Следует отметить, что название ринальная (обонятельная) кора свидетельствует о древнем происхождении этой области. На всех рисунках сверху указан важный ориентир — две обонятельные луковицы. (в) Хирургическое повреждение мозга у НМ. В то время хирурги не знали о важности этой области для памяти. (Источник: (б) Buckley, Gaffan, 2006; (в) Morris Moscovitch, личное сообщение.)

инфекцию, инсульт, опухоль, лекарственные средства, кислородное голодание, эпилепсию и дегенеративные заболевания, такие как болезнь Альцгеймера.

Амнезия также может быть *психогенной* в результате травмы или внушения (Nilsson and Markowitsch, 1999).

Как видно из вышеизложенного, органическая амнезия вызывается двусторонним повреждением медиальных отделов височных долей, включающих гиппокампальную формацию. При этом обычно обнаруживается ряд признаков.

1. *Нарушается память, но сохраняется восприятие, узнавание, умственные способности и поведение.* Больные с амнезией нормально выполняют стандартные тесты на интеллект, однако ошибаются в стандартных тестах на память. Они могут играть в шахматы, решать кроссворды, собирать пазлы, воспринимать сложные инструкции и рассуждать логически.
2. *Нарушается долговременная, но не рабочая память.* У людей с амнезией наблюдаются нормальные результаты теста на запоминание цифр. Однако результаты ухудшаются, если внимание больных на что-то отвлекается. То же самое относится к запоминанию слов, историй, зрительных образов, лиц, мелодий, запахов и осязательных ощущений.

Блок 9.1. Случай НМ

Когнитивная нейронаука о памяти началась, пожалуй, с сообщения Герберта Сковилла и Бренды Милнер (Scoville, Milner, 1957) о нарушении памяти у пациента НМ после двустороннего удаления у него медиальных отделов височных долей с целью устранения тяжелых эпилептических приступов. В детстве НМ упал с велосипеда и получил травму головы, после чего его стали донимать эпилептические приступы, частота и тяжесть которых нарастала к 30 годам. В качестве крайней меры Сковилл выполнил операцию по удалению гиппокампа и окружающей ткани с обеих сторон мозга НМ (см. рис. 9.8). Хотя операция и снизила частоту приступов у НМ, она оказала глубокое и непредвиденное влияние на его память. В то время возможность возникновения такого результата была неизвестна и, если бы Сковилл знал об этом драматическом последствии, то, несомненно, изменил бы план операции. Это сообщение Сковилла и Бренды Милнер (1957) о случае НМ было первым, где непосредственно продемонстрирована важность гиппокампа и окружающих его структур для памяти.

В результате НМ не мог вспомнить никакие события своей послеоперационной жизни — ни с кем он встречался, ни что он делал, ни что происходило в мире вокруг него. Он не знал, сколько ему теперь лет, и не узнавал свое новое отражение в зеркале.

В дополнение к *антероградному* (после повреждения) дефициту памяти, НМ также не мог вспомнить события или впечатления за несколько лет, непосредственно предшествовавших операции — *ретроградная амнезия*. Несмотря на острую потерю эпизодической (автобиографической) памяти, другие когнитивные функции, видимо, оставались незатронутыми. Он мог рассуждать, решать проблемы и поддерживать нормальный разговор. Его интеллект оставался нормальным и языковые способности сохранились.

Кратковременная память у НМ сохранилась незатронутой. Результаты его тестов на рабочую память, например задачи на запоминание ряда цифр, были такими же, как и у здоровых людей. С юных лет НМ находился под присмотром врачей, и его умственные способности до операции были подробно описаны. Специфический очаг поврежденной ткани был четко ограничен и хорошо охарактеризован. У большинства пациентов с амнезией повреждения более обширные и их границы трудно точно установить. С момента операции пациенту НМ множество раз проводились тестирования и сканирования, что дало очень полную картину его состояния.

Глядя на рис. 9.1 и 9.2, можно высказать предположение, что новая кора (наружные структуры на сканированном изображении мозга) у НМ оставалась явно не затронутой. Как и Клэйв Уэринг, НМ мог поддерживать нормальный разговор. Он мог обсуждать события, непосредственно происходящие в настоящий момент, используя свои общие представления об окружающем мире. Он осознавал происходящее, осуществляя нормальный волевой контроль над своими действиями и, по-видимому, был эмоционально хорошо уравновешен. Нарушения возникали только при исследовании его эпизодической памяти, когда выяснялось, что он просто не может вспомнить прошлое или приобрести новые знания касательно будущего.

Читателю будет полезно повторить изученный материал о некоторых важных областях коры (рис. 9.3, 9.9). В частности, необходимо вспомнить расположение префронтальных областей лобных долей (кпереди от моторной и премоторной коры). Вся новая кора играет важную роль в формировании памяти, однако префронтальные области, возможно, имеют особое значение.

3. *Нарушается память на недавние, но не на отдаленные события.* Особенно заметна потеря памяти на то, что узнавалось после начала заболевания и в период, непосредственно предшествовавший ему, но не на информацию, приобретенную за годы до этого. Таким образом больные страдают в весьма значительной степени от антероградной амнезии, захватывающей будущее, но лишь незначительно — от ретроградной амнезии. Длительность и тяжесть ретроградной амнезии у больных различаются.
4. *Нарушается эксплицитная, но не имплицитная память.* Антероградная (после повреждения) потеря памяти относится только к той информации, которая может запомниться сознательно, или *эксплицитно*. Обучение, сохранение и извлечение воспоминания без участия сознания или *имплицитно* остаются нормальными.

2.3. Сохраняющиеся функции при амнезии: имплицитная и процедурная память

Как упоминалось выше, имплицитная память, как правило, оценивается в задачах на прайминг-эффекты (эффекты предшествования). Перцептивное предшествование (перцептивный прайминг) опосредуется сенсорной корой, а концептуальное предшествование (концептуальный прайминг) предполагает, видимо, активацию как височных, так и префронтальных областей. Пациенты с амнезией не утрачивают способности хорошо выполнять прайминг-задачи (на эффекты предшествования), такие как восстановление целого слова по его фрагментам. К примеру, испытуемые просматривают список слов (и в нем, скажем, встречается слово *металл*). Затем им предлагают фрагменты слов, которые они изучали (например, *мет_*), чтобы проверить, смогут ли они восполнить слово по его фрагменту. Время изучения списка постепенно уменьшается. Пациенты с амнезией могут выполнять такие задачи не хуже здоровых испытуемых.

Функциональные нейровизуализационные исследования (фМРТ) подтверждают наличие перцептивного локуса. В отличие от тестов на эксплицитную память, которые ассоциируются с *повышенной активацией* во время извлечения информации тех областей мозга, которые обеспечивают формирование памяти, таких как медиальная височная и префронтальная кора, перцептивный прайминг ассоциируется со *сниженной активацией* при повторных предъявлениях стимулов тех областей мозга, которые, как считается, опосредуют перцептивное представительство. Таким образом, повторное предъявление стимула в виде лиц и слов приводит к снижению активации нижней височной и экстрапариетальной коры, которые отвечают за восприятие лиц и слов (Wigg, Martin, 1998; Schacter *et al.*, 2004).

2.3.1. Концептуальный прайминг

В случае концептуального прайминга связь между изучением и исследуемыми предметами основывается на смысловом содержании.

Концептуальные задания бывают на словесную ассоциацию («назовите первое слово, которое приходит на ум при слове «слон»), на поиск термина из определенной категории («приведите пример животных») и на общее знание («какое животное используется в Индии для перевозки тяжелых грузов?») (Moscovitch *et al.*, 1993; Roediger, McDermott, 1993). Концептуальный прайминг наблюдается в том случае, если изученные слова (например слон) вспомина-

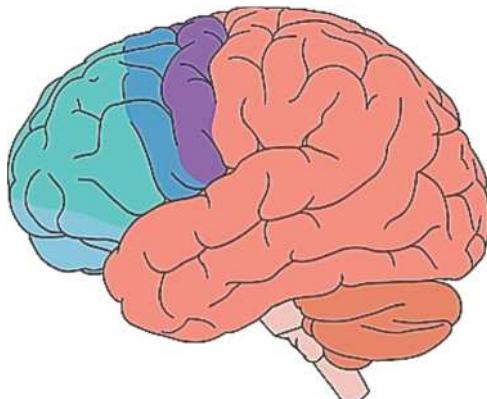


Рис. 9.9. Новая кора: моторная, премоторная и префронтальная области. Вид коры сбоку: моторная область окрашена в фиолетовый цвет. Непосредственно перед ней располагается премоторная область, в которой кодируется когнитивное намерение выполнить движение определенными конечностями. Истинная префронтальная кора находится перед этими моторными областями (светло-зеленого цвета). Голубая область префронтальной доли иногда называется орбитофронтальной корой, поскольку располагается сразу над обеими глазничными впадинами. Читателю рекомендуется самому найти другие структуры, которые видны на этом рисунке, в том числе основные доли коры, сильвиеву борозду и центральную борозду, которая отделяет заднюю половину коры от передней. (*Источник:* Shawn Fu.)

ются чаще, чем неизученные. Поскольку концептуальный прайминг зависит от смысла, изменение физической формы стимулов оказывает на него незначительное влияние.

Концептуальный прайминг нарушается у людей с повреждением областей коры, ответственных за семантику. Таким образом, люди с семантической деменцией, у которых дегенеративный процесс затрагивает латеральные и передние височные доли, неспособны опознавать повторяющиеся объекты, имеющие общий смысл, например два телефонных аппарата разного вида. Однако у них не возникает проблем с опознанием объектов одинаковой формы (Graham *et al.*, 2000).

Сходным образом у пациентов с болезнью Альцгеймера сохраняется перцептивный прайминг, однако нарушается концептуальный прайминг. В функциональных нейровизуализационных (фМРТ) исследованиях концептуального прайминга показано вовлечение в процесс областей мозга, в которых осуществляется обработка семантической информации, таких как префронтальная и латеральная височная области. Как и в тестах на перцептивный прайминг, в тестах на концептуальный прайминг отмечается снижение активации этих областей (Buckner *et al.*, 1998; Schacter *et al.*, 2004). Когда людей, скажем, просят повторно привести примеры животных, отмечается *снижение* активации тех же областей.

В многочисленных исследованиях показано, что у больных с амнезией отмечаются нормальные результаты разнообразных тестов на прайминг. Это относится к большинству тестов на перцептивный и концептуальный прайминг, что указывает на то, что медиальные височные доли не участвуют в их выполнении.

2.3.2. Сохранение процедурной памяти при амнезии

Одна из первых демонстраций сохранения памяти при амнезии произошла при исследовании обучения перцептивным двигательным навыкам, называемым тестам на *процедурную память*. Коркин (Corkin, 1965) и Милнер (Milner, 1965) показали, что НМ мог обучаться и запоминать задание по преследованию движущейся цели, удерживая на ней указатель. Результаты обучения сохранялись у НМ даже через несколько месяцев, хотя если его внимание отвлекалось, то уже через несколько минут он не мог вспомнить, что он делал. Такие же результаты были получены и в ряде других случаев.

Процедурная память зависит от перцептивно-двигательных областей, таких как базальные ганглии, которые взаимодействуют как с задними, так и с лобными отделами новой коры (см. гл. 5). У больных с повреждением базальных ганглиев, связанным с болезнью Паркинсона или Хантингтона, отмечается отсутствие улучшения или лишь незначительное улучшение результатов после обучения сенсомоторным задачам (Kaszniak, 1990; Gabrieli *et al.*, 1994).

В серийной задаче на время реакции (SRT) на экране компьютера в одном из четырех положений возникают точки. При этом участников исследования инструктируют нажимать кнопку, соответствующую видимому расположению точек (Willingham *et al.*, 1989). Одни последовательности появления точек закономерно повторяются, а другие изменяются случайным образом. В ходе тестирования реакция на повторяющиеся последовательности ускоряется, тогда как реакция на случайные последовательности не меняется, даже если участники не могут осознанно отличить одни последовательности от других (Willingham, 1998). Пациенты с амнезией хорошо справляются с имплицитным заданием на время реакции и плохо — с его эксплицитной версией (Nissen, Bullemer, 1987; Reber, Squire, 1998). И вновь пациенты с повреждениями базальных ганглиев, как при болезни Паркинсона, плохо справляются с обеими задачами на время реакции (Knopman, Nissen, 1987; Vakil *et al.*, 2000).

В функциональных нейровизуализационных исследованиях также показано, что обучение имплицитной задаче на скорость реакции связано с активностью в базальных ганглиях, а не в медиальных височных областях.

2.4. Сохраненное имплицитное обучение

Академическое обучение обычно эксплицитно: преподаватели объясняют то, что нужно выучить, а студенты по мере сил стараются это запомнить. Однако обычное человеческое обучение в основном все же имплицитно. Первобытный охотник наставлял молодежь, как выследить зверя, как убить его, как содрать с него шкуру. Таким практическим навыкам гораздо легче обучиться путем моделирования ситуации, чем эксплицитным запоминанием последовательности действий. Множество тонкостей, связанных с охотой и собирательством, может даже и названий-то не иметь! Если человек воспринимает какую-то последовательность стимулов, основанную на простых закономерностях, то он эту закономерность выявляет обычно неосознанно, опытным путем. Социальные навыки тоже приобретаются, видимо, по большей части имплицитно. Когда дети учатся говорить, они ведь не опознают слышимые ими слова как существительные или глаголы. Они, прежде всего, обращают внимание на звуки речи, а закономерности, лежащие в основе языка, постигаются ими *имплицитно*.



Рис. 9.10. Задача на имплицитное обучение «прогнозу погоды» с помощью последовательности из четырех карт, разработанная Ноултоном с соавторами (Knowlton *et al.*, 1994). Участники обучались прогнозировать вероятность результата имплицитно еще до того, как могли сформулировать закономерность эксплицитно. Больные с амнезией хорошоправлялись с заданием во время имплицитной ранней части процесса обучения, но так и не могли научиться определять связь между картами и «погодой» эксплицитно. (Источник: Knowlton *et al.*, 2003.)

Мы редко воспринимаем абстрактные вещи — грамматические правила, музыкальную гармонию или утонченную живопись — на уровне сознания. Наши знания — по большей части не выражены словами, наше обучение — по большей части имплицитно.

Ноултон с соавторами (Knowlton *et al.*, 1994, 1996) для исследования имплицитного обучения использовал задачу по вероятностному прогнозированию. Участникам показывали наборы из четырех карт, с помощью которых с разной степенью вероятности осуществлялся «прогноз погоды» (рис. 9.10). После предъявления каждого набора карт участников опрашивали о прогнозе: «дождь» или «солнечно». Одни наборы предсказывали «дождь» в 20% случаев, а другие — в 80%. Обучение этой ассоциации у нормальных людей требует примерно 50 попыток, но чтобы эксплицитно понять, какая последовательность карт какой тип погоды прогнозирует, требуется значительно больше времени. То есть предлагаемый принцип прогноза погоды уже постигается имплицитно до того, как он будет, наконец, понят эксплицитно.

На ранних этапах обучения, когда формируется имплицитная ассоциация, больные с амнезией выполняют это задание так же, как и контрольные испытуемые, но плохо справляются на поздних этапах, когда решение задачи основывается на эксплицитной, декларативной памяти. А у пациентов с болезнью Паркинсона (дисфункцией базальных ганглиев), наоборот, отмечаются плохие результаты в ранних испытаниях, но улучшение на более поздних. Нейровизуализация (фМРТ) показывает активность в базальных ганглиях в течение всего времени решения задачи, а изменение активности медиальной височной доли — по ходу выполнения задания (Poldrack *et al.*, 1998).

Итак, амнезия, связанная с двусторонним повреждением медиальных височных долей, связана, по-видимому, главным образом с расстройством *эпизодической памяти*, что является результатом нарушения передачи информации из рабочей памяти в долговременную.

Поскольку воспоминания, приобретенные задолго до возникновения амнезии, остаются относительно сохранными, предполагается, что гиппокамп и связанные с ним структуры медиальных отделов височной доли необходимы только для временного удержания информации в памяти до консолидации ее в других областях мозга, предположительно в новой коре.

ПЕРСПЕКТИВЫ КОГНИТИВНОЙ НАУКИ

Эпизодическая память



Рис. 9.11. Харан Ранганат (Charan Ranganath, PhD), Калифорнийский университет в Дейвисе, США.

Выдающийся психолог Эндель Тулвинг (Endel Tulving, 1985) описал *эпизодическую память* (способность запоминать прошедшее событие) как «мысленное путешествие во времени». Нейрофизиологам потребовалось двадцать лет, чтобы постичь его идеи, зато теперь мы понимаем, что эпизодическая память позволяет нам повторно переживать прошлое, ориентироваться в настоящем и строить планы на будущее (Schacter *et al.*, 2007). Прискорбно, что на память оказывают значительное негативное воздействие многочисленные неврологические (например, болезнь Альцгеймера, лобно-височная деменция, эпилепсия, черепно-мозговые травмы и др.) и психиатрические (например, шизофрения, депрессия, посттравматические стрессовые расстройства и др.) заболевания. Таким образом, понимание функциональной организации процессов памяти и их нервных субстратов представляет исключительную важность как для учебных, так и для общества в целом.

До недавнего времени большая часть того, что мы знали о нервной основе памяти, была получена на экспериментальных моделях и их сравнении с больными с амнезией. Таким образом была получена мас-

са информации о различных типах памяти и нейронных системах, которые их обеспечивают, однако отсутствовало понимание того, как же эти системы работают в живом мозге человека. К счастью, когда я еще был студентом, исследователи стали использовать нейровизуализационные (фМРТ) методы для идентификации нейронных коррелятов процессов памяти. Эти методы позволили разработать и исследовать модели для объяснения не только самих визуализационных данных, но также и результатов экспериментальных исследований на системном и молекулярном уровнях, и изучения функциональной природы процессов памяти человека. Конечно, вопрос на 100% состоит в том, узнали ли мы что-либо новое из всех этих прелестных картинок? Я, безусловно, думаю, что да. С момента революционной работы Бренды Милнер (Brenda Milner) насчет больного с амнезией по имени Генри Молезон (Henry Molaison, известный как «НМ»), стало ясно, что медиальные отделы височной доли являются критическими для эпизодической памяти. Визуализационные исследования расширили это представление, продемонстрировав,

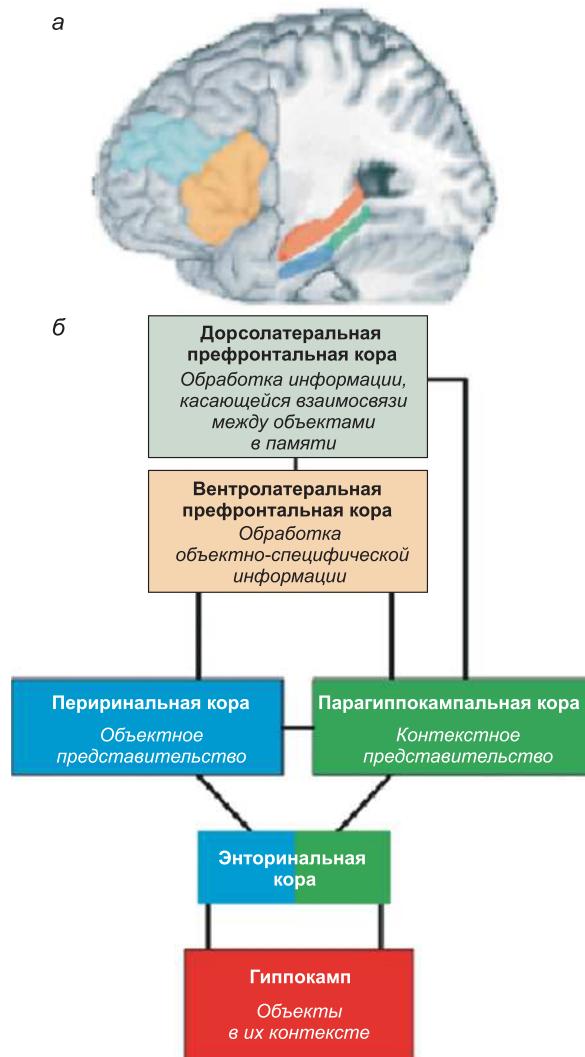


Рис. 9.12. Префронтальная область и медиальные отделы височной доли, участвующие в формировании эпизодической памяти. (а) Относительное расположение дорсолатеральной префронтальной коры (ДЛПФК, голубого цвета), вентролатеральной префронтальной коры (ВЛПФК, розового цвета), периринальной коры (синего цвета), парагиппокампальной коры (зеленого цвета) и гиппокампа (красного цвета) показано на изображении мозга с удаленным участком, чтобы обнажить медиальные отделы височных долей. (б) Диаграмма, иллюстрирующая текущую модель участия латеральной префронтальной и медиальной височной областей в формировании эпизодической памяти. Анатомические связи между областями показаны черными прямыми, а предполагаемые роли регионов приводятся курсивом. Для простоты на диаграмме представлены только самые важные анатомические связи между этими областями и не указаны другие связанные с ними области, которые также могут играть значительную роль в формировании эпизодической памяти или извлечении из нее информации. (Источник: Ranganath, в печати.)

