

Глава 1

ВВЕДЕНИЕ В ПОВЕДЕНЧЕСКУЮ НЕЙРОНАУКУ



В этой главе...

1.1. Основы поведенческой нейронауки

Цели исследования

Биологические основы поведенческой нейронауки

1.2. Естественный отбор и эволюция

Функционализм и наследование признаков

Эволюция большого мозга

1.3. Вопросы биоэтики в экспериментах над людьми и животными

Эксперименты на животных

Эксперименты с участием добровольцев

1.4. Перспективы нейронауки: профессиональный рост и стратегии развития

Профессиональный рост в нейронауке

Стратегии обучения



Цели изучения

- 1.1. Объяснить необходимость обобщения и редукции в исследованиях, проводимых в поведенческой нейронаке.
- 1.2. Описать вклад философов, физиологов и представителей других научных дисциплин в современную поведенческую нейронауку.
- 1.3. Обозначить роль естественного отбора в эволюции поведенческих признаков.
- 1.4. Выявить факторы, оказавшие влияние на эволюцию головного мозга человека.
- 1.5. Определить необходимость проведения исследований на животных в поведенческой нейронауке.
- 1.6. Обсудить этические аспекты в экспериментах с участием человека.
- 1.7. Определить профессиональные возможности в поведенческой нейронауке.
- 1.8. Описать эффективные стратегии обучения в поведенческой нейронауке.

Джерми — 53-летний юрист. В семилетнем возрасте во время игры в бейсбол у него случился инсульт. Хотя большинство инсультов возникает в пожилом возрасте, к сожалению, он может поразить любого, даже ребенка. Инсульт случается, когда какая-либо область головного мозга перестает снабжаться кровью и кислородом (подробнее об инсультах и расстройствах мозгового кровообращения вы можете прочитать в главе 15).

В результате повреждения левой стороны головного мозга Джерми полностью утратил чувствительность правой стороны тела и едва мог шевелить правой рукой или ногой. Сразу после инсульта ему удалось несколько восстановить свою работоспособность, и он научился ходить с помощью трости. Ему пришлось научиться писать левой рукой, поскольку совершать мелкие и точные движения правой рукой оказалась непосильной задачей. Ему так и не удалось полностью восстановить подвижность правой стороны тела, и, несмотря на достигнутый прогресс, он часто падал.

Спустя больше сорока лет после инсульта Джерми все еще падает примерно 150 раз за год, получая многочисленные травмы, в том числе переломы рук,

ступней и бедра. Непрерывные физические мучения Джереми на протяжении все этих лет заставили его искать новые способы лечения, которые помогли бы улучшить равновесие, координацию движений и мелкую моторику. Примечательно, что после всего двух недель, в течение которых он разрабатывал свою правую руку, и трех недель тренировок правой ноги его способность поддерживать равновесие тела улучшилась, и ему снова удалось написать свое имя правой рукой. В результате какого изменения в мозге Джереми произошло столь существенное улучшение его состояния?

Джереми прошел курс индуцированной ограничением двигательной терапии или “лечения движением, индуцированным ограничением”. Такое лечение еще называют терапией “принудительного использования”. Оно основано на предположении, что возникший в результате инсульта паралич обусловлен бездействием конечности и сокращением количества клеток мозга, задействованных в обеспечении движения этой конечности. В основе данного метода лечения лежат интенсивные физические тренировки пораженных участков тела с целью снова вовлечь мозг в определенную модель поведения.

Например, Джереми тратил по многу часов каждый день, пытаясь совершать различные движения пораженными параличом руками: брать карандаш, строить башню из кубиков или захватывать обычной бельевой прищепкой измерительную линейку. Чтобы заставить Джереми действовать более слабой правой рукой, врачи надевали на его левую руку боксерскую перчатку. Такие тренировки пораженных частей тела или разработка, интенсивность которых постепенно увеличивается, приводят к тому, что в головном мозге образуются новые нейронные связи, что создает возможность “заново обучиться” базовым функциям и процессам. Такой тип “перенастройки” головного мозга ученые связывают с его пластичностью или способностью со временем претерпевать определенные изменения. После многих часов интенсивных тренировок благодаря пластичности головного мозга Джереми смог восстановить значительную часть контроля над своими двигательными функциями, который он утрачивал на протяжении десятилетий, истекших с того времени, когда он в семилетнем возрасте перенес инсульт [490].