что различные области медиальной височной коры обеспечивают формирование памяти различными путями (рис. 9.12). К примеру, активация периринальной коры связана с узнаванием знакомых объектов, в то время как активность в гиппокампе и парагиппокампальной коре связана с припомнанием взаимосвязей между данными объектами и контекстом, в котором с ними столкнулись (Diana *et al.*, 2007). Эти результаты весьма схожи с данными, полученными при фокальных повреждениях медиальных височных долей у крыс и обезьян, подтверждающими удивительный параллелизм функций этих областей у разных видов (Eichenbaum *et al.*, 2007). Визуализационные исследования также показали, что формирование эпизодической памяти обеспечивается кортикальной сетью, простирающейся далеко за пределы медиальных височных долей. К примеру, визуализационные данные выявили, что префронтальная (Ranganath, Blumenfeld, 2008) и задняя теменная кора (Cabeza *et al.*, 2008) постоянно вовлекаются в кодирование и извлечение информации из памяти, и роль этих областей только начинает осознаваться (рис. 9.12).

Все вышеприведенное — только намек на те потенциальные возможности, которые открываются для дальнейших достижений в этой области. Недавний прорыв в области визуализации высокого разрешения в сочетании с методами анализа визуализационных данных для обнаружения и классификации пространственных паттернов приведут к значимым изменениям и усовершенствованиям теорий нейропсихологических процессов, тех самых, которые обеспечивают нашу поразительную способность мысленно путешествовать во времени.

Литература

1. Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I. R., & Moskovitch, M. (2008). The parietal cortex and episodic memory: An attentional account. *Nature Review Neuroscience*, 9, 613–619.
2. Diana, R. A., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2007). Imaging recollection and familiarity in the medial temporal lobe. A three-component model. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 379–386.
3. Eichenbaum, H., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2007). The medial temporal lobe and recognition memory. *Annual Review of Neurosciences*. 30, 123–152.
4. Ranganath, C., & Blumenfeld, R. S. (2008). Prefrontal cortex and memory. In J. H. Byrne (Ed.), *Learning and Memory: A Comprehensive Reference* (pp. 261–279). Oxford: Academic Press.
5. Schacter, D. L., Addis, D. R., & Buckner, R. L. (2007). Remembering the past to imaging the future: The prospective brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 657–661.
6. Tulving, E. (1985). *Elements of Episodic Memory*. New York: Oxford University Press.

3.0. Как формируются воспоминания

Традиционно память считается устойчивой записью события, которая может быть восстановлена точно в такой же форме, в которой она была впервые зафиксирована. В соответствии с таким общепринятым подходом воспоминания могут быть восстановлены, проверены и воспроизведены как высококачественная музыкальная запись. Воспоминания также могут быть забыты, что не затрагивает другие когнитивные системы.

Имеются, однако, определенные причины в этом усомниться. Одна из них состоит в том, что реальные воспоминания о прошедших событиях редко бывают точными. С динамической точки зрения, память рассматривается как продукт динамического процесса: преобразования прошлого под влиянием прошлых и текущих условий, предвосхищения будущего результата и других когнитивных

процессов. С этой точки зрения память основана на хранении информации, но не эквивалента ему. Она динамична и изменчива и взаимодействует с другими процессами. Так, два человека, переживших одинаковое событие, могут иметь различные воспоминания о нем. Это не значит, что один человек попросту прав, а другой ошибается. Это значит, что при извлечении воспоминания у каждого человека может быть свой взгляд, свое знание, своя мотивация и свойства памяти, которые влияют на то, что извлекается.

Память каждого человека со временем изменяется. Большая часть того, что произошло, забывается в течение нескольких минут или часов, а то, что остается, обычно реорганизуется и искажается другими знаниями или предубеждениями. Однако мы не хотим, чтобы с компьютерными файлами или книгами происходило то же самое. Мы не хотим, чтобы файлы со временем разрушались или перемешивались с соседними файлами. Компьютеры и библиотеки созданы для того, чтобы хранить всю информацию настолько четкой и неизменной, насколько это возможно. Между тем нормальные воспоминания со временем действительно тускнеют и часто смешиваются с другими.

Попытайтесь как можно подробнее вспомнить все, что вы делали в позапрошлые выходные, точно в том самом порядке, в котором вы все это проделали. Для этого большинству из нас необходимо сначала вспомнить какие-то ключевые моменты, а затем по ним уже точно восстановить, что происходило. После этого запускается процесс восстановления последовательности событий. Например, я встретил приятеля до или после разговора с родителями? Ходил ли я по магазинам, и в каком порядке их посещал? В какой последовательности в каждом из магазинов я выбирал и покупал товары? Можете проделать то же самое, скажем, с недавно просмотренным фильмом и затем проверить точность своей памяти, пересмотрев его.

Чтобы ответить на подобные вопросы, нужно много чего вспомнить, но все это уж очень отличается от набора имени файла на клавиатуре для получения к нему доступа или указания шифра книги на библиотечной карточке, чтобы книгу нашли в хранении. Можно нечаянно спутать то, что происходило в позапрошлые выходные, с тем, что случилось в другое время. Как видно из дальнейшего, у некоторых пациентов с мозговыми нарушениями наблюдается расстройство, называемое *конфабуляция*, при которой они рассказывают о ложных воспоминаниях без какого-либо намерения соврать и без какого-либо осознания того, что их воспоминания неверны.

Одни воспоминания влияют на то, как другие воспоминания организуются и извлекаются из памяти. Они также формируют наши действия, даже когда мы этого не осознаем. Наши воспоминания и склонности влияют на наши мысли и действия и, в свою очередь, подвергаются влиянию с их стороны. Короче говоря, память необходима, чтобы вести повседневную жизнь и строить планы на будущее. При этом на нее, в свою очередь, оказывают влияние и прошлое (вне зависимости от того, осознаем мы это или нет) и наши мысли о будущем.

3.1. Электрически вызванные автобиографические воспоминания

Около 50 лет тому назад хирурги, оперирующие на головном мозге, сообщили, что бодрствующие пациенты во время стимуляции височной доли описывают яркие, специфические осознанные воспоминания. Пенфилд и Робертс (Penfield,

Roberts, 1959) были среди первых, кто использовал точечную электрическую стимуляцию коры для составления карты функциональных областей. Их целью было устраниить так называемые «эпилептические очаги» в коре, в области рубцовой ткани, откуда запускается мощная «электрическая буря» при больших припадках. Чтобы определить местонахождение эпилептических очагов и избежать повреждения функционально важных областей, кора бодрствующих пациентов картировалась с использованием низковольтной электростимуляции специфических областей.

Это возможно только потому, что кора сама по себе не содержит болевых рецепторов. Поскольку используется лишь местная анестезия для устранения боли от разреза скальпа, бодрствующие пациенты могут безо всякого вреда для себя рассказывать о своих ощущениях. Так что хирургия на открытом мозге — уникальный источник данных для когнитивной нейронауки.

Стимуляция височной доли иногда приводит к внезапному наплыву осознанных воспоминаний. Например, недавно один больной во время стимуляции мозга сообщил о следующих впечатлениях (Moriarty *et al.*, 2001).

1. При четырех расположениях электродов, указанных на рис. 9.13, — просматривал детские мультики «Флинтстоуны».
2. При других четырех расположениях электродов — прослушивал рок-группу «Пинк Флойд».
3. Еще при двух расположениях — прослушивал бейсбольный репортаж.
4. Наконец, при четырех последних расположениях — слышал неизвестный женский голос.

Обратите внимание, что незаштрихованные кружочки на рисунке показывают расположения электродов, при которых не отмечалось никаких воспоминаний вообще. Некоторые из расположений электродов находятся возле слуховой коры в верхней части височной доли, однако другие — далеко от них. При этом нет никаких данных о том, чтобы эти слуховые области коры были источником таких насыщенных впечатлениями воспоминаний о каких-то вещах, которые, как сообщают больные, они слышали в определенные моменты своей жизни. Однако этому пациенту было выполнено хирургическое разрушение в медиальном отделе височной доли, так что какие-либо обобщения следует делать с осторожностью.

Отчеты этого больного не могут быть выдумкой, поскольку он не знал, какой электрод в данный момент стимулирует его височную долю. Ученые скептически отнеслись к этим сообщениям, поскольку стимуляция в одном месте может также активировать и другие области. Кроме того, для эпилептиков характерен «атипичный» мозг, так как кора обычно изменяется в результате заболевания. Тем не менее чрезвычайно маловероятно, что за пятьдесят лет истории стимуляции височной доли так много различных больных сообщали бы о случайном «наплыве» сознательных воспоминаний. После многочисленных экспериментов на животных, тщательных исследований больных с амнезией и нейровизуализаций при тестировании памяти в настоящее время остается мало сомнений в том, что височная доля заключает в себе нечто специфическое в отношении долговременной эпизодической памяти. Одна из приемлемых гипотез состоит в том, что стимуляция височной доли захватывает ее медиальную часть и каким-то образом активирует специфические воспоминания.

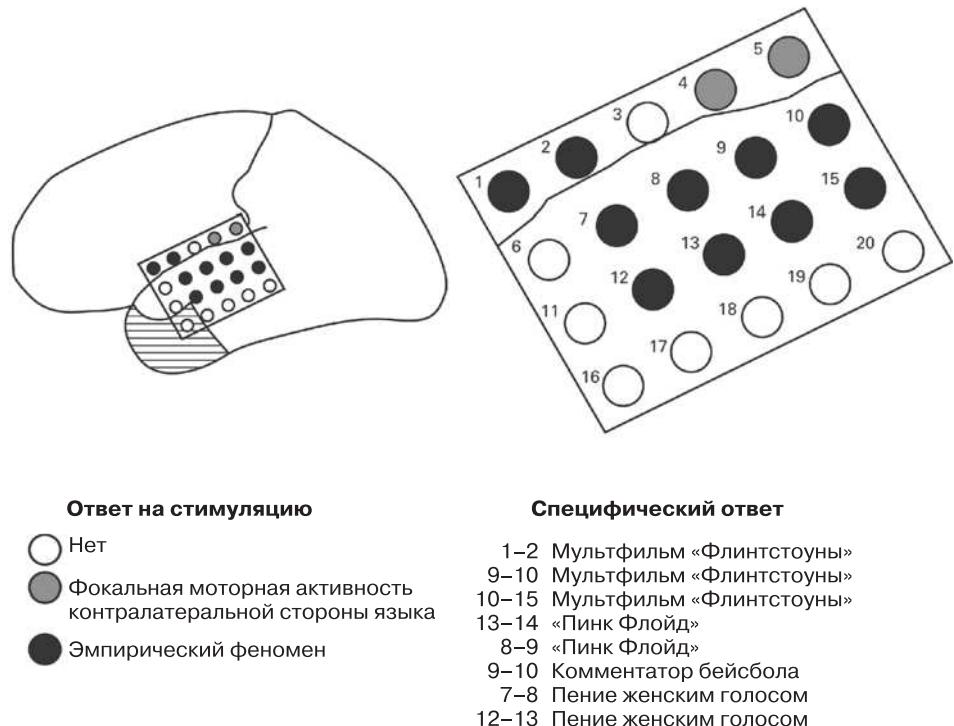


Рис. 9.13. Автобиографические воспоминания, вызванные стимуляцией височной доли. Спонтанные сообщения о воспоминании пережитых событий, вызванных электрической стимуляцией мозга у больных с хирургическими разрушениями в медиальных отделах левой височной доли. Обратите внимание на электродную сетку, которая была помещена на кору мозга таким образом, как показано на рисунке. Электроды размещались с интервалом 1 см. Различные электроды всякий раз вызывали воспоминания разных жизненных эпизодов. Спонтанные отчеты такого рода нередки при стимуляции височной доли, однако при стимуляциях коры мозга другой локализации таких сообщений обычно не отмечается. (Источник: Moriarty *et al.*, 2001.)

На рис. 9.14 приводится возможное объяснение этого феномена. То, что мы наблюдаем у нейрохирургического больного, является стабильным памятным следом, который вызывается путем непосредственной электрической стимуляции височной доли. Таким образом, поток информации идет из новой коры (височной) в гиппокампальную систему (медиальную височную кору) и вводит гиппокампальную систему в резонанс с исходными следами памяти в новой коре для воссоздания переживания определенного жизненного события или чего-то очень похожего.

Тем не менее много вопросов все еще остается без ответа, например: какова связь между электрическим стимулом и нормальным процессом извлечения эпизодического воспоминания? Почему среди многих миллионов эпизодов, из которых состоит жизнь обычного человека, в этих обстоятельствах возникают такие весьма специфические воспоминания? Существует ли возможная

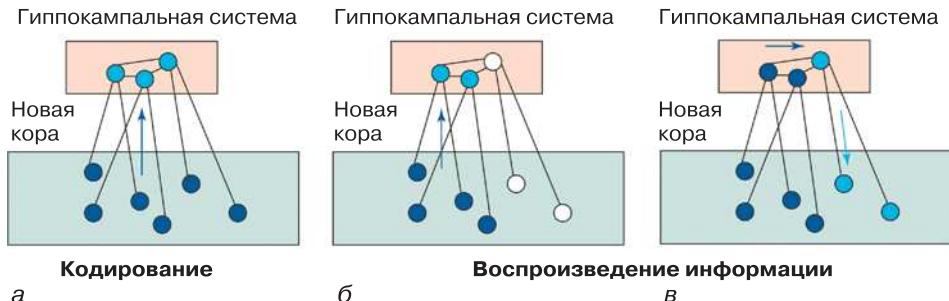


Рис. 9.14. Гиппокампальная система (медиальная височная кора) и новая кора при обучении и воспроизведении воспоминания. Модель нейронной сети взаимодействия медиальной височной коры (гиппокампальной системы) с новой корой. Во время кодирования или процесса обучения (*а*) информация из коры передается в гиппокампальную систему. Во время извлечения воспоминания из памяти (*б*) и (*в*) неокортикальная импульсация служит активатором перекрывающегося рисунка нейроанальной активации в медиальной височной коре (голубые точки). Гиппокампальная система отвечает активацией областей новой коры, которые обеспечивают ощущение восстановление некоторой части исходного события. (Источник: Gluck *et al.*, 2003.)

связь между электрическим раздражителем и осцилляторными ЭЭГ феноменами, наблюдаемыми при извлечении информации, например тета-ритмами, которые, похоже, координируют активность медиальной височной и новой коры при извлечении информации (см. далее)? Эпизодические воспоминания, о которых сообщали нейрохирургические больные после электрической стимуляции, — поразительные и, видимо, стойкие и хорошо воспроизводимые феномены. Однако до сих пор нет четкого удовлетворительного объяснения данного явления.

3.2. Длительная потенциация и длительная депрессия: возбуждающие и тормозные следы памяти

Большинство синапсов в коре являются возбуждающими, использующими нейромедиатор глутамат (см. гл. 3). Небольшая их часть использует тормозные нейромедиаторы, такие как ГАМК (гамма-аминомасляная кислота). Для кодировки следов долговременной памяти путем изменения синаптической проводимости эти возбуждающие и тормозные связи должны каким-то образом стать более стабильными. Эти процессы, как предполагается, происходят за счет так называемой долговременной потенциации (ДВП) возбуждающих синапсов и долговременной депрессии (ДВД) тормозных синапсов. Эти явления, которые наблюдаются в специфических областях, являются просто повышением и снижением вероятности разряда постсинаптического потенциала в ответ на пре-синаптический спайк.

Явление ДВП было обнаружено в самом гиппокампе с использованием записи одиночной активности одного из нейронных слоев (рис. 9.15). Запись активности одиночных клеток широко применяются в исследованиях на животных, однако такие записи были сделаны также и у нескольких пациентов с эпилепсией (Kreiman *et al.*, 2002).

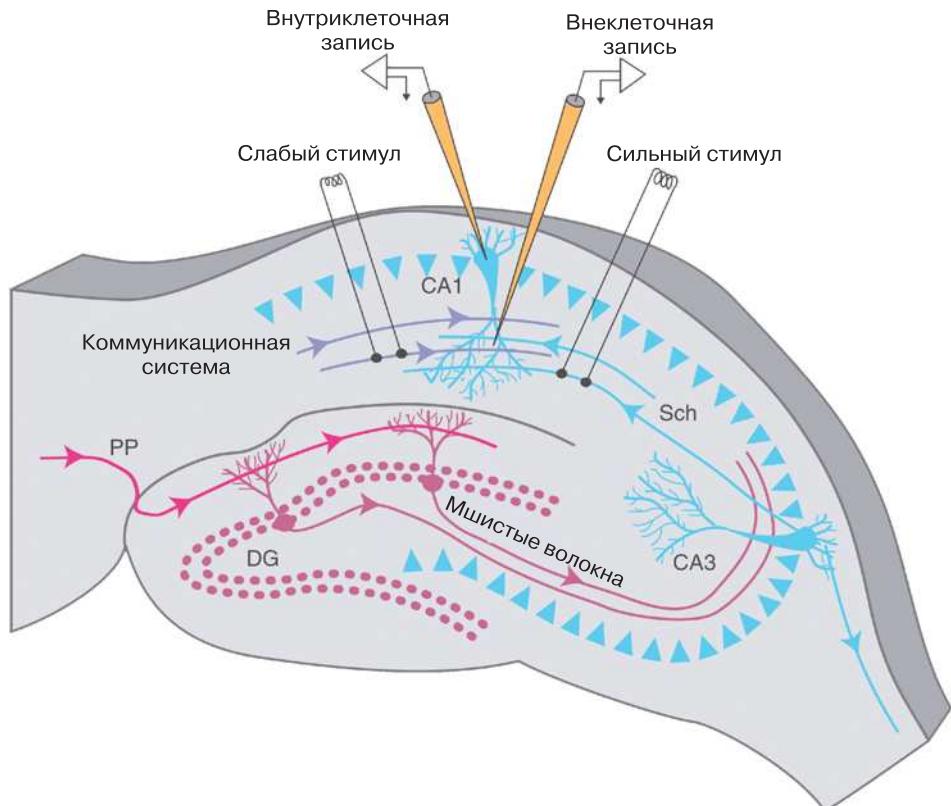


Рис. 9.15. Запись активности одиночных нейронов гиппокампа. Схематическое изображение записи активности одной клетки при стимуляции изнутри или снаружи гиппокампальных нейронов. Электрод, помещенный снаружи нейрона, может вызывать потенциалы электрического поля, которые сходны с ЭЭГ, однако значительно более локализованы. Потенциалы электрического поля часто отражают активность небольшой популяции нейронов, в отличие от аксонального или дендритного потенциала одиночного нейрона. Следует отметить, что очень схожая методика может быть использована для стимуляции как отдельных клеток, так и небольших групп клеток в гиппокампе. (Источник: Squire *et al.*, 2003.)

Хотя ДВП и ДВД наблюдаются в специфических областях мозга, таких как гиппокамп, стандартная гипотеза о долговременной памяти подразумевает участие миллиардов и даже триллионов синапсов в коре и окружающих тканях. До настоящего времени нет никакого способа учесть все синапсы в этой системе или хотя бы существенную их часть.

Скорее, имеется ряд экспериментальных данных, демонстрирующих усиление ДВП и ДВД (рис. 9.16), дополненных результатами исследований больных с разрушениями головного мозга и суммарной активности популяций миллиардов нейронов, измеренной при помощи ЭЭГ, ВП (вызванные потенциалы), фМРТ и т. д. Кроме того, имеются подтверждения, полученные в исследова-

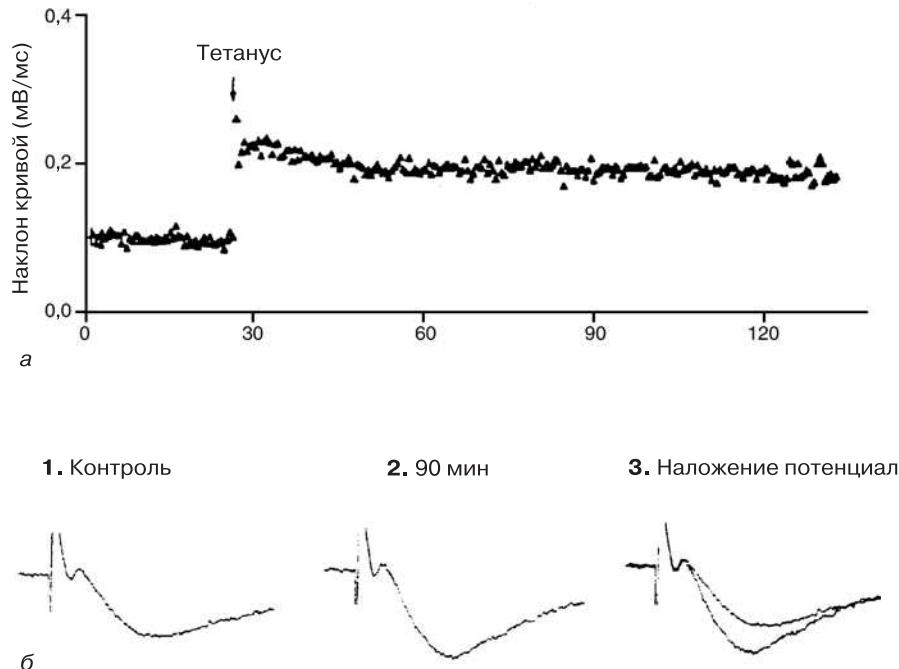


Рис. 9.16. Долговременная потенциация в гиппокампе. Следы памяти, как считается, кодируются в новой и медиальной височной коре путем изменения синаптической проводимости между миллиардами нейронов. Эти процессы называются долговременной потенциацией (ДВП), соответствующей длительному повышению возбуждающей нейропередачи, и долговременной депрессией (ДВД), что соответствует длительному повышению тормозной нейропередачи. Прямое доказательство существования ДВП было получено при записи активности одиночных клеток гиппокампа, как показано выше. На нижней части диаграммы приводится три примера изменения ВПСП (возбуждающих постсинаптических потенциалов) после сильной электрической пресинаптической стимуляции (называемой тетанусом). Видно, что через 90 мин ВПСП еще более снижается (напомним, что более отрицательный потенциал соответствует большей электрической спайковой активности). Верхний график показывает долгосрочное изменение проводимости синапса, измеренное по углу наклона кривой ВПСП в течение 2 ч после сильного электрического стимула (тетануса). (Источник: Byrne in Squire *et al.*, 2003.)