Практически до самого начала двадцать первого столетия большинство ученых полагали, что в головном мозге взрослого человека изменения невозможны. Ряд нейробиологов выдвинули новаторское предположение о том, что на самом деле клетки и связи в головном мозге взрослых людей довольно подвижны, или пластичны, и предприняли попытку изменить

устоявшиеся в течение столетия представления о деятельности головного мозга. Это было нелегко. Несмотря на полученные ими новые революционные результаты исследований, их взгляды подвергались ожесточенной критике на протяжении многих лет, а данные и используемые ими методы вызывали много вопросов. Однако со временем доказательств становилось все больше, и даже самые непримиримые критики были вынуждены признать свою неправоту и согласиться с тем, что в головном мозге взрослых людей происходят нейронные изменения, в том числе появляются новые клетки в некоторых областях мозга.

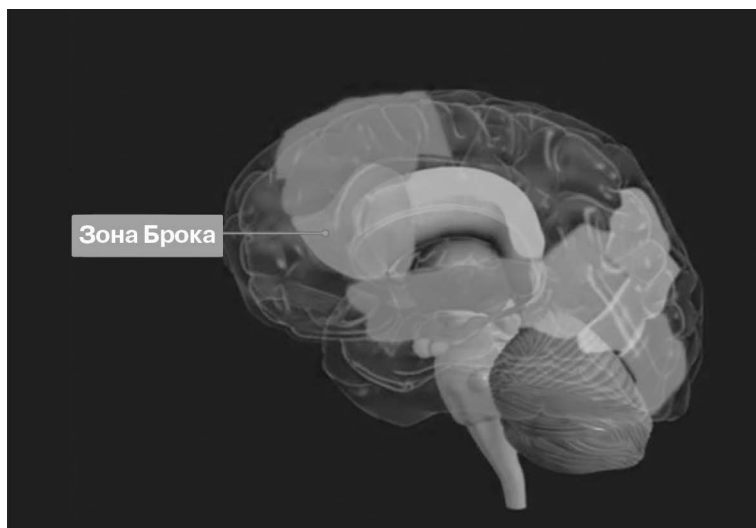
Сейчас точно известно, что в головном мозге взрослого человека между клетками, называемыми **нейронами**, на протяжении всей жизни образуются связи. Изменение представлений о деятельности головного мозга было встречено с оптимизмом и воодушевлением. С учетом этих данных были разработаны новые методы лечения черепно-мозговых травм и психических расстройств. И теперь ежегодно появляются десятки новых открытий в **нейрогенезе**, или образования новых нейронов.

Этот рассказ об изменении наших представлений о деятельности головного мозга и потенциальных преимуществах, которые дают нам эти знания, иллюстрирует многие важные моменты, с которыми вы столкнетесь при чтении этой книги. Поведенческая нейронаука — динамичная и непрерывно изменяющаяся область научного знания. Изучая эту книгу, принимайте во внимание не только изложенные в ней сведения, но и процесс их получения. Обратите внимание на то, как много выдающихся ученых занимается исследованиями в этой области, сколько всего предстоит нам узнать о мозге и нервной деятельности человека и какие восхитительные возможности могут в результате открыться перед нами.

Последний (и, возможно, самый неприступный) рубеж, который предстоит преодолеть в этом мире, находится внутри каждого из нас. Нервная система человека позволяет осуществлять все наши способности делать, узнавать и приобретать опыт. Она невероятно сложно устроена, а задача ее изучения и понимания представляется поистине грандиозной по сравнению с другими исследованиями, которыми занимался человек.