ниях со стимуляцией — стимуляция височной доли бодрствующих больных во время нейрохирургических операций и транскраниальной магнитной стимуляции (TMC) у здоровых испытуемых. Следовательно, то, что известно о памяти, является, скорее, логическим обобщением, основанным на результатах многих сотен проведенных исследований. Однако наблюдать непосредственно наультрамикроскопическом уровне множество изменяющихся синаптических соединений пока не представляется возможным.

Тем не менее в настоящее время достигнуто согласие в отношении того, что существующие данные согласуются рядом утверждений.

1. Эпизодическая афферентная информация первоначально обрабатывается новой корой.
2. Информация для формирования памяти интегрируется в медиальной височной коре, содержащей гиппокампы и связанные с ними структуры, а, возможно, также и в таламусе и окружающих областях.
3. Консолидация: затем медиальная височная кора и соседние регионы соединяют и объединяют ряд областей новой коры — процесс, который превращает кратковременные синаптические связи в долговременные следы памяти, хранящиеся как в медиальной височной, так и в новой коре. Считается, что основным механизмом таких превращений являются ДВП и ДВД.

Последний пункт подробно обсуждается ниже.

3.3. Консолидация: от временного хранения до постоянного

Дополним картину последними штрихами. В гл. 2 уже излагалась общепринятая гипотеза о взаимосвязи между непосредственной памятью и долговременной памятью, называемая *гипотезой консолидации*.

Консолидация обычно определяется как нарастающая стабилизация следов долговременной памяти, обеспечивающая их относительную устойчивость к разрушению или распаду. Это тот самый процесс, который отсутствует или сильно нарушен у пациентов с амнезией, и который объясняет слабую способность таких пациентов переносить информацию из кратковременной памяти в долговременную.

На рис. 9.17 приводится один из вариантов обучения с консолидацией, при котором входной сигнал вызывает активацию новой коры и гиппокампальных областей (медиальная височная кора) с образованием новых синаптических связей между нейронами. Как указывалось выше, непосредственная память кодируется путем усиления синаптической связи между миллиардами нейронов в новой коре. Нормальный сон, особенно медленноволновая фаза, важен для перевода этих временных связей в долговечные следы памяти.

Предполагается, однако, что более долговременные следы памяти требуют синтеза белка, необходимого, например, для роста дендритных шипиков — крошечных выростов, которые развиваются на верхушке дендритов, порождая новые синаптические связи между соседними нейронами.

Идея о том, что обучение требует некоторого времени для «закрепления», является далеко не новой. Еще в 1904 г. Бёрнхэм (Burnham) писал:

Закрепление впечатлений в памяти зависит от физиологических процессов. Для того, чтобы данное впечатление достаточно прочно закрепилось, чтобы его можно было воспроизвести даже через длительный интервал, требуется время; а для того, чтобы данное впечатление закрепилось насовсем, стало частью постоянного хранилища памяти, может потребоваться очень значительное время. Можно полагать, что эти физиологические процессы — не просто формирование постоянного запечатления на нервных клетках, но и ассоциация, совместная организация новых впечатлений со старыми (цит. по: Moscovitch).

На рис. 9.18 приводится принципиальная схема этих двух видов консолидации. Процесс ДВП-ДВД, который обсуждался выше, включает клеточную консолидацию, локальное изменение проводимости в триллионах синапсов. Считается, однако, что существует также и *системная консолидация*, при которой

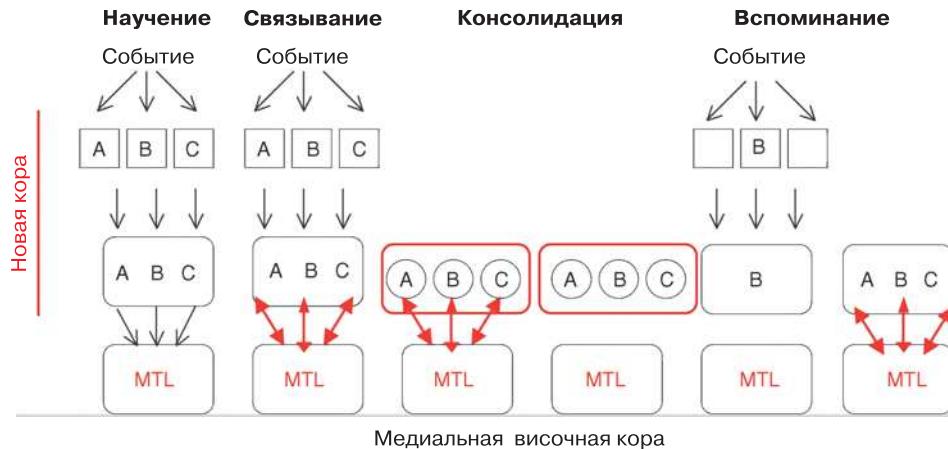


Рис. 9.17. Этапы обучения, связывания, консолидации и извлечения памяти. На этой схеме 1-й этап, обучение, состоит из трех элементов (A, B и C). Информация исходно кодируется в новой коре (например, в зрительной) и затем направляется в медиальную височную (MTL). На 2-м этапе медиальная височная и новая кора входят в резонанс друг с другом, благодаря чему начинается формирование следа памяти. На 3-м этапе прежнего стимула уже нет, и резонанс между медиальной височной и новой корой теперь не зависит от внешней поддержки. Этап 4 показывает, каким образом консолидация приводит к долговременным раздельным следам памяти (синаптическим изменениям) в медиальной височной и новой коре, которые теперь сосуществуют отдельно друг от друга, в то время как обрабатывается другой входной сигнал. На 5-м этапе в качестве напоминания или сигнала к восстановлению события в памяти показан один из элементов (элемент B) исходного события (A-B-C). На 6-м этапе следы памяти A-B-C активируются резонансной активностью между медиальной височной и новой корой. На этом этапе эпизодическое воспоминание извлекается уже в отсутствие исходного стимула. (Источник: Morris Moscovitch, изменено с разрешения.)

может происходить широкомасштабная реорганизация памяти. Имеются весомые подтверждения того, что различные стадии сна могут оказывать различные эффекты на этот процесс системной консолидации. Обратите внимание, что оба типа консолидации предполагают активный диалог между медиальной теменной (гиппокампом) и новой корой.

3.4. Быстрая консолидация: синаптические механизмы, транскрипция генов и синтез белка

Быстрая или синаптическая консолидация завершается в пределах первых минут или часов после того, как происходит обучение. Вейлер и коллеги (Weiler *et al.*, 1995) показали, что она коррелирует с морфологическими изменениями в самом синапсе. Предъявление стимула запускает каскад нейрохимических событий на синаптической мембране и внутри клетки, которые повышают синаптическую эффективность или проводимость, с помощью которой нейроны, формирующие след памяти, могут поддерживать связь друг с другом. Первый из этих процессов включает локальные, кратковременные молекулярные изменения, которые приводят к повышению высвобождения нейромедиатора в затронутом синапсе.

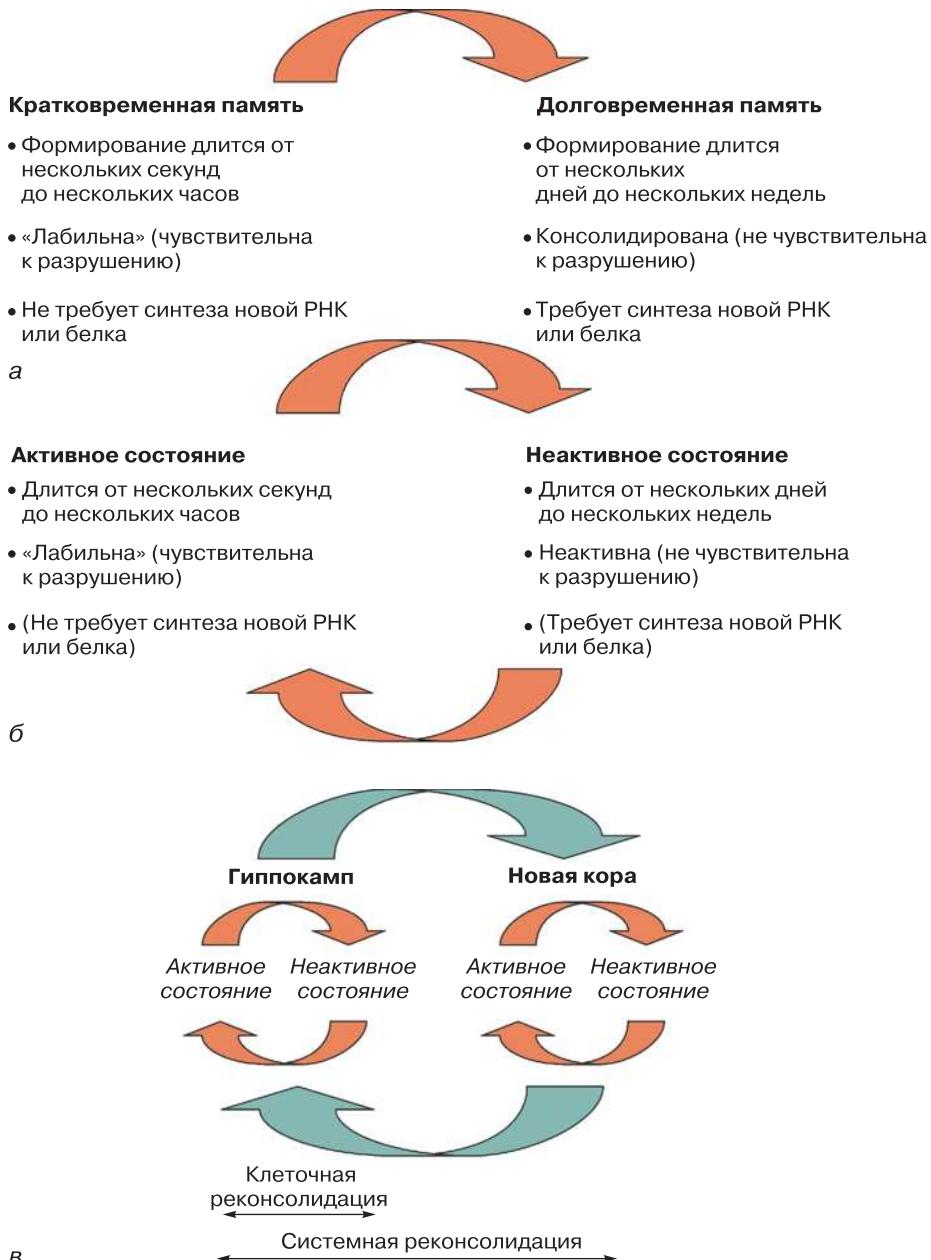


Рис. 9.18. Реконсолидация переводит активные нейрональные связи в более длительные. Считается, что существует два вида консолидации — клеточная и системная. Обе вызываются активацией медиальной височной и новой коры. Диаграмма подчеркивает участие медиальной височной (также называемой гиппокампальным комплексом) и новой коры в формировании активных клеточных ансамблей, соответствующих афферентному обучению, в которых нейроны резонируют друг с другом до тех пор, пока между ними не установятся более постоянные связи. (Источник: Nader, 2003.)

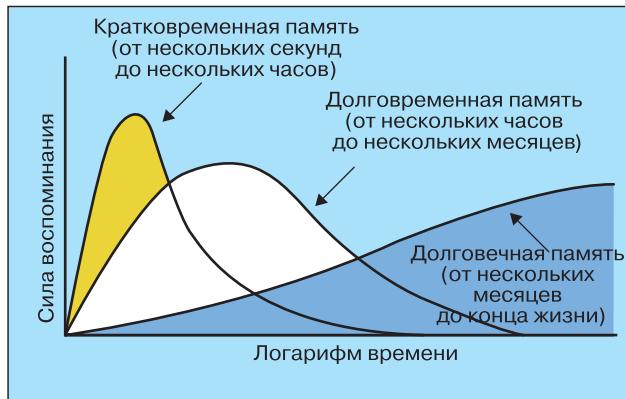


Рис. 9.19. Динамика консолидации. Макго (McGaugh, 2000) указывает на то, что имеется три частично перекрывающихся периода действия консолидации. Краткосрочный относится к «кратковременной памяти» и длится от нескольких секунд до нескольких часов. Консолидация долговременной памяти совершается на протяжении периода от нескольких часов до нескольких месяцев. Кроме того, для объяснения некоторых фактов, таких как сохранение давних воспоминаний о ранних жизненных событиях у пациентов с амнезией, у которых отсутствует память на события как за на несколько лет до повреждения мозга, так и после него, необходимо еще ввести понятие долговечной памяти. (*Источник:* McGaugh, 2000.)

Если стимул достаточно интенсивный и/или повторяющийся, то активируются дополнительные процессы. Они включают транскрипцию гена и образование белка, что приводит к долговременным клеточным изменениям, включая создание новых синапсов, которые обеспечивают формирование и поддержание долговременной памяти. Эти процессы могут длиться от нескольких часов до нескольких дней (рис. 9.19) (Lees *et al.*, 2000; McGaugh, 2000; Dudai, 2004).

Хотя наука уверенно движется к пониманию основных клеточных и молекулярных механизмов синаптической консолидации, мы все еще далеки от понимания продолжительной или системной консолидации, которая бурно обсуждается в литературе.

3.5. Системная консолидация: взаимодействие между медиальными отделами височных долей и новой корой

Завершение системной консолидации может занять значительно больше времени и может варьировать от нескольких дней до нескольких лет или десятилетий. У больных с повреждениями медиальной височной коры отмечается ретроградная потеря памяти, которая имеет временную градацию — потеря памяти на недавнее событие (до амнезии) выражена в большей степени, чем потеря памяти на более ранние события. Этот временной градиент затрагивает только эксплицитную память, в то время как имплицитная память остается сохранной и стабильной со временем (Scoville and Milner, 1957).

Эти наблюдения указывают на то, что медиальная височная кора формирует кратковременный след памяти, необходимый для эксплицитных воспоминаний до того момента, как они консолидируются где-то в другой области мозга, предположительно в новой коре (Squire, 1992; Squire, Alvarez, 1995). Эта стандарт-

ная модель консолидации не делает никакого различия между отдельными типами эксплицитной памяти, например, эпизодической и семантической.

Нэйдел и Москович вопреки стандартной модели консолидации пришли к выводу, что для того, чтобы вызвать в памяти даже старые эпизодические воспоминания, необходимо участие медиальной височной коры все то время, пока воспоминание существует (Nadel, Moscovitch, 1997, 1998; Moscovitch, Nadel, 1998; Nadel *et al.*, 2000). Чтобы вызвать в памяти *повторные* впечатления, связанные со словами, объектами, людьми и окружающей средой, достаточно участия только новой коры.

Медиальная височная кора может участвовать в исходном формировании этих следов в новой коре, однако, раз сформировавшись, они могут существовать сами по себе. Таким образом, уникальные автобиографические воспоминания отличаются от повторных воспоминаний тем, что последние продолжают нуждаться в участии медиальной височной коры. Повторные воспоминания, как предполагается, формируют множественные следы, добавляя к ним все новые и новые всякий раз, когда данное событие припоминается.

Результаты нейровизуализационных исследований подтверждают данное объяснение (блок 9.2). В этих исследованиях обнаружено, что гиппокамп активируется одинаковым образом во время извлечения недавних и отдаленных автобиографических воспоминаний (Conway *et al.*, 1999; Ryan *et al.*, 2000; Gilboa *et al.*, 2004; см. также обзоры: Maguire, 2000; Moscovitch *et al.*, 2005, 2006). Эти вопросы продолжают обсуждаться в литературе.

Блок 9.2. Теория множественных следов против традиционной консолидации

Нэйдел и Москович (Nadel, Moscovitch, 1997) предложили *теорию множественных следов*, согласно которой гиппокампальный комплекс быстро кодирует всю информацию, и та становится осознанной. Медиальная височная кора связывает нейроны новой коры, которые реализуют перевод сознательного опыта в след памяти. Нейроны медиальной височной коры действуют как указатель, или *индекс*, для ансамбля нейронов новой коры, которые образуют представительство этого опыта (Teyler, DiScenna, 1986). Поэтому след памяти о каком-либо событии состоит из связанного ансамбля нейронов и новой, и медиальной височной коры. Формирование таких следов относительно быстрое — на протяжении секунд или, самое большое, дней (Moscovitch, 1995).

В этой модели нет места процессу длительной консолидации, который медленно укрепляет след памяти в новой коре. Вместо этого каждый раз при извлечении из памяти старого воспоминания создается новый след, опосредованный гиппокампом. В результате старые воспоминания отображаются большим количеством следов, чем новые, и поэтому менее подвержены разрушению. Поскольку след памяти распределен в медиальной височной коре, степень и тяжесть ретроградной амнезии связана с объемом и локализацией ее повреждения.

В то время как след каждого автобиографического воспоминания уникален, существование многих связанных следов облегчает извлечение информации из памяти. Эпизодические воспоминания объединяются в форме семантических. Таким образом, воспоминания о людях и событиях, связанных с какими-то определенными эпизодами, становятся отделенными от своих первоисточников. Этот процесс может создать видимость классической консолидации, однако реальный механизм мозга отличается от классической теории.

4.0. Разновидности памяти

Память — не единичное понятие. У Клайва Уэринга (Clive Wearing) память на отдельные прошлые события его жизни практически полностью разрушена, однако он может удерживать в памяти информацию о непосредственном прошлом в течение примерно 7 с (если его внимание не отвлекается). Ясно, что одни формы памяти у него были затронуты заболеванием, а другие — нет. Так обычно и бывает у больных с амнезией, что подтверждает различную нейрональную основу разных типов памяти. Стандартное представление об основных системах долговременной памяти приводится на рис. 9.20. Однако точная взаимосвязь между различными типами памяти все еще остается предметом дискуссий. Например, перцептивную память относят к недекларативной, но такая классификация скорее произвольна. Другой пример: перцептивная память проявляется улучшением сенсорного различения на уровне коры мозга, часто путем реорганизации кортикальных рецептивных полей. Результатом этого процесса является изменение осознанного восприятия, как, например, при обучении игре на гитаре, когда ученик все лучше и лучше распознает отдельные звуки. Это во многом похоже на эпизодическую память, которая также может быть в большой степени перцептивной и которую принято считать осознанной. Тем не менее широко используется классификация памяти, представленная на рис. 9.20, и именно такой схеме обучают студентов.

4.1. Эпизодическая и семантическая память: «припоминание» против «знания»

Как показано на рис. 9.20, декларативная память может быть разделена на два типа, *эпизодическую* и *семантическую* (Tulving, 1972). Эпизодическая память относится к воспоминаниям, которые имеют специфический источник во времени и пространстве и произошли при определенных жизненных обстоятельствах. Эпизодические воспоминания часто автобиографичны по своей природе, что позволяет мысленно путешествовать в прошлое, освежая впечатления.

В отличие от этого *семантические воспоминания* включают факты об окружающем мире, о нас самих и о других общепризнанных вещах. Семантические воспоминания независимы от пространственных и временных обстоятельств, в которых они были приобретены. К семантической памяти могут относиться, скажем, знания о том, что Париж — столица Франции, а Оттава — Канады, или о том, в какой школе мы учились. В отличие от них к эпизодической памяти может относиться какое-то событие, случившееся в Париже, Оттаве или средней школе (рис. 9.21). Как правило, имеется некий автобиографический *источник воспоминания* о специфическом времени, месте и стечении обстоятельств, в которых это эпизодическое воспоминание было получено. Термины «*эпизодическая*» и «*автобиографическая*» память являются практически синонимами.

Эпизодические воспоминания, как правило:

- имеют отношение к самому себе;
- формируются вокруг определенного периода времени;
- запоминаются осознанно, так, чтобы мы, по-видимому, могли повторно их пережить;

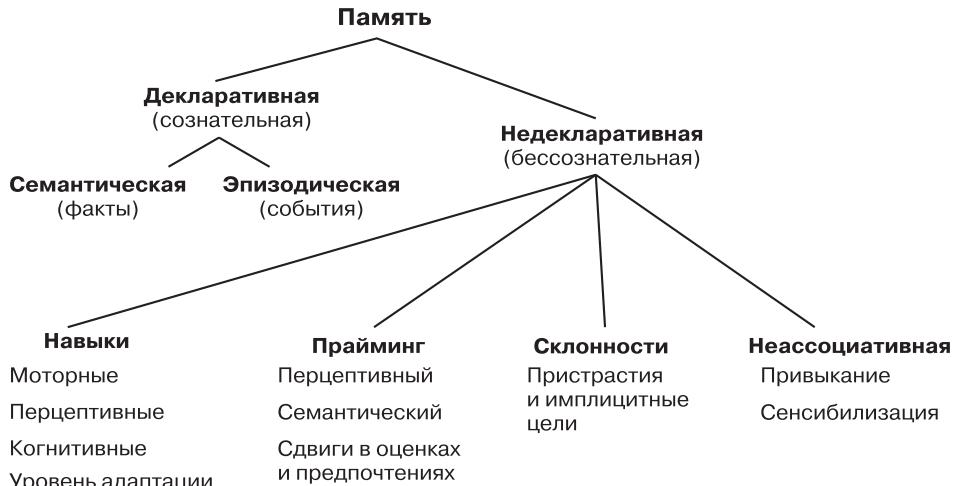


Рис. 9.20. Классификация типов памяти, предложенная Шактером и Тулвингом (Schacter, Tulving). Декларативная память изучена очень подробно и, как считают, является эксплицитной (сознательной). Недекларативные типы памяти являются бессознательными или имплицитными, однако это утверждение до сих пор находится под вопросом. Несмотря на то что, в соответствии с этой диаграммой, недекларативные типы памяти имеют, несомненно, бессознательные аспекты, до сих пор неясно, может ли такого рода обучение происходить без осознания афферентного притока. (Источник: Squire, 2004.)



Рис. 9.21. Припоминание: автобиографические эпизоды. Припоминание включает активное воссоздание исходного (осознанного) эпизода. Эти сознательные воссоздания событий, по-видимому, требуют участия гиппокампа. (Источник: Morris Moscovitch, с разрешения.)

- подвержены забыванию;
- зависят от обстоятельств времени и места, взаимосвязи с другими воспоминаниями и прочего.



Рис. 9.22. Знание: семантическая информация. Семантическая память оценивается по очень точному ощущению знания чего-либо. Однако она не требует активного воссознания исходного эпизода и может быть, очевидно, реализована новой корой без помощи гиппокампального комплекса. (*Источник:* Morris Moscovitch, с разрешения.)

Напротив, семантические воспоминания (рис. 9.22) обычно:

- имеют отношение к общему с другими людьми знанию;
- не относятся к определенному периоду времени;
- дают скорее «ощущение знания», чем полностью сознательного воссознания исходного события;
- менее подвержены забывания, чем специфические жизненные эпизоды;
- относительно независимы от обстоятельств.

Чтобы изучить типы сознания в тестах на память, Тулвинг (Tulving, 1985) ввел процедуру «вспомнить/знать». Она представляет собой следующее: участников просят провести интроспективный самоанализ при опознании предлагаемых им для изучения объектов. Если они полагают, что данный объект им уже знаком, то они должны решить, *помнят* они его (т. е. восстановить детали обстоятельств, при которых они с ним познакомились) или *знают* (он кажется хорошо известным) (см. рис. 9.23). Локальная активация гиппокампа, по-видимому, влияет только на суждение «вспомнить». Память, основанная на ощущении хорошо известного, обходится без его участия (Moscovitch, McAndrews, 2002; Yonelinas, 2002). Подобным же образом в функциональных нейровизуализационных исследованиях активация гиппокампа ассоциируется в большей степени с припомнением, чем со знанием (Eldridge *et al.*, 2002; Yonelinas *et al.*, 2005).

Таким образом, след памяти, опосредованный гиппокампом, заполнен тем сознанием, которое сопровождало исходный опыт, или тем, что Тулвинг назвал *автоноэтическим сознанием*. Это в корне отличается от простого ощущения знания о чем-то, к которому Тулвинг относит *ноэтическое сознание*. Ноэтическое сознание ассоциируется с семантической памятью.

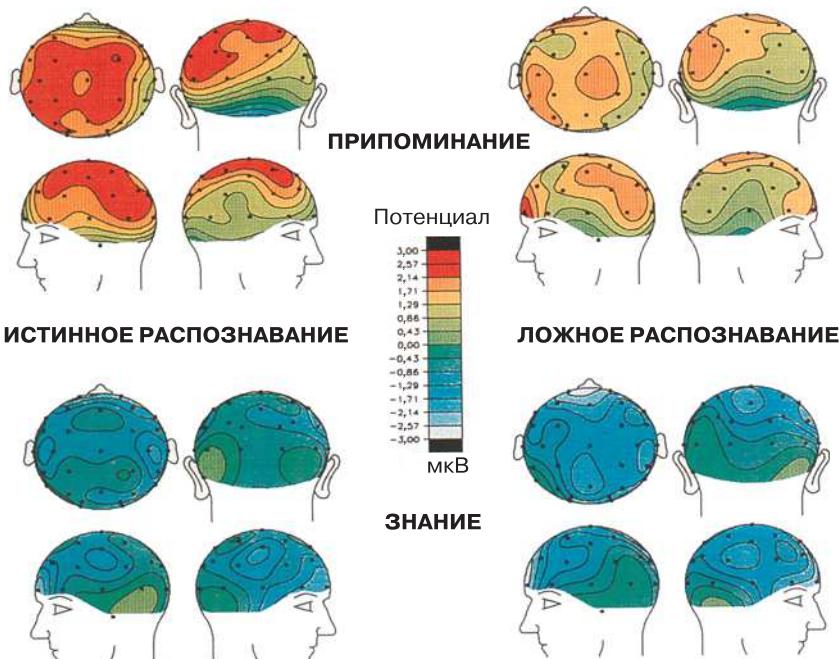


Рис. 9.23. «Потенциалы, связанные с событием» (ПСС) при припоминании по сравнению со знанием. Акт припоминания (извлечения из памяти чего-либо) сопровождается значительно большей активацией мозга, чем «ощущение знания чего-либо», даже того же самого. На этих изображениях мозга приводятся так называемые «потенциалы, связанные с событием» (ПСС), записанные, как ЭЭГ, с поверхности кожи головы, и усредненные. Эти результаты согласуются с данными (см. гл. 8), которые указывают на то, что осознанные стимулы вызывают форвардную активацию, постепенно распространяющуюся за пределы сенсорных областей коры, в то время как неосознанные стимулы вызывают сугубо локальную активацию. Сознательно извлекаемый материал, видимо, в большей степени участвует в восстановлении в памяти исходных впечатлений, что также требует больших умственных усилий, вызывающих высокую активность в префронтальной коре (см. гл. 10, 11 и 12). (Источник: Duzel *et al.*, 1997.)

4.2. Эпизодические воспоминания могут со временем превращаться в семантические

В 1958 г. Пенфилд и Милнер (Penfield и Milner) писали:

Запись потока сознания ... зависит от целостности гиппокампальных структур с обеих сторон. ... В дальнейшем человек имеет дело уже с тем, что можно назвать «обобщениями», и он может затребовать их для своих целей. Все жизненные события, даже так называемые «незабываемые», постепенно ускользают от возможности произвольного извлечения, если о них не говорить или не вспоминать их, «прокручивая» рефлексивно. Например, если человек не раз слышал какую-то песню или стих, он хорошо помнит, о чём там говорится, но быстро забывает обстоятельства, при которых он это слышал или читал.

Блок 9.3. Ложные ощущения «знания чего-то»: АКР, человек с «дежа вю» (ощущением «уже пережитого»)

Иногда возникает ложное ощущение, что вы что-то уже знаете, хотя на самом деле с этим сталкиваетесь впервые. Больной АКР — 80-летний польский иммигрант в Англии, бывший дипломированный инженер. Обращение к его семейному врачу было вызвано проблемами с памятью и жалобами на частые ощущения того, что его жена описывала как «дежа вю» (ощущение того, что это уже переживалось). Ощущение «дежа вю» было таким сильным, что мешало повседневной жизни АКР. Он перестал читать газеты или смотреть телевизор, поскольку говорил, что уже это видел. Ощущение «дежа вю» было особенно сильным, когда он ходил гулять, — АКР жаловался, к примеру, что видел всегда одну и ту же птичку на одном и том же дереве, выводившую одни и те же трели. Он также обращал внимание на номера машин и рассуждал о том, как строго водители соблюдают расписание, если каждый день проезжают мимо него точно в одно и то же время. В магазине АКР заявлял, что не нужно покупать то или это, поскольку он все это уже купил накануне. Были и другие проявления конфабуляции, в частности он уверял, что был женат три раза на одной и той же женщине, и у них были три свадьбы в разных странах Европы.

При формальном обследовании было обнаружено, что IQ у АКР выше среднего, причем в некоторых подтестах — выше 90. У него отмечались плохие результаты лишь в отдельных, но не во всех, тестах на функцию лобной доли. Баллы в стандартных тестах на память, однако, у него были сниженными, как и баллы в лабораторных тестах. Он ошибался, например (как и следовало ожидать, исходя из его состояния), в тесте, где нужно правильно разложить приманки по ловушкам. Как и в реальной жизни, при тестировании он не только утверждал, что все новое ему уже знакомо, но и в самом деле верил, что уже с этим сталкивался.

При структурных нейровизуализационных исследованиях (КТ, МРТ) у него выявлялась атрофия медиальных отделов височных долей, однако лобные доли выглядели нормальными. Измерение метаболических показателей также вывило только нарушения в медиальных отделах височных долей. Возможно, что в силу этой аномалии медиальные височные области постоянно генерируют ложные сигналы «памяти». Поскольку эти сигналы исходят из тех же медиальных височных структур, что и «настоящие», они и воспринимаются мозгом как истинные.

Более пятидесяти лет назад многие ученые, занимающиеся памятью, согласились бы с этим. Имеются достаточные доказательства того, что семантические воспоминания могут формироваться из повторяющихся, сходных событий. Например, школьные годы представляют собой, по сути, длинную череду эпизодов. Разумеется, можно припомнить десятки конкретных эпизодов, однако большая часть школьных лет кажется какой-то «смазанной», оставившей в памяти лишь общее семантическое убеждение, что «я учился в такой-то школе».

На рис. 9.24 демонстрируется, каким образом эпизодические и семантические воспоминания могут быть связаны в мозге. На представленном ниже шуточном рисунке приводятся отдельные эпизодические воспоминания: человек, готовящий на гриле барбекю, дарящий цветы девушке, рисующий картину и играющий в гольф.

Это отдельные автобиографические воспоминания, запомнившиеся как осознанные события. На представленной выше небольшой семантической сети все эти очень специфические и весьма подробные эпизоды объединены в одном рисунке семантической сети человека, который готовит барбекю, любит, рисует



Рис. 9.24. Вот каким образом связаны семантические и эпизодические воспоминания: семантические воспоминания могут быть неокортикальным «остатком» многих эпизодических воспоминаний. Так, к примеру, в памяти содержится много всяких событий, связанных с каким-то человеком, как это показано на шуточном изображении — как он готовил барбекю, дарил девушке цветы, рисовал, играл в гольф. Со временем эти эпизоды могут забыться, и остается только семантическое знание, что этот человек все это делал. Эти следы памяти множественны, они воссоздавались заново всякий раз, когда мы видели этого человека. Семантическая память требует участия только новой коры (в особенности височной и лобной долей). Эпизодическая же информация требует участия как новой коры, так и гиппокампального комплекса. (*Источник:* Moscovitch, 2004, с изменениями, с разрешения.)

и играет в гольф. Эта семантическая сеть более абстрактная и обобщенная, чем отдельные эпизоды в жизни человека. Москович (Moscovitch, 2004) полагает, что нижний ряд эпизодов зависит от медиальной височной доли, а верхний рисунок зависит от элементов новой коры.

Мы можем обобщить эту концепцию, выделив в ней три этапа.

1. Исходно воспоминания являются эпизодическими и зависят от контекста.
 2. Со временем эпизодические воспоминания превращаются в семантические.
 3. Медиальная височная кора важна для восстановления в памяти эпизодических воспоминаний, которые связаны с определенным автобиографическим контекстом, в котором возникли (блок 9.3).

Согласно этому взгляду, гиппокампальный комплекс (или медиальная височная кора) обеспечивает:

- хранение и извлечение подробных, отдаленных автобиографических и пространственных воспоминаний;
 - формирование и усвоение семантической памяти в новой коре.

4.3. Эпизодическая память и семантическая память часто комбинируются

Когда вас спрашивают, знакомо ли вам чье-то лицо, скажем, кинозвезды Брэда Питта, то на чем строится ваш ответ? На семантической, эпизодической памяти или на той и другой? Вестмакотт и соавторы (Westmacott *et al.* 2004) показали,

что участвуют оба вида памяти, поскольку результаты семантических тестов лучше, если у испытуемого имеется также и некоторая эпизодическая память, связанная с известным именем.

У пациентов с болезнью Альцгеймера наблюдается обширное нарушение понимания смысла, часто с сохранными перцептивными способностями, называемое семантической деменцией. Эти больные, у которых дегенерация передних и латеральных отделов височных долей приводит к семантическим нарушениям, могут опознавать обычные объекты только в том случае, если эти объекты как-то с ними связаны. Например, они могут опознать вазу, если она их собственная, но не могут опознать любую другую вазу (Snowden *et al.*, 1996; Graham *et al.*, 1999).

Тем не менее удивительно, что если медиальная височная кора повреждается в раннем детстве, то в большинстве случаев семантическая память развивается относительно нормально (Vargha-Khadem, Mishkin, 1997). Однако эпизодическая память без медиальной височной коры все же остается нарушенной. Отсюда следует, что в детстве семантическая система может приобретать знания сама, без помощи эпизодической системы (медиальной височной коры).

5.0. Медиальная височная кора в эксплицитном обучении и памяти

Медиальная височная кора необходима для сознательного сохранения долговременных, эпизодических воспоминаний. У нас нет способа произвольно «включать» ее. Все, что можно сделать, это сконцентрироваться на запоминаемом материале. Как подчеркивалось в гл. 8, в большинстве случаев это значит, что, когда мы начинаем осознавать запоминаемое, эпизодическая память, видимо, срабатывает сама собой.

Это означает, что для сохранения сознательных впечатлений, например, образа чашки кофе, представленного на рис. 9.4, по-видимому, необходимо и достаточно «записать» это сознательное впечатление с помощью медиальной височной коры при условии, конечно, что мы имеем дело с интактным мозгом. След эпизодической памяти состоит из ансамбля медиальных височных и неокортикальных нейронов, в котором медиальная височная кора играет роль указателя событий, хранящихся в нейрональных элементах новой коры. Извлечение информации происходит, когда сигнал со стороны сознания запускает медиальную височную кору, которая, в свою очередь, активирует весь ансамбль нейронов новой коры, ассоциированный с этой информацией. Когда мы восстанавливаем эпизодические воспоминания, мы восстанавливаем сознательный опыт (Moscovitch, 1995). Восстановление сознательно пережитых событий во всех деталях всегда зависит от гиппокампа вне зависимости от того, насколько давно данное воспоминание было приобретено. Как было показано (Moscovitch, 1992), гиппокампальный комплекс действует как модуль, чьей областью действия является сознательно усвоенная информация. И похоже, что большая часть данных, действительно, согласуется с такой точкой зрения.

Однако некоторые недавние исследования подвергли сомнению эту гипотезу. Используя фМРТ, Хенке с соавторами (Henke *et al.*, 2003; Degonda *et al.*, 2005) показали, что гиппокамп может быть активирован путем подпороговой демонстрации лиц и связанных с ними профессий. Более того, эта активация коррелирует с результатами последующих тестов на эксплицитную память

в виде подбора пар «лицо-профессия». Сходным образом обнаружено (Daselaar *et al.*, 2006), что задне-медиальные отделы височной доли в большей степени активируются при извлечении информации о старых, хорошо изученных объектах, даже если испытуемый не знает, что данный объект ему давно знаком. Наконец, было показано (Schedon *et al.*, 2003), что гиппокамп активируется при решении задач на серийное время реакции, если повторные последовательности имеют ассоциативную связь более высокого порядка.

Имеются также сходные сообщения, полученные при исследовании больных с амнезией. Остергорт (Ostergaard, 1987) был первым, кто показал, что результаты некоторых прайминг-тестов связаны со степенью повреждения медиальных отделов височной доли.

Позднее Чун и Феллс (Chun, Phelps, 1999) показали, что у пациентов с амнезией не обнаруживается неосознаваемого влияния контекста при визуальном поиске, подтверждая таким образом, что для сохранения контекстуальной информации, о которой испытуемый не осведомлен, необходима медиальная височная кора. Аналогично Райан и Коэн (Ryan *et al.*, 2000) показали, что у больных с амнезией не отмечается нормального кругового рисунка движений глаз при осмотре ранее изученного места, где произведено изменение расположения объектов, даже несмотря на то, что ни больные, ни здоровые не были осведомлены на сознательном уровне о произошедшей перемене.

Это — лишь небольшая часть данных на фоне множества более старых исследований, в которых утверждалось, что гиппокамп связан только лишь с эксплицитной памятью. Если результаты недавних исследований будут воспроизведены и в них не обнаружится ошибок, то это изменит наши представления о связи гиппокампа с сознанием и памятью.

5.1. Отвлечение внимания мешает обучению

Для успешного обучения необходима концентрация внимания. Невозможно учиться в окружении отвлекающих факторов. Психологи использовали эту методику «рассеивания внимания» или «двойной задачи», чтобы понять вклад внимания (или сознания) в формирование памяти. В типичном случае испытуемых просят обработать целевой материал, такой как слова или картинки, в то время как их внимание отвлекается какой-то другой задачей, например отслеживанием точки на экране или определением трех последовательных нечетных чисел в бегущей строке с цифрами. В таких условиях, даже если испытуемому дается задача, требующая тщательного, осмысленного анализа материала, память при рассеянном внимании значительно хуже, чем память при его концентрации. Успешное кодирование требует определенного уровня внимания и, вероятно, сознания.

Почему именно это так, до конца непонятно. Одно возможное объяснение состоит в том, что более тщательная обработка информации требует большего времени для своего завершения, а рассеивание внимания ограничивает время, выделенное для кодирования. Другое возможное объяснение состоит в том, что сознание или осознание необходимо для памяти. Если обрабатываемый материал не полностью осознается, вне зависимости от того, насколько вдумчиво он обрабатывался, память будет, соответственно, страдать. Третье возможное объяснение состоит в том, что внимание ограничивает обработку или организацию информации, при этом оба параметра способствуют хорошей памяти.

Флетчер с соавторами (Fletcher *et al.*, 1995) в ПЭТ-исследовании (позитронно-эмиссионной томографии) обнаружили, что при рассеивании внимания снижается активация левой нижней префронтальной области. Этот результат был воспроизведен на молодых и пожилых испытуемых Андерсоном с соавторами (Anderson *et al.*, 2000), показавшими, кроме того, что при рассеивании внимания снижается также активность в левом медиальном отделе височных долей, важном, как известно, для вербальной памяти.

Как память, так и обучение имеют осознанный и неосознанный аспекты. Если рассуждать о трех фазах — обучении, удержании информации в памяти и ее извлечении, — то все возможные варианты можно уложить в матрицу 3×4 (табл. 9.1). Из этих трех удержание обычно рассматривается как бессознательное, хотя формируется сознательным опытом. Считается, что обучение часто требует осознания, и интуитивно понятно, что при обучении определенно акцентируется внимание и осознается изучаемый предмет. Это, видимо, и есть основная стратегия обучения человеческих существ.

Тем не менее имеются некоторые доказательства возможности обучения без участия сознания, особенно в случае эмоциональных стимулов. Имеются весомые доказательства для имплицитного обучения, при котором некий логический процесс занимает осознаваемый информационный вход и кодирует результаты бессознательной обработки осознаваемой информации, поступающей через этот вход. Тем не менее в задачах на имплицитное обучение испытуемых всегда просят обратить внимание и осознать набор стимулов (раздел 2.4). При этом правила и закономерности генерации этих стимулов воспринимаются бессознательно — как в детстве постигается грамматика без эксплицитного знания ее правил. Однако, чтобы произошло имплицитное обучение, нужно постоянно слышать произносимые слова и их последовательности.

Термины имплицитная и эксплицитная память используются в контексте припомнения, т. е. извлечения из памяти хранимой информации.

Таблица 9.1
Эксплицитные и имплицитные типы обучения и памяти

Тип	Обучение	Удержание в памяти	Извлечение из памяти
Эпизодическая память	Сознательное или эксплицитное	Бессознательное	Сознательное или эксплицитное для процесса обучения
Семантическая память	Сознательное или эксплицитное	Бессознательное	Бессознательное или имплицитное для процесса научения
Имплицитное обучение	Сознательные стимулы, однако бессознательно изучаемые закономерности	Бессознательное	Бессознательное извлечение информации
Подпороговое обучение (редко устойчивое и долговременное)	Бессознательное восприятие целевых стимулов	Бессознательное	Бессознательное извлечение информации

Эксплицитная память — это память с так называемой «осознанной осведомленностью», а именно память о некотором объекте или явлении, о котором данный человек осведомлен, может продекларировать существование этого объекта и прокомментировать его содержание, вербально или невербально (Schacter, 1987). Поэтому такая память также известна, как **декларативная** (Ryle, 1949; Cohen and Squire, 1980). Это такая память, к которой обращаются в типичном повседневном разговоре, когда спрашивают, например: «Ты не забыл позвонить тетушке и поблагодарить ее за подарок на день рождения?» или «Помнишь, кто получил премию «Оскар» в номинации лучший актер или актриса?»