1.1. Основы поведенческой нейронауки

Прежнее название поведенческой нейронауки — *физиологическая психология* — иногда можно услышать и в наши дни. Первый учебник по психологии, написанный Вильгельмом Вундтом в конце XIX века, назывался



На рисунке представлен так называемый *центр Брока* — область головного мозга, обеспечивающая моторную организацию речи. Она была открыта благодаря новейшим исследованиям функций головного мозга, описанных в этой главе

Основы физиологической психологии. Наблюдающийся в последние годы резкий рост объема информации в экспериментальной биологии, химии, этологии (науки, изучающей поведение животных), психологии, информатике и в других науках способствовал возникновению многогранной междисциплинарной науки, получившей название *поведенческой нейронауки*. Осознание учеными факта, что основной функцией нервной системы является поведение, также помогло рождению этой новой отрасли научного знания.

Мы спрашиваем наших студентов, в чем, по их мнению, заключается главная функция мозга? В ответ нередко слышим следующее: «мышление», «логичное рассуждение», «восприятие» или «запоминание чего-либо». Нервная система действительно выполняет все эти функции, но они лишь поддерживают выполнение основной: управления движением. (Обратите внимание, что под движением мы подразумеваем также речь и другие формы коммуникации, являющиеся важными категориями поведения человека.) Базовой функцией восприятия является информирование нас о происходящем в окружающей среде, в результате наше поведение будет направлено на адаптацию к ней и целесообразность. Восприятие без способности действовать было бы бесполезным. Когда у человека развились способности к восприятию, появилась возможность использовать их для целей, не ограничивающихся лишь управлением поведением. Например,

мы можем любоваться красивым закатом солнца или наслаждаться замечательным произведением искусства; при этом наше восприятие не заставляет нас выполнять какие-то определенные действия. Процесс мышления также очень часто происходит без какого-либо явного проявления нашего поведения. В то же время *способность к мышлению* возникла благодаря тому, что это позволяет нам реализовывать сложные поведенческие схемы в целях самосохранения. Воспоминания о событиях, произошедших с нами в прошлом, могут быть приятным времяпрепровождением, но способность к обучению и запоминанию выработалась именно потому, что она позволяла нашим предкам извлекать пользу из прошлого опыта и совершать полезные для них действия.

Активно развивающаяся в наши дни поведенческая нейронаука как наука основана учеными, которым удалось объединить методы экспериментальной психологии и физиологии и применить их для решения проблем, интересующих исследователей в разных областях естествознания.

Исследования в нейронауке охватывают вопросы, касающиеся процессов восприятия, управления движением, сна и бодрствования, репродуктивного, пищевого и эмоционального поведения, обучения и речи. В последние годы мы приступили к изучению таких патологических состояний человека, как злоупотребление наркотиками или алкоголем, а также неврологических и психических расстройств. Эти темы обсуждаются в последующих главах книги.

Цели исследования

1.1. Объяснить суть обобщения и редукции в исследованиях, проводимых в поведенческой нейронауке.

Основной задачей каждого исследователя является объяснение изучаемого им явления. Но что мы подразумеваем под *объяснением*? Научное объяснение может принимать две формы: обобщения и редукции. Под **обобщением** мы понимаем выделение общих закономерностей из результатов множества проведенных экспериментов. А **редукция** означает объяснение сложного явления при помощи более простых терминов и понятий.

Задача поведенческого нейробиолога состоит в объяснении биологических причин поведения путем изучения регулирующих это поведение физиологических процессов. Однако ученый не может быть просто редукционистом, поскольку мало лишь наблюдать за поведенческими реакциями и сопоставлять их с происходящими в это же время физиологическими

событиями. Также мы должны понимать функцию того или иного поведения. Например, мыши, подобно многим другим млекопитающим, часто строят гнезда. Наблюдения за их поведением показывают, что мыши будут строить гнезда при двух условиях: при низкой температуре воздуха и когда мышь беременна. Если мышь не беременна, она будет строить гнездо лишь при низкой температуре воздуха, тогда как беременная мышь будет строить гнездо при любой температуре воздуха. Другими словами, одинаковое поведение животного обусловлено разными причинами. На самом деле гнездостроительное поведение контролируется двумя разными физиологическими механизмами. Строительство гнезда может рассматриваться как поведение, связанное с процессом терморегуляции, или же может изучаться в контексте родительского поведения. Хотя движения, совершаемые мышью при строительстве гнезда, в обоих случаях контролируются одинаковыми мозговыми механизмами, сами механизмы активируются разными участками головного мозга. Один из них получает информацию от терморцепторов тела, а на другой оказывают влияние гормоны, вырабатывающиеся во время беременности.