6.0. Префронтальная кора, сознание и рабочая память

Префронтальная кора (ПФК) играет главную роль в формировании рабочей памяти. Префронтальная кора как у людей, так и у других приматов находится перед моторной корой (рис. 9.25). Большинство исследований рабочей памяти выполнено в экспериментах на макаках. Очевидно, что для некоторых челове-

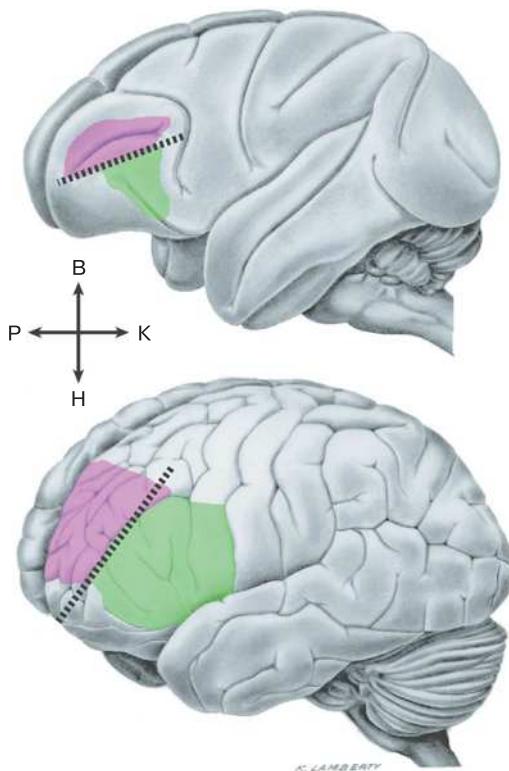


Рис. 9.25. Префронтальная кора (ПФК) у обезьян (*сверху*) и у людей (*снизу*). Чаще всего ПФК делят на верхнюю и нижнюю половины, которые называются дорсолатеральной префронтальной корой (ДЛ-ПФК) (фиолетовая область) и вентролатеральной префронтальной корой (ВЛ-ПФК) (зеленая область). Для ориентировки приводятся пересекающиеся стрелки, указывающие на дорсальное (В, верхнее), вентральное (Н, нижнее), ростральное (Р, по направлению к носу у людей) и каудальное (К, по направлению к затылку у людей) направления. (Источник: Ranganath, 2006.)

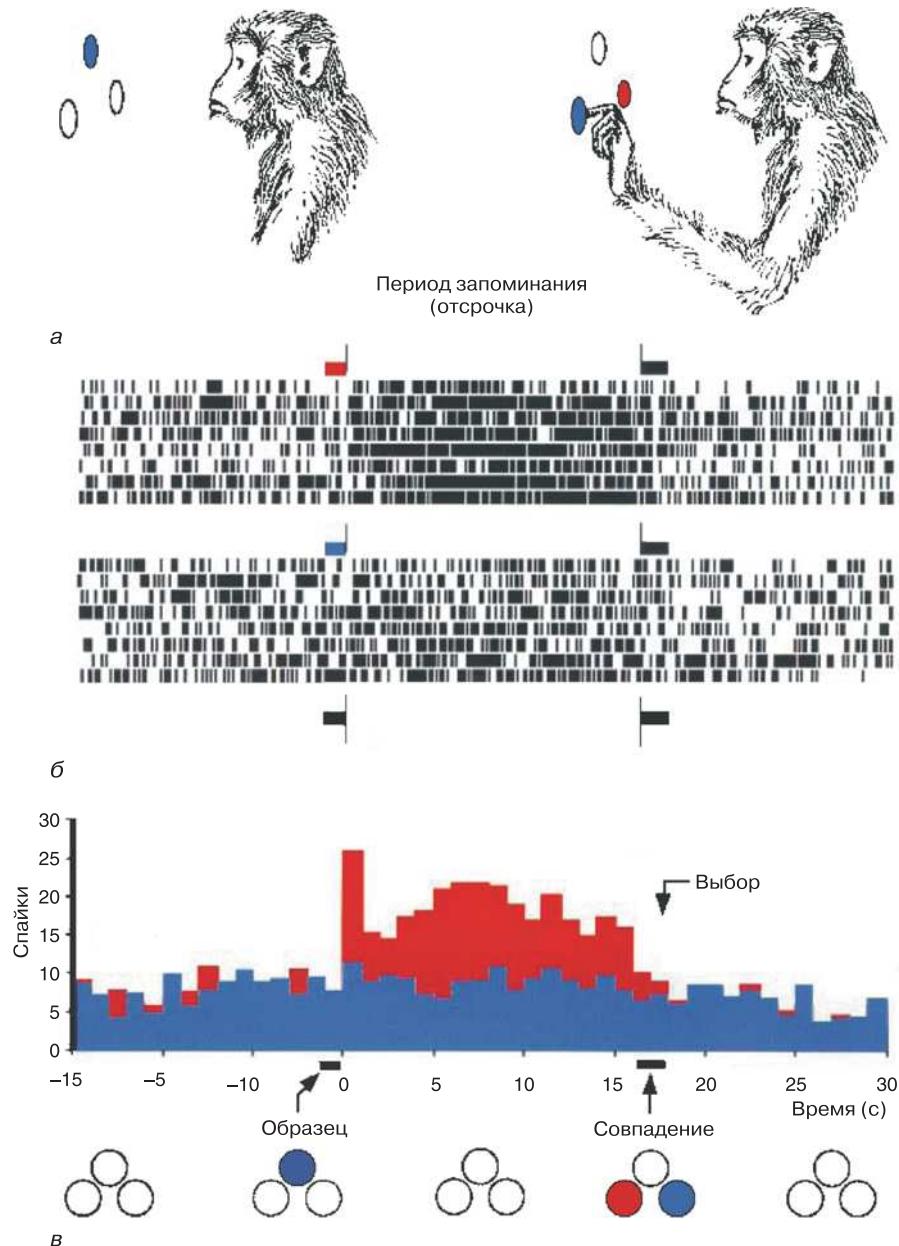


Рис. 9.26. «Отсроченная сверка с образцом» (DMTS, delayed match to sample) у макаки. В классическом эксперименте макаку обучают выполнять отсроченный ответ на стимул, в данном случае — расположение на экране области красного, белого или синего цвета. В задаче, называемой «отсроченная сверка с образцом», после периода задержки макака опознает стимул путем выбора его на экране. По существу, обезьяна сообщает: «Это то, что я видела». Методика DMTS широко используется на животных, на младенцах, еще не умеющих говорить, и других объектах. (Источник: Fuster, 1997.)

ческих способностей, таких как язык, нет прямых параллелей с животными. Однако в случае исследований рабочей памяти макака стала неизменным важным источником новых данных.

Впервые такие данные о связи между префронтальной корой и кратковременной памятью появились в 1930-е гг., когда было обнаружено, что обширные двусторонние повреждения префронтальной коры у животных нарушают выполнение задачи с отсроченным ответом. В этой задаче животному предъявляется простой стимул (напр., цвет или местоположение), и его идентичность должна удерживаться в памяти на короткий период задержки так, чтобы этот стимул мог направить последующий ответ (рис. 9.26). Комбинируя этот классический тест с новыми нейрофизиологическими методами, современные исследователи надежно установили роль префронтальной коры в активном сохранении информации в рабочей памяти (рис. 9.27).

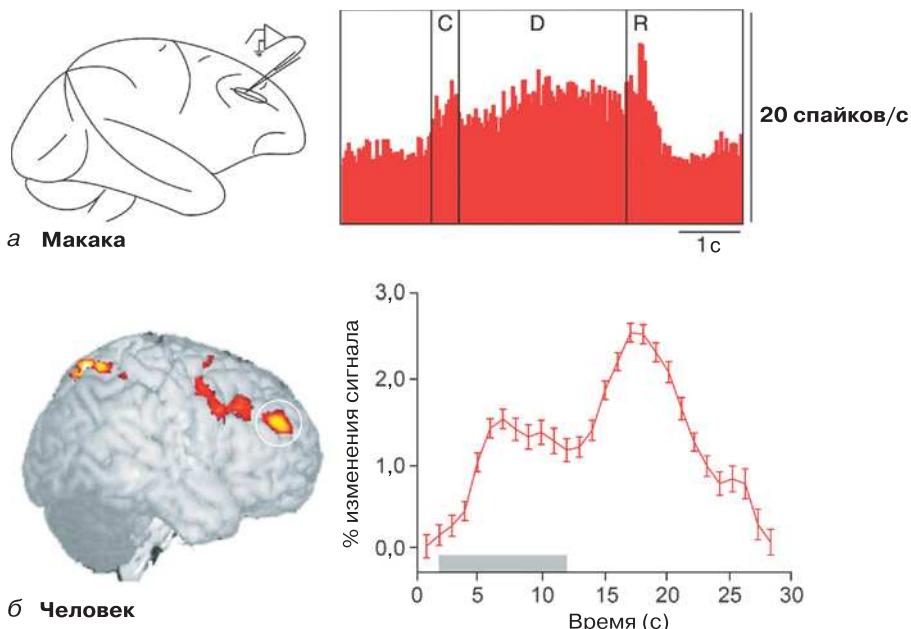


Рис. 9.27. Задача на отсроченный ответ для изучения рабочей памяти у обезьян и людей. Было предположено, что дорсолатеральная префронтальная кора играет особую роль в активном хранении информации в рабочей памяти (например, Goldman-Rakic, 1998). Таким образом, устойчивая активность нейронов в префронтальной области отражает роль этого региона в сохранении специфических образов объектов, которые должны быть сохранены в мозгу после задержки. Это объяснение подтверждается данными о том, что индивидуальные нейроны в дорсолатеральной префронтальной коре селективны для отдельных целевых стимулов. Например, данная клетка может сильно разряжаться в течение периода задержки, когда мишень находится в верхней левой области экрана, но слабо — когда мишень находится в каком-то другом месте на экране. Такой паттерн указывает на прямое участие внутреннего представительства в целевые характеристики. На этом рисунке представлен ответ нейронов в префронтальной коре во время задержки при выполнении «задачи по отсроченной сверке с образцом». У обезьян и у людей получены сходные результаты. (Источник: Curtis and D'Esposito, 2003.)

Множество исследований на животных было сконцентрировано на специфической лобной области, называемой дорсолатеральной префронтальной корой (ДЛ-ПФК, см. рис. 9.25). (В коре человека дорсальный значит «верхний», а латеральный — «боковой».) Одно из ключевых ранних открытий было сделано в лаборатории Хоакина Фустера (Fuster, Alexander, 1971). Фустер и его коллеги обучали обезьян выполнять задачу на отсроченный ответ, при которой они должны были на короткий период задержки запомнить предъявленный цвет, а затем при тестировании указать на правильный ответ из двух вариантов. Поскольку после исходного предъявления стимула никакой информации о правильном цвете не предлагалось, то его идентичность должна была сохраняться в рабочей памяти. Используя вживленные электроды для записи нейронной активности во время выполнения задачи (см. гл. 4), авторы обнаружили, что на протяжении периода задержки отмечалась устойчивая и постоянная активность отдельных нейронов в дорсолатеральной префронтальной коре обезьяны. Даже после того, как цвет убирали с экрана дисплея, нейроны в дорсолатеральной префронтальной коре продолжали разряжаться с повышенной частотой, которая снижалась лишь после того, как был дан ответ «совпадает/не совпадает» (рис. 9.26).

С тех пор рисунок устойчивой нейронной активности на период задержки в дорсолатеральной префронтальной коре воспроизводился множество раз и в самых разных задачах.

Например, чтобы подтвердить, что вклад префронтальной коры действительно связан с памятью, а не является просто отражением едва уловимых подготовительных жестов, Патриция Голдман-Ракич (Patricia Goldman-Rakic) и ее коллеги разработали версию задачи, при которой обезьяны в течение короткого времени видят на дисплее мишень, расположенную в одной из нескольких возможных позиций, а затем, после задержки, должны перевести свой взгляд на другую позицию, чтобы получить награду. Важно, что до окончания периода задержки обезьянам требуется смотреть прямо вперед, так что нейрональная активность во время периода задержки не может быть просто побочным продуктом движения глаз, а должна действительно отражать процессы памяти. Такая экспериментальная парадигма также вызывает устойчивую нейрональную активность в дорсолатеральной префронтальной коре и, что еще важнее, по количественному выражению величины активности в течение периода задержки можно предсказать, будут запомнены объекты, или нет; если активность в дорсолатеральной префронтальной коре в период задержки слабая, то вероятность забывания выше (Funahashi *et al.*, 1993).

Спорным остается вопрос относительно того, подразделяется ли префронтальная кора в соответствии с содержанием информации, которая в ней хранится, или в соответствии с функцией, которую выполняет каждая ее область. Если разделять по содержанию, то дорсолатеральная префронтальная кора, по-видимому, вовлечена в удержание в памяти информации, в частности, о пространственном положении, в то время как различные части центральной и латеральной префронтальной коры принимают участие в хранении непространственной информации (например, объектов, лиц, слов и т. п.). С другой стороны, каждая из этих областей может иметь различные функции, при этом дорсолатеральная префронтальная кора участвует в манипуляциях с информацией, а вентролатеральная — в ее удержании (вентролатерально, снизу и сбоку). Термин «центральный» по отношению к коре означает направление вниз; буквально, *ventrum* означает «брюхо» по латыни.

В исследованиях с разрушением мозга обезьян были получены дополнительные сведения о связи префронтальной коры, и, в частности, ее дорсолатеральной части, с функцией рабочей памяти. Используя очень точные методики определения местоположения экспериментально вызванных повреждений, было показано, что разрушения, ограниченного в точности дорсолатеральной префронтальной корой, достаточно для нарушения выполнения тестов на рабочую память (Fuster, 1997). Эти данные указывают на причинную роль префронтальной коры в рабочей памяти. Клетки в этой области не только активны во время задержки, но и их повреждение нарушает рабочую память. Это нарушение усугубляется с увеличением продолжительности задержки, подтверждая, что информация быстрее забывается, если не закрепляется с участием префронтальной коры. Исследования на людях с использованием нейровизуализационных методов подтвердили массу литературных данных, полученных в экспериментах на животных. В сотнях визуализационных исследований показана активность префронтальной коры, когда участники пытаются удержать в памяти информацию, относящуюся к заданию. В исследованиях с использованием фМРТ показано, что активность префронтальной коры у испытуемых сохраняется в течение всего периода задержки теста на рабочую память (см. гл. 4, 10 и 12, а также приложение), что согласуется с результатами работ на животных.

Нейровизуализационные исследования на людях также внесли изменения в понятие *нагрузки на рабочую память* — количество элементов, которые должны удерживаться в непосредственной памяти (Cohen *et al.*, 1997; Rypma *et al.*, 2002). В одном исследовании нагрузка на память варьировала от одного до восьми элементов, и испытуемым было необходимо удерживать эти объекты в памяти на протяжении короткой задержки. Было обнаружено, что активация префронтальной коры положительно коррелирует с количеством элементов в памяти. Такая «зависимость от нагрузки» в префронтальной коре подтверждает точку зрения о том, что эта часть мозга принимает участие в хранении информации в рабочей памяти (см. гл. 12).

Хотя роль префронтальной коры в рабочей памяти была четко продемонстрирована, особый вклад этой области в собственно хранение информации в рабочей памяти в последнее время был подвергнут сомнению. В некоторых других корковых и подкорковых областях отмечается сходная, постоянная, стимул-специфическая активность в ходе коротких задержек. Похоже, что префронтальная кора — часть более обширной сети мозга, обеспечивающей формирование рабочей памяти. Другие же данные приводят к предположению о том, что префронтальная кора сама по себе вообще может не участвовать в хранении информации, а обеспечивать нисходящую, или *исполнительную*, поддержку другим областям, в которых информация действительно хранится.

6.1. Работа с памятью: лобная доля целенаправленно работает с памятью

В соответствие с этой моделью, как кодирование, так и извлечение сознательно усвоенной информации посредством гиппокампа и связанных с ним структур является обязательным и автоматическим. Однако исходя как из обыденного опыта, так и экспериментальных исследований, известно, что есть все же некоторая мера контроля того, что кодируется и что извлекается из памяти. Более

того, если кодирование обязательное и автоматическое, то информация не может быть организована, хотя память, по-видимому, имеет некоторую временную и тематическую организацию. Каким образом можно «увязать» эту модель памяти с другими фактами, которые мы знаем о ее работе? Одно возможное решение состоит в том, что другие структуры, в особенности находящиеся в лобных долях, контролируют информацию, поступающую в медиальную височную систему при кодировании, запускают и направляют ее извлечение, а затем отслеживают и помогают интерпретировать и организовать извлеченную информацию. Оперируя медиальной височной и диэнцефальной системой, лобные доли действуют в качестве *работающих с памятью* структур, которые контролируют более автоматическую медиальную височную систему и даруют ей некоторую меру разумности и целенаправленности. Такая дополнительная система необходима в случае, когда память должна выполнять функции, отличные от простого сохранения и извлечения прошлых знаний (Moscovitch, 1992).

6.2. Префронтальная кора в эксплицитном (осознанном) и имплицитном (неосознанном) обучении и памяти

Как показано на рис. 9.5, рабочая память помогает получать как эксплицитную (осознанную), так и имплицитную (неосознанную) информацию. Одной из функций, часто приписываемых сознанию, является интеграция информации из разных областей. Свет на эту проблему пролило исследование (McIntosh *et al.*, 1998), в котором испытуемые выполняли задачу на выработку следового условного рефлекса, согласно которой требуется, чтобы испытуемый провел ассоциацию между цветом и тоном, предъявление которых разделено мертвой паузой около секунды. Предыдущая работа показала, что такое обусловливание зависит от гиппокампа. Более того, Кларк и Сквайр (Clark, Squire, 1999) показали, что осознанная осведомленность об ассоциации является необходимым условием этого типа обучения.

Макинтош, используя ПЭТ, показал, что обучение и осознанная осведомленность, которая сопровождает его, были связаны и с лобной активацией, и с согласованностью в активации многих других областей коры. Макинтош и соавторы высказали предположение о том, что сознание ассоциируется с активацией префронтальной коры, которая, в свою очередь, приводит к согласованному рисунку активации самых различных областей коры. До сих пор не установлено, предшествует ли лобная активация осознанной осведомленности об ассоциации или сопровождает ее. Чтобы это выяснить, необходимо иметь четкое представление о последовательности активации областей коры, для чего нужно использовать методы с более высоким временным разрешением, чем у фМРТ, такие, как вызванные потенциалы (ВП) или магнитоэнцефалография (МЭГ). До сих пор лишь в очень немногих исследованиях (если таковые вообще есть) применяли ВП и МЭГ для изучения динамики сознания и его связи с памятью.

Если префронтальная кора, по предположению многих, играет ключевую роль в сознании, то у пациентов с повреждениями лобной доли во всех тестах на память, зависящей от сознания, должны отмечаться нарушения. Однако существующие данные указывают на то, что эффекты лобных повреждений значительно более избирательны и отнюдь не так критичны, как повреждения медиальной височной доли и связанных с ней ядер таламуса.

Предфронтальная кора вносит свой вклад в реализацию имплицитного обучения и памяти, если при этом требуется провести поиск, упорядочивание, организацию и сознательное отслеживание. Хорошим примером является имплицитное обучение языку (блок 9.4).

Блок 9.4. Имплицитное изучение языка. В то время, как слова и языковые последовательности приходится учить, грамматические правила и закономерности, а, возможно, и значения слов порой усваиваются бессознательно, т. е. с помощью имплицитного обучения

Имплицитное обучение и овладение языком

Последние несколько лет свидетельствуют о возникновении усиливающихся связей между теорией имплицитного обучения и психолингвистикой. Это, пожалуй, не столь уж удивительно, ибо овладение языком, как всякое имплицитное обучение, включает и обучение в случайных условиях. Более того, свободное пользование языком вообще не требует эксплицитных знаний грамматики. С недавних пор некоторые авторы стали изучать эту связь эмпирически. К примеру, Саффран и соавторы (Saffran *et al.*, 1997) показали, что случайного прослушивания искусственного языкоподобного аудиоматериала (например, *бупадапатубитуби*...), было достаточно, чтобы и дети, и взрослые испытуемые смогли разделить непрерывную последовательность звуков, которую они услышали, на искусственные слова (напр., *бупада*, *патуби* и т. п.), которые в ней содержались, что подтвердилось при последующем тестировании на распознание. На основании этих данных Саффран и соавторы выдвинули предположение о том, что способность разделять слово на части, продемонстрированное этими испытуемыми, связана с тем, что вероятность повторения одних и тех же слогов *внутри* слов выше, чем *между* словами. Саффран с коллегами интерпретировали свои результаты, как пример одной из форм имплицитного обучения. Связь становится очевидной, если вспомнить, что освоение языка, как имплицитное обучение (Berry, Dienes, 1993; Cleeremans, 1993), вероятно, включает, по крайней мере отчасти, и случайное обучение сложной многоуровневой информации. Представление Саффрана с коллегами о сходстве между освоением языка и имплицитным обучением возникло, быть может, частично, под влиянием компьютерного моделирования в области исследований памяти. К примеру, коннекционистские модели, такие, как Простая Возвратная Сеть (Simple Recurrent Network), были широко и с большим успехом использованы в обеих областях — освоении языка и имплицитном обучении (Christiansen *et al.*, 1998; Redington, Chater, 1997). В самом деле, проблемы в обеих областях крайне схожи: как наилучшим образом выделить определенную структуру из сложной среды стимула, характеризующейся «глубокими» систематическими закономерностями, да еще когда обучение происходит скорее случайно, чем намеренно. Ответ в обеих областях, по-видимому, реализуется с помощью дистрибутивных методов.

Литература

1. Saffran, J. R., *et al.* (1997). Incidental language learning, Listening (and learning) out of the corner of your ear. *Psychological Science*, 8, 101–105,
2. Berry, D. C., & Dienes, Z. (1993). *Implicit Learning: Theoretical and Empirical Issues*, London: Erlbaum.
3. Cleeremans, A. (1993). *Mechanisms of Implicit Learning: Connectionist Models of Sequence Learning*. Cambridge: MIT Press.
4. Christiansen, M. H., Allen, J., Seidenberg, M. S. (1998). Learning to segment speech using multiple cues: a connectionist model. *Language and Cognitive Processes*, 3, 221–268.
5. Redington, M., and Chater, N/ (1997). Probabilistic and distributional approaches to language acquisition. *Trends in Cognitive Sciences*, 1, 273–281.

Несмотря на то что правила грамматики редко применяются осознано и эксплицитно, все-таки, чтобы выучить какой-то язык имплицитно, необходимо сосредоточить внимание, например, на порядке слов в предложении. Вероятно, бессознательные умозаключения помогают обнаружить правила или закономерности при условии, что «сознательно обращается внимание», например, на последовательность слов, откуда и выявляются имплицитные закономерности.

6.3. Различные типы рабочей памяти

Предлагая концепцию рабочей памяти, Бэддли (Baddeley) и коллеги (2004) приводят в качестве довода то, что у испытуемых наблюдаются трудности с удержанием элементов в памяти, если их одновременно просят выполнить другие задания, нарушающие работу специфических компонентов системы рабочей памяти. В подтверждение своей точки зрения Бэддли и др. показали, что если испытуемых во время удержания информации в памяти просят громко повторять простой речевой фрагмент (например, определенный артикль «the»), то объем кратковременной памяти на вербальную информацию резко сокращается, предположительно из-за того, что эти устные повторы нарушают механизм повтора, рехэрсела (см. выше) фонологической петли. Существенно важно, что та же самая задача на речевые повторы оказывает значительно меньший эффект на рабочую память для зрительно-пространственной информации, поскольку в этом случае фонологическая петля почти не задействована. В то же время было обнаружено, что другие задачи (например, визуальное отслеживание движущегося объекта) нарушают сохранение зрительно-пространственной, но не вербальной информации.

Мы уже сталкивались с примерами больных, таких как Клайв Уэйнинг и НМ, у которых, по-видимому, сохранялась кратковременная память, но нарушалась долговременная. Элизабет Воррингтон и Тим Шоллис (Shallice and Warrington, 1970) сообщили об одном из первых распознанных случаев пациента КF с противоположным примером нарушения — резко нарушенной кратковременной памятью, но, по всей видимости, интактной долговременной памятью. Например, когда КF просили повторить короткий перечень только что произнесенных чисел (*задача на запоминание чисел*), он мог достоверно восстановить только одно или два числа (обычно воспроизводится около семи чисел). Тем не менее КF сохранял относительно нормальные речевые способности, и мог учиться и запоминать новую информацию. Описание больного с тяжелым нарушением кратковременной памяти, который, несмотря на это, все еще был способен передавать информацию в долговременную память, поставило под сомнение стандартную гипотезу, утверждавшую, что «воротами» для долговременной памяти служит не что иное, как единая кратковременная память.

Согласно модели рабочей памяти Бэддли при нарушении верbalного повторения для компенсации, может использоваться зрительно-пространственный «альбом» — скепчпэд* (система ввода и редактирования информации) (см. рис. 9.5).

* Sketchpad — революционная компьютерная программа, созданная Айвеном Сазерлендом в 1963 г. Sketchpad считается предком современных систем автоматизированного проектирования (САПР), а также крупным прорывом в развитии компьютерной графики в целом. Например, графический интерфейс пользователя впервые был сделан в Sketchpad. Айвен Сазерленд продемонстрировал, что компьютерная графика может быть использована для художественного и технического применения, в дополнение к демонстрации нового (для того времени) способа взаимодействия человека и компьютера <<http://plmpedia.ru/wiki/Sketchpad>>. — Прим. перев.

Действительно, нарушение кратковременной памяти у больного КФ и у ряда сходных пациентов, о которых с тех пор сообщалось, по-видимому, связано с определенными типами информации. Например, хотя эти пациенты испытывали значительные затруднения при запоминании вербальных элементов на слух, их результаты значительно улучшались при зрительном представлении этих же предметов. Как можно объяснить полученные результаты? Ответ Бэддли состоит в том, что визуально представленные предметы могут кодироваться непосредственно в зрительно-пространственный «альбом» — скетчпэд, таким образом избегая поврежденной петли вербального повтора — рехэрсела.

Нейровизуализация помогла прояснить особенности различных видов памяти. К ним относится различие между подсистемами сохранения вербального и зрительно-пространственного материала (например, Smith *et al.*, 1996), разделение между хранением и повторением (рехэрселом) при сохранении вербального материала (Paulesu *et al.*, 1993; Awh *et al.*, 1996) и предположение о наличии центрального исполнительного процессора, который опосредует работу подчиненных ему подсистем сохранения информации (например, Curtis, D'Esposito, 2003). В целом, результаты нейровизуализационных исследований скорее подтверждают основную модель (Smith, Jonides, 1998; Hartley, Speer, 2000; Henson, 2001), нежели опровергают ее.

На рис. 9.28 изображена мозговая сеть, которая по результатам нейровизуализационных исследований непосредственно связана с рабочей памятью (Curtis, D'Esposito, 2003). Центральный исполнительный орган соответствует дорсолатеральной префронтальной коре (отмечен буквой «D» на рисунке), подсистема сохранения вербальной информации — левым боковым областям височно-теменного соединения (отмечена буквой «P») и вентролатеральной префронтальной коре, а зрительно-пространственная подсистема сохранения информации — верхней теменной коре, задним отделам префронтальной коры

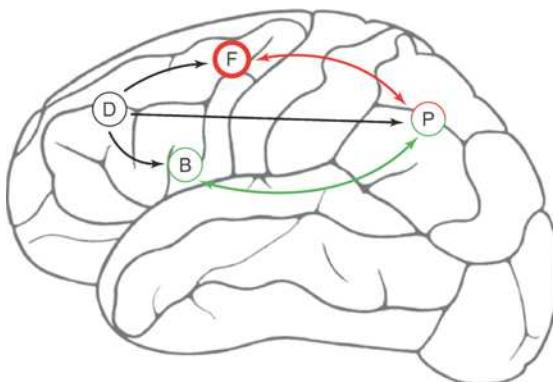


Рис. 9.28. Области мозга, которые, как полагают, участвуют в вербальной и визуальной рабочей памяти. Упрощенная модель рабочей памяти (рис. 9.4 и 9.5). D — дорсолатеральная префронтальная область; B — зона Брока, также называемая левой нижней лобной извилиной; P — фонологическая петля для вербального повторения (рехэрсела), также называемая надкраевой извилиной; F — лобные глазные поля, которые, как считается, участвуют в зрительно-пространственном скетчпэде (наборе изображений, альбоме), входящем в модель рабочей памяти Бэддли. (Источник: Curtis, D'Esposito, 2003.)

и лобным глазным полям («F»). Однако в качестве прямого подтверждения общей схемы эти данные нужно воспринимать с осторожностью, поскольку некоторые исследователи рассматривают их в качестве подтверждения альтернативных теорий рабочей памяти (Chein *et al.*, 2003; Ravizza *et al.*, 2005). Кроме того, порой в нейровизуализационной литературе ставятся под сомнение те или иные аспекты стандартной модели рабочей памяти. Например, нейровизуализационные данные указывают на то, что различные типы зрительно-пространственной информации могут зависеть от различных подсистем хранения информации. К примеру, сохранение *объектной* информации и информации о *пространственных* расположениях, по-видимому, обеспечивается различными нервными субстратами — особенность, которая не рассматривалась в традиционной модели рабочей памяти. (Напомним, что такое разделение на «что» и «где» важно также и при обработке зрительной информации; см. гл. 6.)

6.4. Префронтальная кора — хранение информации или управление процессом?

В начале этого раздела о рабочей памяти мы рассматривали некоторые работы, указывающие на то, что префронтальная кора имеет важное значение для функции рабочей памяти. В соответствие с одним возможным объяснением, эта область мозга непосредственно участвует в хранении информации. Однако рассмотрение данных в контексте многокомпонентной модели Бэддли подтверждает альтернативную точку зрения — а именно что префронтальная кора более тесно связана с управлением, или с исполнением различных аспектов рабочей памяти.

Особое свидетельство против представления о функции префронтальной коры, как «хранителя информации», было также получено в исследованиях на людях. Выше уже обсуждались больные с повреждением левой височно-теменной области, у которых, по-видимому, было нарушение хранения информации в рабочей памяти и которые не могли выполнять даже простые задачи на удержание словесно-слуховой информации. Данные, полученные у этих пациентов, резко отличаются от данных, полученных у больных с повреждением префронтальной коры. При обзоре сообщений о больных с обширными повреждениями латеральной префронтальной коры (D'Esposito, Postle, 1999) было обнаружено, что у них не отмечаются вовсе или отмечаются лишь незначительные нарушения при решении задач, требующих пассивного сохранения информации на период задержки (например, вербальные или невербальные задачи на объем памяти). Однако наблюдались значительные нарушения при решении таких задач, которые требуют мысленных *манипуляций* или *воздействий* на информацию в рабочей памяти. Такой характер данных, приведенных в этом обзоре, указывает на то, что префронтальная кора служит скорее для обеспечения умственной «работы» над хранимой информацией, чем просто в качестве места для ее хранения. Лишь у нескольких пациентов, упомянутых в обзоре, имелись двусторонние повреждения, так что остается открытой возможность хранения и повторного воспроизведения (рехерсэла) информации за счет двустороннего представительства префронтальной коры, и, таким образом, компенсации функций из неповрежденного полушария (D'Esposito, Chen, 2006).

Одно возможное объяснение может состоять в том, что различные части префронтальной коры отвечают за разные вещи. Это предположение основано

главным образом на различиях между дорсальными и вентральными областями. Сторонники этого взгляда утверждают, что префронтальная кора организована не по доменам (например, пространственные/непространственные), а по процессам, при этом вентральные области участвуют в пассивном хранении информации и удержании объектов в памяти, в то время как более дорсальные области привлекаются, когда задача требует проведения отбора, контроля, манипуляции или другой «умственной работы» над этими объектами. Это так называемое разделение по переработке информации: либо ее «удержание», либо «манипулирование». Хотя такое представление, казалось бы, может объяснить широкий диапазон данных, некоторые исследования подвергли сомнению даже предположение о том, что вентральные области вообще вносят вклад в хранение информации в рабочей памяти (Rushworth *et al.*, 1997).

В последнее время были приведены доводы против того, что *вся* префронтальная кора имеет исполнительную функцию в рабочей памяти, скорее различные ее подотделы выполняют эту функцию на различных уровнях анализа (Ranganath, 2006). Согласно этой точке зрения, основная функция префронтальной коры состоит в модуляции активности других корковых областей, где хранятся объекты памяти. В частности, представительства префронтальной коры усиливают значимую информацию (или тормозят незначимую), представленную в других областях коры. Когда информация специфична для отдельных объектов в памяти, задействуется больше вентральных областей префронтальной коры. Когда информация касается интеграции (или связи между) множества элементов, задействуется больше дорсальных областей. Передние же области, расположенные на лобном полюсе, участвуют в координации и мониторинге активности в различных областях префронтальной коры для выполнения функций высшего порядка, таких как планирование. Соответственно, первичная роль префронтальной коры связана не с рабочей памятью, а с *работой с памятью* (Moscovitch, 1992; Moscovitch, Winocur, 1992).

6.5. Объединение префронтальных и медиальных височных областей для обеспечения процессов рабочей памяти

Обычно считается, что рабочая память действует в течение нескольких десятков секунд или нескольких минут. Однако даже в пределах минутного интервала можно найти различия между разными видами памяти. Например, минуту-другую назад вы прочли в этом тексте слово «комбинирование» и пока что, вероятно, не сможете сознательно вспомнить его. Таким образом, основываясь на вышеописанной роли медиальной височной коры в эксплицитной памяти, можно сделать следующий прогноз: если вы сможете вспомнить, что только что видели слово «комбинирование», то при исследовании с помощью фМРТ в медиальной височной коре должна появиться активность, когда вас попросят вспомнить первое слово этого раздела. Наоборот, если у вас нет эксплицитного воспоминания об этом (даже через короткий период времени), то активность в медиальной височной коре будет меньше. Однако семантическое воспоминание о названии этого раздела, основанное на кодировании этого слова в новой коре, у вас, возможно, все же сохранится.

Таким образом, можно даже описать рабочую память в терминах медиальной височной, префронтальной, сенсорной коры и т. п. На рис. 9.29 приводится

основанная на большом количестве исследований модель того, как эти области мозга могут взаимодействовать (Ranganath, D'Esposito, 2005). Многие детали данной модели еще обсуждаются и можно ожидать, что появления новых исследований прольет на них свет. Тем не менее похоже, что уже достигнуто согласие относительного того, что полное объяснение функций рабочей памяти потребует создания мультирегиональной модели подобного рода.

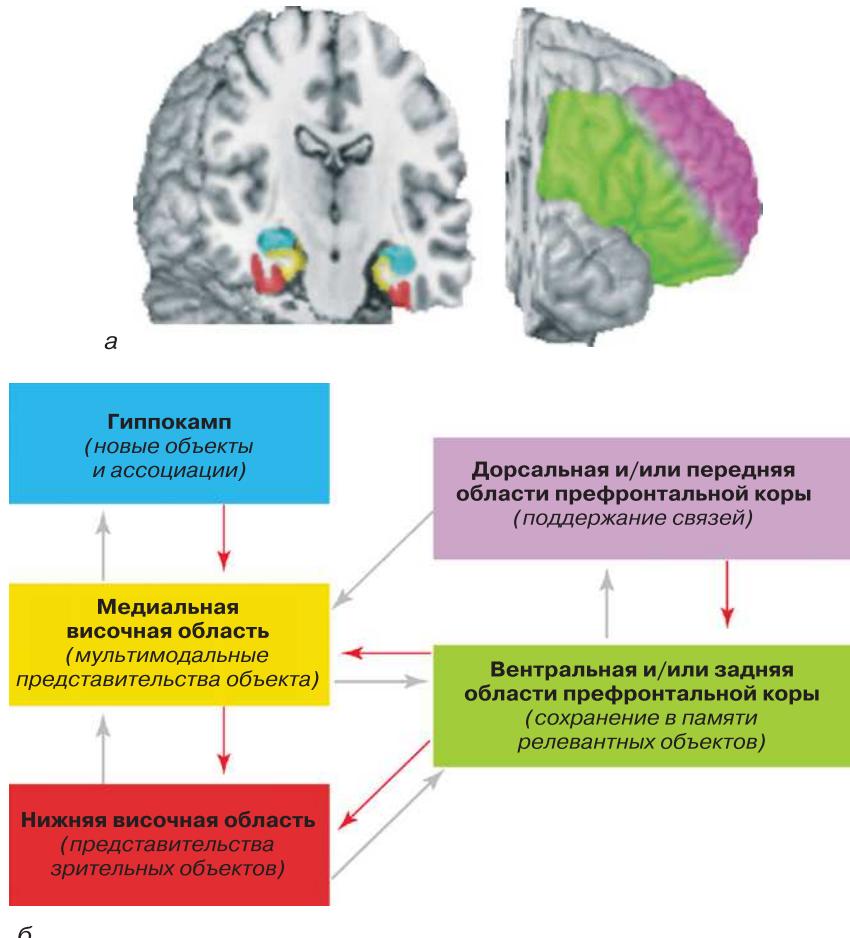


Рис. 9.29. Связанные области мозга работают сообща для обеспечения процессов визуальной рабочей памяти. Согласно одной из точек зрения на визуальную рабочую память, гиппокамп может кодировать новые объекты рабочей памяти, более широкая система медиальной височной коры может комбинировать их с другими модальностями, а нижняя височная кора участвует в представительстве зрительного образа высшего порядка. Оба дорсолатеральных и передних префронтальных отделов коры (фиолетового цвета) связаны с кратковременным поддержанием связей, в то время как вентролатеральные и задние префронтальные отделы связаны с сохранением в памяти релевантных объектов. Как указано в тексте, это единственная рабочая гипотеза о функциях данных областей. Однако принято считать, что для полного описания рабочей памяти нужна некоторая функциональная сеть, сходная с вышеописанной. (Источник: Ranganath, D'Esposito, 2005.)

7.0. Извлечение информации из памяти и метапознание

Клайл Уэйнинг понимает, что что-то явно не так, однако он не имеет понятия о том, что именно. «Только что я в первый раз проснулся. Я впервые пришел в сознание» — его единственный способ выразить это. Вот уже более 20 лет он постоянно выражает сильнейшую неудовлетворенность своим состоянием. Поэтому у Уэйнинга должно было выработать некоторое *метакогнитивное представление* о своем собственном когнитивном функционировании, в отличие от пациента НМ, например, который обходится без эмоционального переживания по поводу того, что он ничего не помнит. Метапознание определяется как способность иметь представление о наших собственных когнитивных функциях и быть в состоянии использовать это знание. Многие тяжелые неврологические больные не имеют метакогнитивного понимания того, что что-то у них идет не так (Milner, Rugg, 1992).

Чтобы извлечение информации было эффективным, извлекаемая информация должна перекрываться с той информацией, которая была записана или закодирована в памяти. Кроме того, нужно поставить целью вспомнить и сконцентрировать внимание на «подсказках», а также ментальном поиске желаемого воспоминания. При всех этих процессах необходимы мониторинг и проверка, как и координация различных видов активности. Разные области префронтальной коры участвуют во многих из этих процессов. Медиальная височная область в наибольшей степени связана с успешным извлечением эпизодических воспоминаний. Если встречается «подсказка», то извлечение воспоминания из памяти часто происходит автоматически (рис. 9.30). Стратегическое или целенаправленное извлечение информации, тем не менее, требует внимания и нарушается при одновременном решении любой другой требующей усилий задачи.



Рис. 9.30. Извлечение семантических воспоминаний с использованием эпизодических «подсказок» и наоборот. Часто удается извлечь то или иное семантическое воспоминание, типа какого-то факта об окружающем мире, используя «подсказку» из эпизодической памяти; может также возникнуть и иная ассоциация. Так, эпизодическая и семантическая память продолжают оставаться потенциально связанными, даже если они существуют относительно независимо друг от друга в гиппокампальном комплексе (медиальной височной коре) и новой коре. Обратите внимание, что большинство эпизодических воспоминаний для этого семантического блока ассоциаций (*вверху*) потускнели. (Источник: Morris Moscovitch, личное сообщение.)

Метапознание является важным аспектом нормального извлечения информации из памяти. След памяти может извлекаться спонтанно или, чаще, с использованием «подсказок» или напоминаний. Подсказка может быть простой, например «вспомните слова, которые вы только что учили», или сложной, например «детально опишите все, что вы сегодня делали». Такой способ самоконтроля, который мы склонны применить, когда пытаемся вспомнить забытое слово, является одним из видов метапознания, в формировании которого принимает участие префронтальная кора.

Шактер и коллеги (Schacter *et al.*, 1984) показали, что нарушение памяти об источнике информации у больных с амнезией было связано скорее со степенью сопутствующей недостаточности лобных долей, чем с тяжестью самой амнезии. Распространяя эти данные на более пожилых людей, Глиски (Glisky *et al.*, 1995) показал, что у больных с недостаточностью лобной функции отмечалось нарушение в тестах на память об источнике информации, однако результаты тестов на предметную память были нормальными, в то время как у больных с недостаточностью медиальных отделов височной доли имел место противоположный характер нарушений. Сходным образом повреждение префронтальной коры приводит к недостаточности памяти на частоту встречаемости (Smith, Milner, 1984) и временной порядок (Milner, 1971; Shimamura, 1984), даже когда воспоминание о самом объекте сохраняется.

Функциональные нейровизуализационные данные подтверждают клинику. По сравнению с тестами на предметную память, в тестах на память об источнике сильнее активируются дорсолатеральная префронтальная кора и лобный полюс (Fletcher, Henson, 2001; Fletcher *et al.*, 2005), что отмечается также и в тестах на временную последовательность (Nyberg *et al.*, 1996; Cabeza *et al.*, 1997).

Роль метапонимания, формирующегося при участии префронтальной коры, особенно заметна, когда оно утрачивается. Это как раз тот случай, когда больные не могут распознать свои собственные ошибки, как мы увидим далее.

7.1. Извлечение из памяти ложной информации

Существуют особенно заметные нарушения извлечения информации из памяти. Исключительно важны случаи конфабуляции — неспособности некоторых больных с повреждением мозга отчитаться о том, что «воспоминают», которые они извлекают из памяти, полностью вымышлены. Один такой пример представлен в блоке 9.5.