Иногда физиологические механизмы позволяют объяснить такие психологические процессы, как речь, память или настроение. Например, повреждение определенной области головного мозга может вызвать очень специфические нарушения речевых способностей человека. Изучив природу таких нарушений, можно предположить, как устроены эти способности. Когда повреждение затрагивает область головного мозга, отвечающую за восприятие речи, у человека также возникают дефекты произношения. Из этого следует, что способности к распознаванию сказанных слов и их произношению обусловлены связанными между собой мозговыми механизмами. Повреждение другой области головного мозга может вызвать сильные затруднения при чтении вслух незнакомых слов, но не нарушает способность этого человека читать знакомые слова. Это значит, что понимание прочитанного происходит двумя способами, один из которых связан с восприятием речи, а другой главным образом определяется визуальным распознаванием целых слов.

На практике поведенческие нейробиологи используют обе формы объяснения — и обобщение, и редукцию. Полученные знания, касающиеся психологических обобщений о поведении и физиологических механизмов, способствуют появлению идей для проведения новых экспериментов. Таким образом, настоящий ученый в поведенческой нейронауке должен быть специалистом не только в поведении, но и в физиологии.

Биологические основы поведенческой нейронауки

1.2. Описать вклад философов, физиологов и представителей других научных дисциплин в современную поведенческую нейронауку.

С древности люди верили, что они обладают чем-то неосязаемым — разумом, душой или духом. Каждый из нас обладает также физическим телом, снабженным мышцами, позволяющими передвигаться, и органами чувств, такими как глаза и уши, которые воспринимают информацию об окружающем мире. Центральная роль в нашем организме отведена нервной системе, которая получает информацию от органов чувств и управляет движениями мышц. Но какую роль играет разум? Может быть, он *управляет* нервной системой или же является ее *частью*? Представляет ли он собой что-то физическое и материальное, как все остальное в нашем теле, или это дух, который всегда будет невидимым и неосязаемым?

Уже несколько столетий философы пытаются решить *проблему души и тела* (так исторически называется эта загадка), и только совсем недавно ученые подключились к разгадке этой тайны. Большинство людей делятся на сторонников дуализма или монизма. Приверженцы **дуализма** убеждены в двойственной природе реальности. Разум (душа) и тело отделены друг от друга; тело состоит из обычной материи, а душа — некая нематериальная субстанция. **Монизм** — философское учение, согласно которому все во Вселенной состоит из материи и энергии, а разум является продуктом деятельности нервной системы. Простые размышления о природе разума вряд ли способны приблизить нас к установлению истины. Если бы загадку души и тела можно было разгадать путем простых размышлений, философы давно бы это сделали. С другой стороны, поведенческие нейробиологи используют эмпирические и монистические подходы к изучению природы человека. Большинство ученых придерживается такой точки зрения: как только механизмы работы человеческого тела, и в особенности нервной системы, будут раскрыты, проблема отношения души и тела также будет решена. Будут установлены механизмы восприятия, мышления, запоминания, поведения и даже объяснена природа нашего самосознания.

В этом разделе мы рассмотрим ряд важных открытий прошлого, внесших вклад в развитие современной поведенческой нейронауки.

Древний мир

Изучать физиологию поведения (или размышлять о ней) начали еще во времена античности. Найденный археологами свиток папируса, датированный примерно 1700 годом до н.э., содержит врачебные записи о травмах головы и самые ранние из обнаруженных к настоящему времени описания головного мозга, спинномозговой жидкости, мягких мозговых оболочек и черепа [565].

Поскольку движения сердца необходимы для жизни, а эмоции заставляют сердце биться сильнее, в культурах древнего Египта, Индии и Китая считалось, что именно сердце является средоточием мысли и эмоций. Древние греки тоже так считали, но Гиппократ (460–370 гг. до н.э.) пришел к выводу, что роль такого центра следует приписать головному мозгу.

Не все древнегреческие философы и ученые были согласны с Гиппократом. В частности, Аристотель, который считал, что мозг призван охлаждать эмоции и сердечные страсти. В то же время Гален (130–200 гг. н.э., рис. 1.1), глубоко почитавший Аристотеля, так много размышлял о мозге, что решил провести вскрытие и изучить мозг быка, овцы, поросенка, кошки, собаки, куницы, мартышки и даже человекообразной обезьяны [574]. В результате он пришел к выводу, что теория Аристотеля о том, что мозг “был создан для охлаждения и восстановления умеренной температуры”, “совершенно бессмысленна”. Гален писал: “При таком предположении природа, вместо того чтобы помещать его так далеко от сердца...по крайней мере, поместила бы его в грудной клетке, но не прикрепила бы к головному мозгу начала всех органов чувств. Если бы даже она допустила столь большую небрежность, удалив его от сердца, то ей, во всяком случае, не было никакой необходимости соединять с ним чувства”.¹

XVII век

Философы и физиологи XVII века внесли большой вклад в развитие поведенческой нейронауки. Размышления французского философа Рене Декарта о роли разума и мозга в управлении поведением могут служить отправной точкой современной поведенческой нейронауки. Согласно его мировоззрению, животные — это механические устройства, поведение которых управляется некими внешними стимулами. Его представления о человеческом теле также были механистические. Декарт заметил, что некоторые движения наше тело совершает автоматически и непроизвольно. Например, коснувшись раскаленного предмета, человек немедленно отдернет

¹ Клавдий Гален, “О назначении частей человеческого тела”, т. 1, книга 8 “О голове, мозге и органах чувств”. Пер. с древнегреч. проф. С. П. Кондратьева, под ред. В. Н. Терновского.

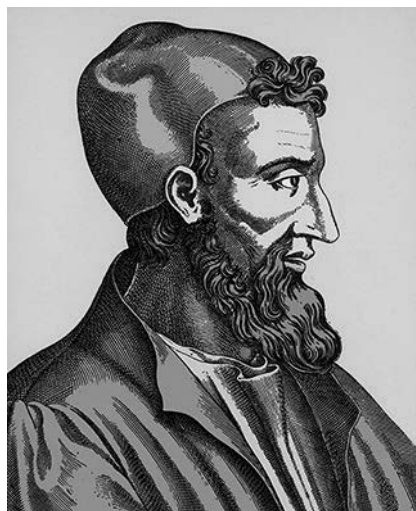


Рис. 1.1. Гален (130–200 гг. н.э.)

руку. Реакции, подобные этой, не требуют участия разума — они происходят автоматически. Декарт назвал эти действия **рефлексами** (рис. 1.2).

Подобно большинству философов своего времени, Декарт был дуалистом и полагал, что каждый человек обладает разумом — уникальным человеческим свойством, которое не подчиняется законам природы. Но в отличие от своих предшественников, он первый отметил одну очень важную вещь, а именно существование связи между разумом человека и его истинным физическимместищем — мозгом. Декарт полагал, что разум управляет движениями тела, которое в свою

очередь обеспечивает мозг информацией о том, что происходит в окружающей среде. В частности, Декарт выдвинул гипотезу о том, что такое взаимодействие происходит в шишковидном теле (эпифизе), небольшом образовании, расположенном по срединной плоскости глубоко под полушариями головного мозга. Он обратил внимание на расположенные в головном мозге полые камеры (*желудочки*) и предположил, что заполняющая их жидкость находится под давлением. Когда разум решил, что нужно выполнить то или иное действие, он наклоняет шишковидное тело в определенном направлении (подобно маленькому джойстику), заставляя жидкость (“животных духов”) течь из мозга к соответствующим нервам. Под воздействием этой жидкости мышцы раздуваются, изменяя свою форму, и выполняют те или иные движения.