7.2. Межполушарная латерализация при извлечении информации

В свете того, что левое полушарие преимущественно отвечает за речь (гл. 11), неудивительно, что функции памяти также латерализованы в соответствии с природой обрабатываемого материала. В рабочей памяти, например, при сохранении вербального материала активируются левые области теменной и вентролатеральной префронтальной коры, в то время как сохранение невербального материала обычно бывает правосторонним. Области вентролатеральной префронтальной коры также участвуют и в кодировании информации в долговременную память, и при этом, по-видимому, взаимодействуя с медиальной височной корой. Соответственно, и вентролатеральная префронтальная, и медиальная височная кора при кодировании долговременной памяти демонстрируют межполушарную асимметрию (Kelley *et al.*, 1998).

Блок 9.5. HW, конфабулирующий больной

HW — 61-летний больной, который уже более 30 лет живет со своей женой Мартой, у них четверо детей в возрасте от 22 до 32 лет. Он занимал руководящую должность на фабрике. У HW аневризма передней соединительной артерии, которая кровоснабжает медиальные отделы лобных долей и базальные отделы переднего мозга. За хирургическим клипированием аневризмы последовала распространенная двусторонняя ишемия (аноксия) и инфаркт мозговой ткани. Компьютерная аксиальная томография подтвердила обширное лобное повреждение с недостаточностью медиальных и латеральных отделов височных долей.

Такое повреждение мозга привело к проблемам с памятью, отягощенным конфабуляциями и отсутствием осознания этих нарушений. Судя по стандартным тестам, его умственные способности оставались нормальными. Конфабуляции HW были спонтанными и, поскольку он верил, что это реальные воспоминания, он пытался действовать в соответствии с ними, что затрудняло его повседневную жизнь. Например, в больнице временами он верил, что он на работе, хотя кругом были кровати, медсестры и т. п., и он был в больничной одежде. Много раз в 17.00 он собирался идти домой, и расстраивался и злился, когда ему говорили, что надо остаться.

Ниже приводится отрывок из его беседы с врачом:

Вопрос: Как давно Вы женаты?

Ответ: Около 4 месяцев.

Вопрос: Как зовут Вашу жену?

Ответ: Марта.

Вопрос: Сколько у вас детей?

Ответ: Четверо. (Смеется). Неплохо для четырех месяцев.

Вопрос: Сколько лет Вашим детям?

Ответ: Старшему — 32 . . . младшему — 22. (Опять смеется).

Вопрос: Как Вы сумели завести четырех детей за четыре месяца?

Ответ: Усыновили.

Вопрос: Кто их усыновил?

Ответ: Марта и я. . . .

Вопрос: Вам не кажется все это немного странным?

Ответ: (Смеется). Да, я согласен, это немного странно.

Вопрос: В Вашей карте записано, что Вы женаты уже более 30 лет. Вам не кажется это более правильным?

Ответ: Нет.

Вопрос: Вы в самом деле верите, что женаты всего четыре месяца?

Ответ: Да.

Латерализация может зависеть от использованного материала (вербального, например), а также от задачи и когнитивного процесса. Эндел Тулвинг с коллегами (Habib *et al.*, 2003) выдвинули предположение о том, что обучение, в общем, ассоциируется с более активным участием левой префронтальной коры, в то время как при извлечении информации из памяти в большей степени принимает участие правая префронтальная кора (рис. 9.31). Эта модель получила подтверждение в большом количестве нейровизуализационных исследований.

Некоторые исследователи тем не менее задались вопросом — может ли данная асимметрия кодирования информации возникать просто в связи с более высокой зависимостью от вербальных процессов во время обучения по сравнению с извлечением информации. Межполушарная асимметрия, по-видимому,

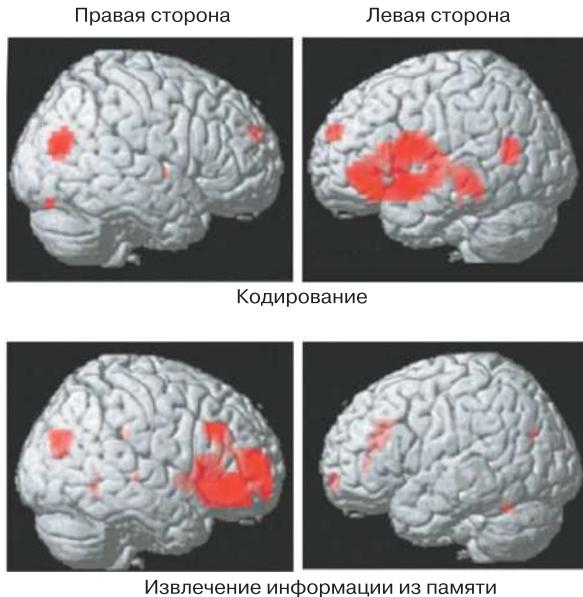


Рис. 9.31. Левое полушарие — для обучения, правое — для извлечения информации из памяти? Тулвинг с коллегами (Habib *et al.*, 2003) обнаружил, что при эпизодическом обучении (кодировании) отмечается более высокая активность в левом полушарии, в то время как при извлечении эпизодического воспоминания наблюдается более высокая активность в правом полушарии. (*Источник:* Habib *et al.*, 2003.)

имеет место в отношении эпизодических воспоминаний, в то время как для семантической памяти как обучение, так и извлечение более зависят от механизмов левого полушария.

Результаты недавно проведенного Росси и коллегами исследования (Rossi *et al.*, 2006) с использованием транскортикальной магнитной стимуляции (ТМС, см. гл. 4), методики, которая позволяет временно изменить функционирование коры у здоровых испытуемых, подтверждают предположение Тулвинга. Их исследование показало, что временное нарушение функции левой префронтальной коры снижает эффективность обучения, определяемую по точности опознавания. Наоборот, ТМС над правой префронтальной корой снижает эффективность извлечения информации из памяти. Таким образом, по-видимому, имеется связь между межполушарной латерализацией и различием между обучением и извлечением информации из памяти.

7.3. Тета-ритмы могут координировать извлечение из памяти

Согласно новым литературным данным, во время извлечения информации из памяти в лобных долях наблюдаются тета-ритмы (5–8 Гц). Глубинные электроды, помещенные в гиппокампы, показывают, что медиальные височные и префронтальные области могут координироваться при извлечении информации

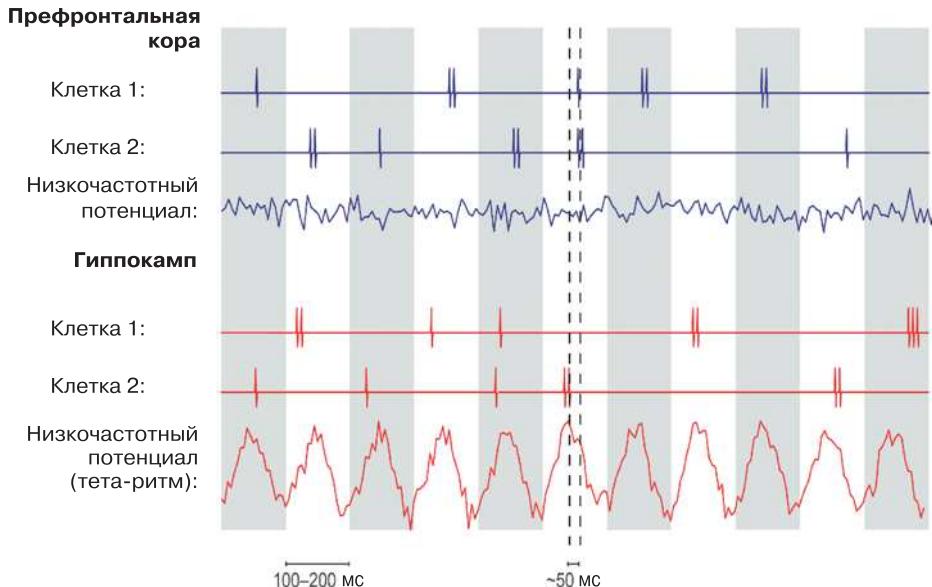


Рис. 9.32. Тета-осцилляции могут координировать работу медиальной височной коры и префронтальной доли во время извлечения информации из памяти. Регулярные ритмы мозга могут быть предназначены для координирования активности отдельных областей мозга. Гиппокампальный тета-ритм, как полагают, отражает процессы извлечения из памяти и координирует работу префронтальной и медиальной височной коры. (Источник: Jensen, 2005.)

(Siapas *et al.*, 2005). Эти данные обобщаются на рис. 9.32, где показано, каким образом нейрональные сети префронтальных и гиппокампальных структур могут взаимодействовать для выявления и координации следов памяти при извлечении информации.

8.0. Другие виды обучения

Мы обсудили только некоторые виды памяти. Существуют и другие, опосредуемые другими структурами мозга, но о них мы можем только кратко упомянуть (рис. 9.33). Например, миндалина опосредует условно-рефлекторную реакцию страха (см. гл. 14). Мозжечок и базальные ганглии необходимы для формирования привычных движений и навыков, а также некоторых типов условно-рефлекторных реакций. Таламус является одним из важнейших информационных переключателей мозга, который непрерывно обменивается сигналами с корой. Поэтому считается, что он принимает участие и в кортикальных механизмах обучения.

Перцептивное и двигательное обучение включает динамическую организацию и реорганизацию кортикальных карт (гл. 2 и 5). Это называется *нервной пластичностью*. Например, потеря пальца изменит представительство пальца на карте двигательной коры в коре макаки. У людей нейрохирургическое вме-

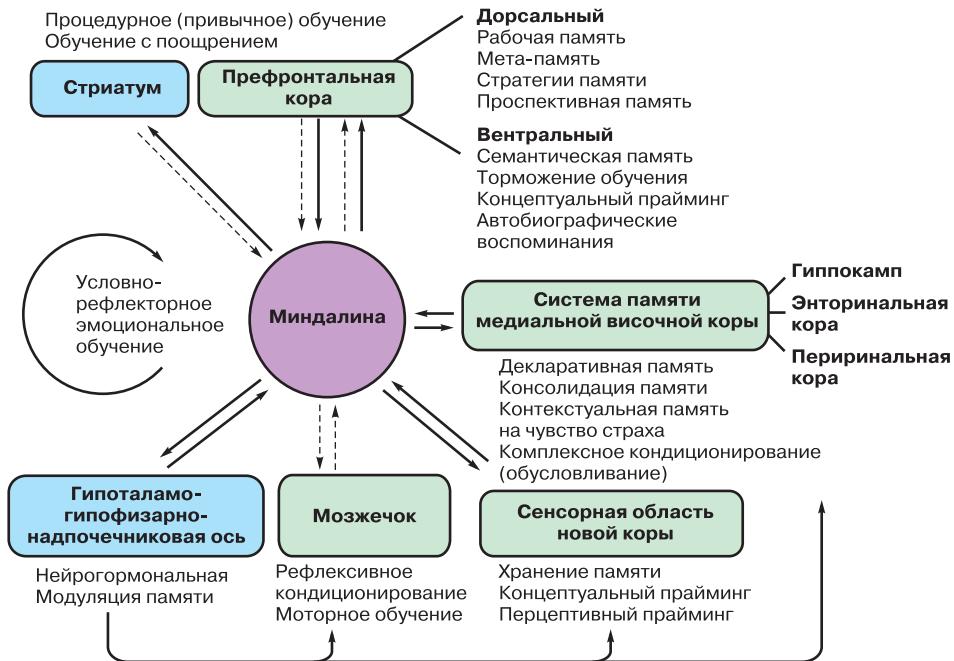


Рис. 9.33. Различные виды памяти опосредуются разными областями мозга. На рисунке представлена обзорная схема множественных систем обучения в мозге. Система медиальной височной коры, обсуждавшаяся в этой главе, участвует в обучении и извлечении из памяти декларативных, эксплицитных воспоминаний; в консолидации памяти и т. п. Префронтальная кора активируется, по-видимому, в тестах на рабочую память, при метакогнитивных суждениях о прошлом, включении семантической памяти и концептуальном «прайминге». Перцептивный «прайминг» осуществляется при участии сенсорной коры, в то время как моторное обучение и некоторые виды классического кондиционирования, по-видимому, требуют участия мозжечка. (Источник: Morris Moscovitch, с разрешения.)

шагельство может изменить сенсорные карты тела очень быстро, порой даже во время операции. Жизнь сама по себе может рассматриваться как процесс постоянного обучения, адаптации и формирования памяти (см. гл. 15). Наконец, мы теперь знаем, что новые нейроны могут образовываться на протяжении всей жизни, возникая из стволовых клеток (клеток-предшественников нейронов). Происходящее замещение некоторых нейронов также включает динамический процесс обучения и адаптации. У мозга имеется не один, а множество путей для обучения. И хотя здесь мы сконцентрировали внимание на более стандартных концепциях обучения и памяти, важно иметь все это в виду.

9.0. Заключение

Медиальные отделы височных долей играют ключевую роль в эпизодической памяти, в которой мы удерживаем информацию об осознанном источнике воспоминания. Больные с амнезией вследствие двустороннего повреждения медиальных височных долей, соответственно, не могут вспомнить отдельные прошлые эпизоды или выучить что-либо новое. Тем не менее у таких пациентов могут быть сохранены имплицитное обучение и память. У страдающих от семантического дефицита, обычно отмечается повреждение височной доли (особенно в передней и латеральной частях) и префронтальной коры. Такие пациенты с семантической деменцией, например, могут сохранять эпизодическую память, однако у них отмечаются нарушения при выполнении семантических задач.

В то время как эксплицитная память оценивается по точности отчетов об источнике воспоминаний, для оценки имплицитных типов памяти могут потребоваться имплицитные же методы, такие как «прайминг» и сенсомоторные задачи. Большая часть нашего обучения происходит имплицитно, например, овладение языком. Тем не менее важно иметь в виду, что имплицитное обучение требует осознанного и внимательного ориентирования на изучаемые стимулы. Несознаваемыми при имплицитном обучении являются не исходные стимулы, а логически выведенные закономерности, которые позволяют нам упорядочить эти стимулы. Сенсомоторные навыки направляются лобной корой при участии базальных ганглиев и мозжечка. После избыточных упражнений на решение предсказуемых задач такие приобретенные навыки становятся менее осознанными и, по-видимому, обеспечиваются уже только подкорковыми структурами, такими, как базальные ганглии.

Рабочая память может быть разделена на зрительную (визуально-пространственный альбом, скепчпэд) и вербальную (вербальное повторение, рехэрсэл, или фонологическая петля). Зачастую делают и дополнительные разделения, например, на пространственную и зрительную рабочую память.

Полная концепция памяти человека требует участия множества областей мозга: медиовисочной коры — для эксплицитных эпизодических воспоминаний; префронтальной — для метакогнитивной памяти, сохранения и использования воспоминаний; и сенсорных областей — для перцептивных и сенсорных воспоминаний. Мозжечок и базальные ганглии во взаимодействии с лобными долями необходимы для усвоения сенсомоторных навыков. Далее, сенсорные и моторные половины коры находятся в постоянном взаимодействии друг с другом, как, например, в случае, когда мы слышим чью-то речь. Наконец, миндалина, наряду с ассоциативными зонами лимбической системы, очень тесно связана с эмоциональным обучением.

Разнообразные нарушения памяти могут быть использованы для отделения различных компонентов памяти друг от друга. Нужно знать некоторые примеры таких нарушений.

10.0. Задания и упражнения к главе 9

1. Заполните недостающие обозначения в функциональной диаграмме, представленной на рис. 9.34. Дайте определение каждому термину.

Функциональная схема обучения и памяти

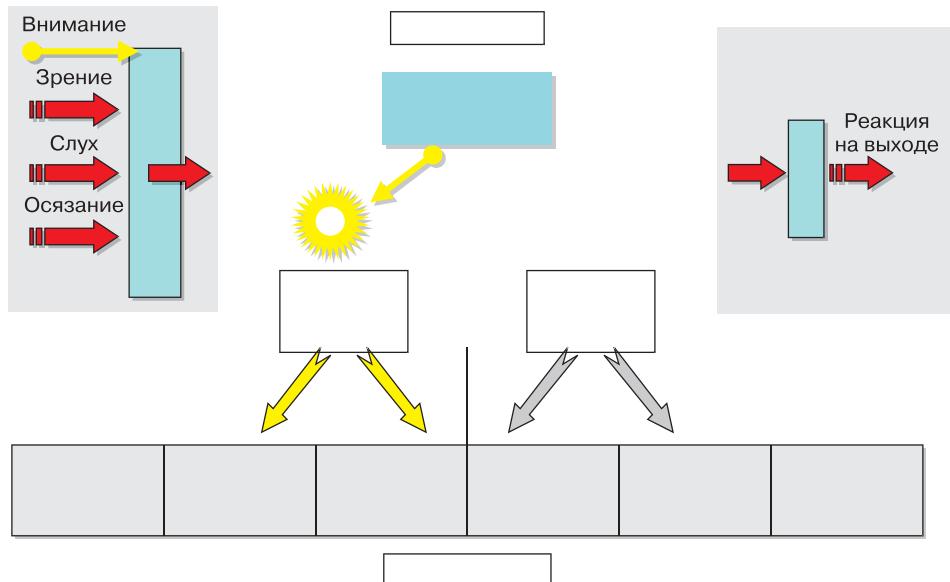


Рис. 9.34. Функциональная диаграмма для обучения и памяти

2. Обозначьте на рис. 9.35 области мозга и ассоциированные с ними типы памяти.

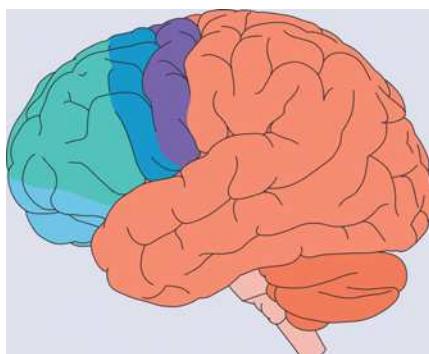


Рис. 9.35. Соответствующие области коры мозга

3. Отметьте те области мозга из представленных на рис. 9.36, которые имеют отношение к обучению и памяти.

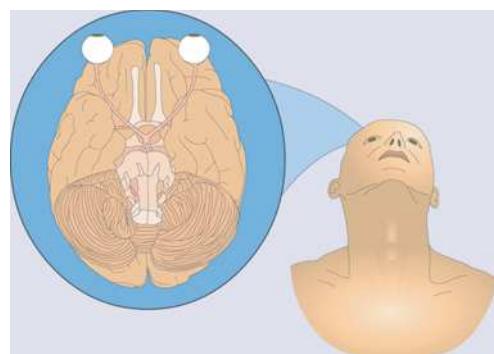


Рис. 9.36. Расположение некоторых областей, ответственных за память

4. Обозначьте на рис. 9.37 и опишите:

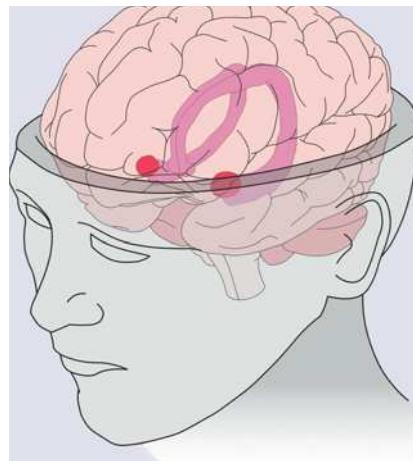


Рис. 9.37. Расположение некоторых областей, ответственных за память

5. Обозначьте сокращения, приведенные на рис. 9.38. К какой системе они относятся?

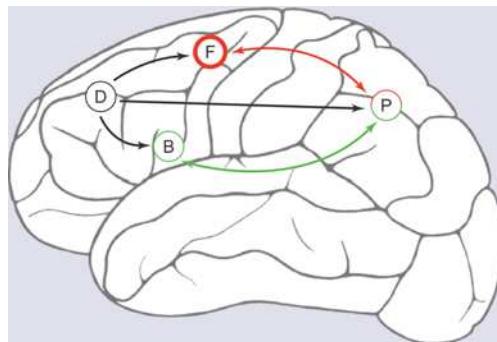
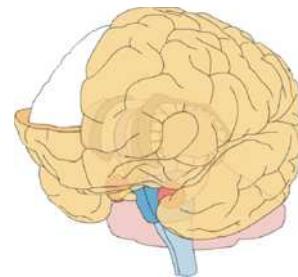


Рис. 9.38. Области мозга, которые, согласно теории, участвуют в формировании специфических аспектов процесса памяти

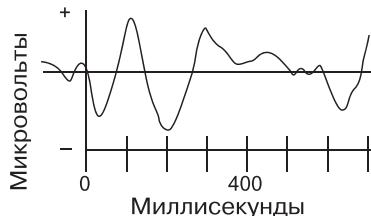
а



Кора и белое вещество

б

Связанная с событием ЭЭГ



Ствол мозга
и подкорковые структуры

РИСУНОК 1. Первый подход к анатомии мозга. Всегда необходимо помнить, как располагается мозг в черепе. Это первый шаг к пониманию пространственного расположения коры, которая почти на 85% состоит из белого вещества, защищенных «магистралей», связывающих все главные области мозга друг с другом. *Внизу справа:* кора располагается сверху над стволов мозга и подкорковыми зонами, которые внизу соединяются со спинным мозгом. Связанная с событием ЭЭГ, зарегистрированная у молодой девушки (*а*), является напоминанием о том, что существует постоянный, меняющийся огромный поток сигналов в мозге, который можно зарегистрировать в поверхностной ЭЭГ

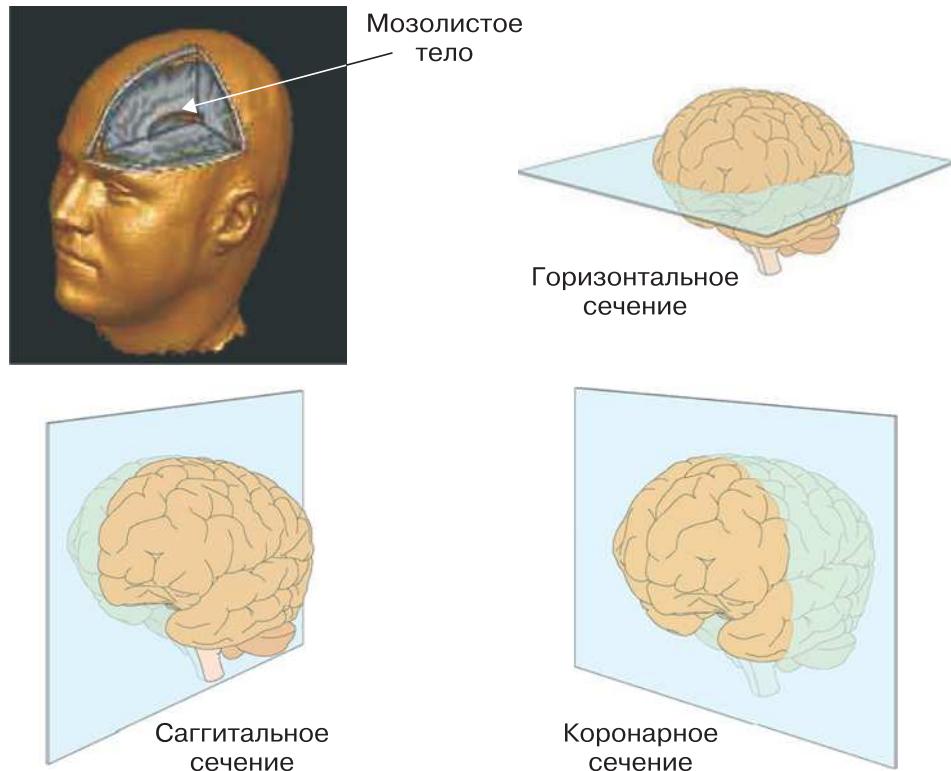
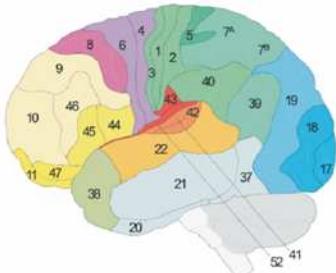
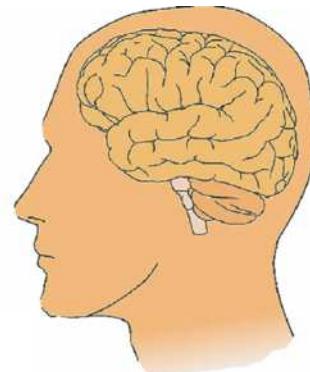


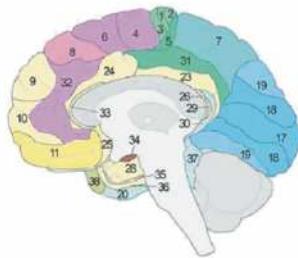
РИСУНОК 2. Используйте изображение головы человека (наверху слева) для правильной ориентации. Мы можем видеть мозолистое тело с левой стороны. Обратите внимание на три основные плоскости сечения мозга



Вид сбоку слева



- Зрение
- Слух и зона Вернике (восприятие речи)
- Чувство тела и другие чувства
- Контроль моторики
- Исполнительная и зона Брока (производство речи)
- Обоняние



Медиальный вид

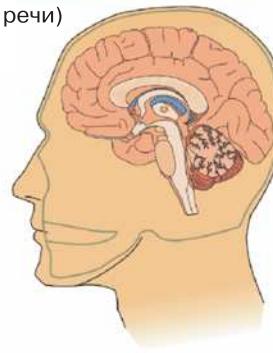


РИСУНОК 3. Специализация областей мозга, обширное покрытие мозга. Кора представляет собой плоский лист, многократно сложенный в верхней части черепа. Обратите внимание на раскрашенные области, отражающие основные функции мозга. Эти части коры обеспечивают определенные составные части сознательного опыта. Задние части отвечают на сенсорное восприятие, передняя половина — за моторную и «направленную в будущее» деятельность: сознание, рабочая память, планирование, принятие решений

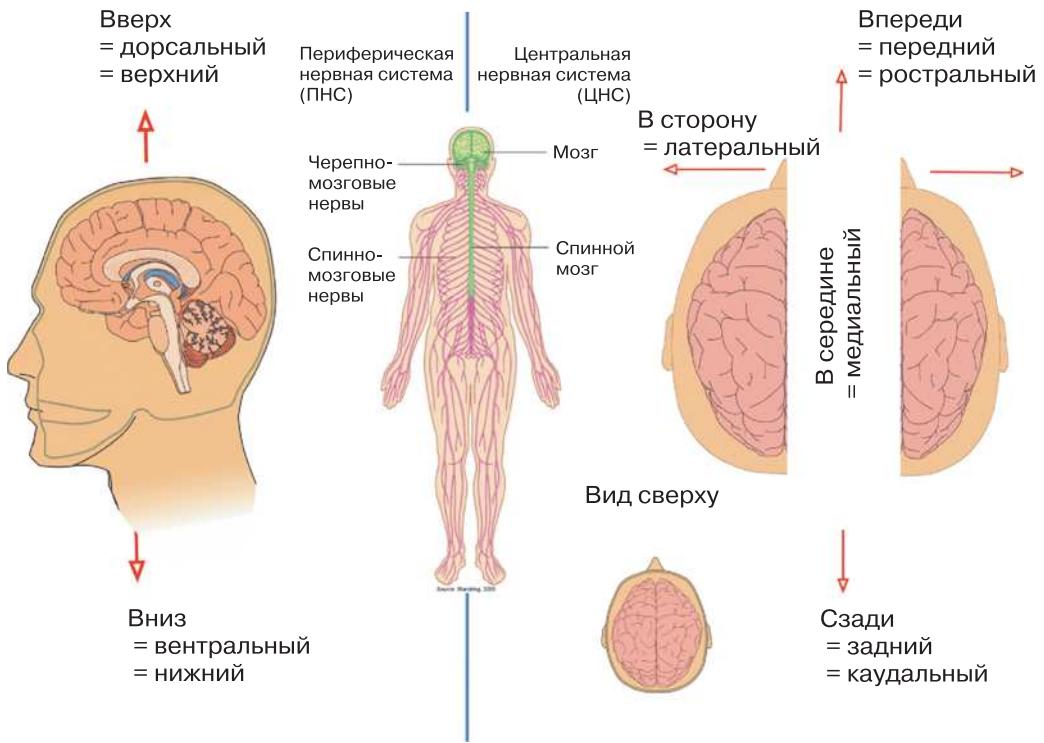


РИСУНОК 4. Нейроны наполняют собой тело, и спинной мозг является главной магистралью, связывающей головной мозг и все тело. Слева на рисунке мы можем видеть медиальную правую поверхность мозга. Обратите внимание на общепринятые обозначения направления, которые как Север, Юг, Восток и Запад в географии. Наиболее простые термины написаны сверху (Вверх, Вниз, и т. д.). Но анатомы всегда используют термины латинского происхождения. Используйте данный рисунок для справки, если вам понадобится понять расположение мозга на рисунках в этой книге

Гиппокамп и миндалина, расположенные в медиальных височных долях

Коронарное сечение

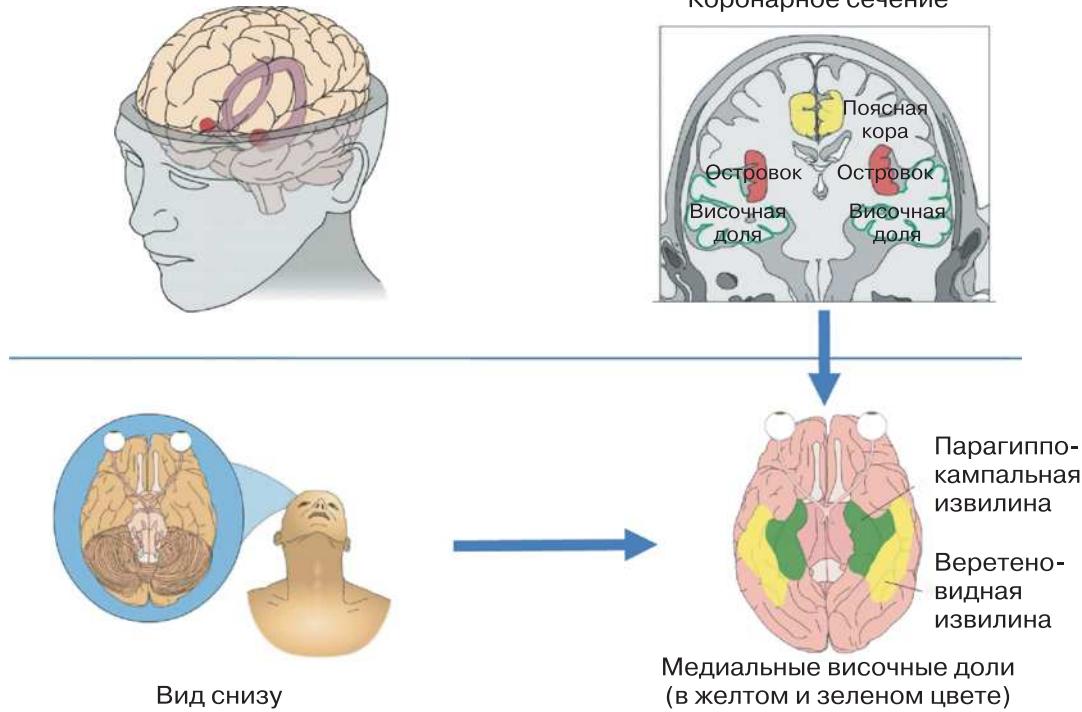
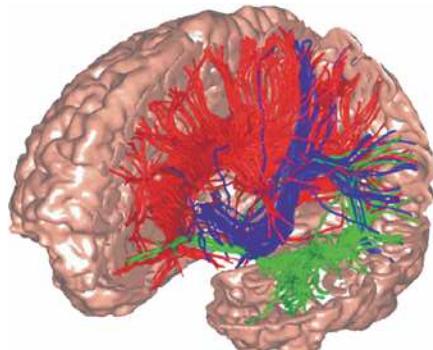


РИСУНОК 5. Снова обратите внимание на расположение мозга в голове и посмотрите, как два гиппокампа встроены внутрь каждой из двух височных долей. Вертикальный срез от уха к уху (коронарный) показывает гиппокамп только как маленькие окружные диски (красные). Если вы представите запрокинутую назад голову (внизу рисунка), вы можете увидеть медиальную височную долю (МВД), которая содержит два гиппокампа. Эти структуры чрезвычайно важны для эмоций, зрения и памяти



Тракты белого вещества соединяют
все части центральной нервной
системы – показаны в искусственных
цветах

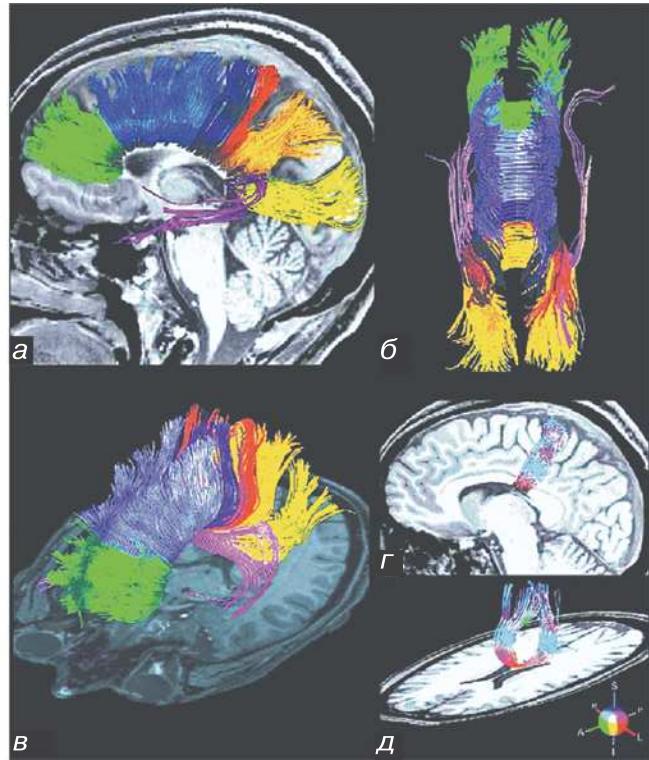
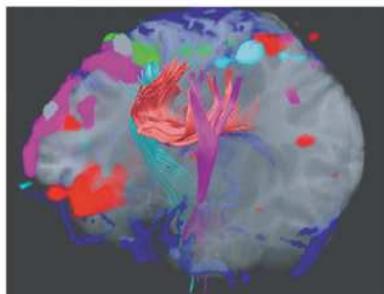
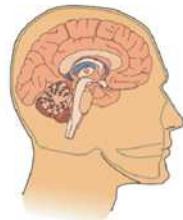
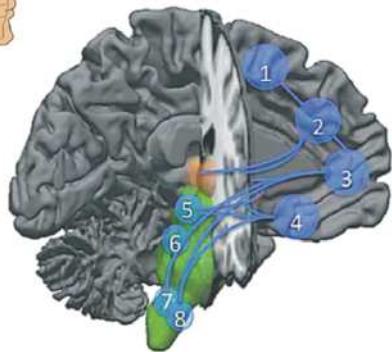


РИСУНОК 6. Вверху слева: проводящие тракты из белого вещества, как «фонтан» проводящих волокон, берут свое начало от таламуса. Другие проводящие пути идут во всех главных направлениях. Внизу и справа показаны *трактограммы*, специальные МРТ-изображения, которые показывают основные тракты между главными областями мозга. Почти все являются двусторонними. Источник: (вверху слева) Izhikevich and Edelman, 2008; (справа) Hofer and Frahm, 2006



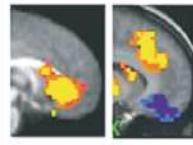
Схематическая иллюстрация «оси» медиальной префронтальной – ствола мозга



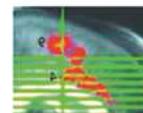
Автономная регуляция



Gianaros, рис. 3: вызванная стрессом активность коррелирует с параметрами кровяного давления (мета-анализ)

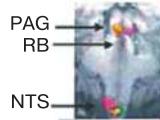


Wager, часть 1, рис. 5 и часть 2, рис. 3: ответ на социальную угрозу вызывает повышение частоты сердцебиения



Urry, рис. 3: увеличение регуляции эмоций коррелирует с автономными показателями когнитивной нагрузки

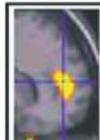
Автономная активность ствола мозга



Cechedetto, рис. 5: проба Вальсальвы



Wager, часть 2, рис. 5: социальная угроза



Ohira, рис. 3: связанное со стрессом повышение числа натуральных киллеров в плазме



O'Connor, рис. 1: ответ на вызывающие печаль слова коррелирует с повышением концентрации ИЛ-1 β



King, рис. 4: ответ на описание травмы коррелирует с уровнем АКТГ

Eisenberger, рис. 2: активность во время социального поведения коррелирует с эндотоксин-индуцированным ИЛ-6

РИСУНОК 7. Тело и мозг чрезвычайно тесно связаны. Вверху слева показан мозг с медиальной стороны (смотрит вправо), тесно взаимосвязанный с эндокринной (гормональной) системой, иммунной регуляцией и автономной регуляцией (сердце, легкие, желудок, кишечник и кровеносные сосуды). У человека нет произвольного контроля над этими функциями, в отличие от скелетной мускулатуры тела и головы. *Источник:* Lane and Wager, 2009

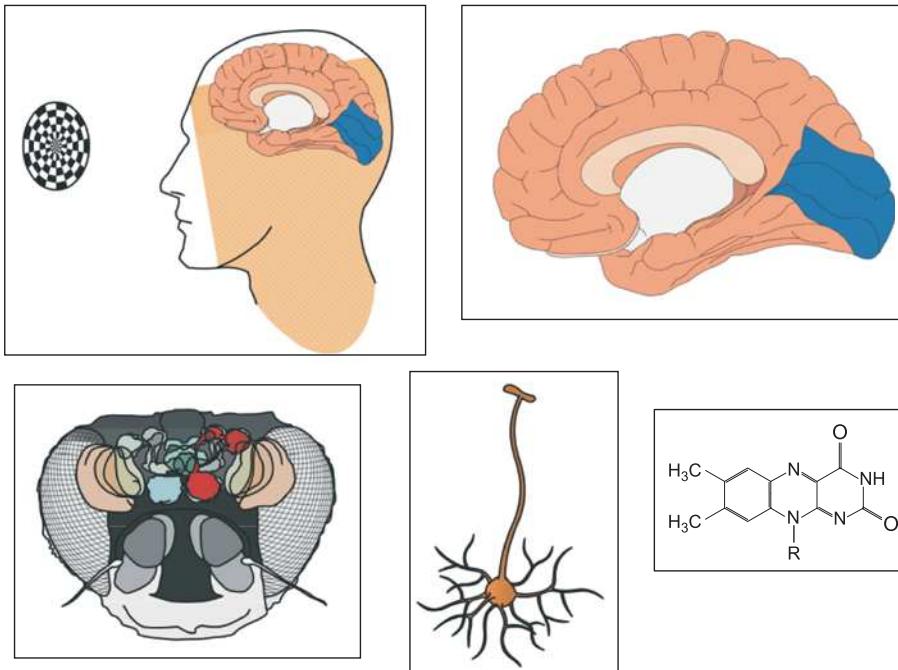


РИСУНОК 8. Более широкий вид. Вверху слева вы можете видеть человека, смотрящего на врачающийся зрительный стимул, который вызывает обширную активацию областей мозга, начиная с поля V1 (темно-синий). Поле V1, размером с банковскую карту, сложено внутрь затылочной доли. Внизу для сравнения показан мозг плодовой мушки, содержащий около 100 000 нейронов. Одиночный нейрон показан справа, а рядом с ним — одиночная органическая молекула аминокислоты (имеет аминогруппу (NH) и карбоксильную группу (COOH)). Все вершины в формуле обозначают атомы углерода. R — боковая цепь, которая может иметь разное строение. Все уровни анализа от молекулы до макроскопической анатомии жизненно важны. Все белки и многие нейромедиаторы включают аминокислоты

Минимальные системные требования определяются соответствующими требованиями программ Adobe Reader версии не ниже 11-й либо Adobe Digital Editions версии не ниже 4.5 для платформ Windows, Mac OS, Android и iOS; экран 10"

Учебное электронное издание

Серия: «Лучший зарубежный учебник»

МОЗГ, ПОЗНАНИЕ, РАЗУМ: ВВЕДЕНИЕ В КОГНИТИВНЫЕ НЕЙРОНАУКИ

В двух томах

Том 1

*Ведущий редактор канд. биол. наук *В. В. Гейдебрехт**

*Редактор канд. биол. наук *О. Б. Мацелепа**

*Художник *Н. А. Новак**

*Технический редактор *Е. В. Деникова**

*Компьютерная верстка: *В. А. Носенко**

Подписано к использованию 24.11.20.

Формат 145 × 220 мм

*Издательство «Лаборатория знаний»
125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3*

Телефон: (499) 157-5272

e-mail: info@pilotLZ.ru, <http://www.pilotLZ.ru>

Книга знакомит читателя:

- с современными методами визуализации мозга, позволяющими перейти на новый уровень наблюдения (в реальном времени) и изучения когнитивных механизмов и механизмов восприятия;
- с новейшими разработками в области молекулярных основ сознания;
- с результатами новых методов регистрации активности мозга, позволяющими утверждать, что мозговые ритмы несут информацию как о сознательных, так и о бессознательных процессах;
- с современными представлениями о строении префронтальной коры, на основании которых пересмотрена роль лобных долей, считавшихся непостижимыми.

Рассмотрены все возможные нарушения мозговой деятельности: от случаев повреждения памяти до возникновения слепого зрения, гемиагнозии, прозопагнозии и других расстройств зрительной системы.

Вы узнаете:

- почему люди иногда спонтанно начинают повторять движения за другим человеком и не могут остановиться;
- почему профессиональные музыканты иногда не в состоянии подавить желание петь во время игры на инструменте;
- как спортсмены и музыканты, используя сенсомоторные области коры головного мозга, осуществляют мысленные тренировки;
- почему ученые считают, что сознание сегодня является законной и разрешимой научной проблемой;
- как возникают эмоции и чем обусловлено наше социальное поведение.

Для студентов и специалистов по психологии, биологии, педагогике и медицине.