Однако естествоиспытателям понадобилось не так уж много времени для опровержения гипотезы Декарта о мозге, использующем жидкость под давлением для управления движением. Итальянский врач, физиолог и физик Луиджи Гальвани в опытах на лягушках обнаружил, что в результате электрической стимуляции бедренных нервов препарированного животного происходит немедленное сокращение мышц, соединенных с этими нервами. Ученого и его помощников заинтересовал тот факт, что сокращения возникало даже когда нерв и мышцы были отделены от остальной части тела, т.е. способности мышц к сокращению, а нервов к передаче сигнала являются свойствами самих этих тканей. Таким образом, мозг вовсе

не “накачивает” мышцы, направляя к ним через нервы жидкость под давлением. Опыты Гальвани подтолкнули других ученых к изучению природы передаваемых нервами сигналов и механизмов сокращения мышц. Результаты этих исследований привели к накоплению знаний и заложили основы поведенческой физиологии как науки.

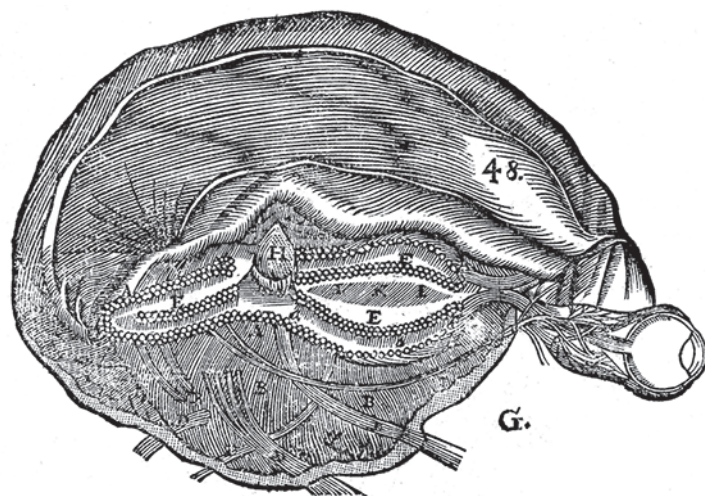


Рис. 1.2. Модель Декарта. Декарт считал, что “душа” (или то, что сейчас мы называем разумом) управляет движениями мышц, воздействуя на шишковидное тело. Согласно его теории глаза отсылают зрительную информацию в мозг, где она анализируется душой. Если душа решает действовать, она поворачивает или наклоняет шишковидное тело (обозначенное на рисунке буквой Н) в ту или иную сторону, и жидкость (“животные духи”) под давлением по нервам направляется к соответствующим мышцам

XIX век

Одной из самых значимых фигур, внесших вклад в развитие экспериментальной физиологии, был немецкий ученый Иоганн Петер Мюллер. До него большинство ученых-естествоиспытателей ограничивались в своей работе простыми наблюдениями и их систематизацией. Понимая большую важность этих видов научной деятельности, Мюллер все же настаивал на том, что успехов в понимании процессов, происходящих в теле, можно добиться только экспериментальным путем. Для этого необходимо извлекать органы у животных и изучать их реакцию на те или иные химические вещества или изменения окружающей среды. Главный вклад

Мюллера в развитие поведенческой физиологии заключается в разработанном им **учении о специфических нервных энергиях**. В ходе экспериментов ученый обнаружил: несмотря на то что все нервы имеют общий способ передачи сигналов — электрический импульс, мы по-разному воспринимаем сигналы от разных нервов. Например, сигналы, передаваемые зрительными нервами, вызывают ощущения в виде определенных зрительных образов, а сигналы от слуховых нервов — ощущения звуков. Каким же образом от одинакового базового сигнала возникают разные ощущения?

Ответ заключается в том, что эти сигналы возникают в разных каналах. Область головного мозга, принимающая послания от зрительных нервов, воспринимает это как зрительную стимуляцию, даже если эти нервы в действительности стимулируются механическим способом. (Например, когда мы трем глаза, то видим вспышки света.)

Таким образом, поскольку разные участки головного мозга принимают сигналы от разных нервов, значит, он разделен на области, каждая из которых выполняет определенную функцию.

Твердая убежденность Мюллера в необходимости проведения экспериментов и логические выводы, изложенные в его учении о специфических нервных энергиях, подготовили почву для проведения исследований непосредственно на головном мозге. Французский ученый-физиолог, врач Пьер Флуранс проводил опыты, удаляя различные части мозга животных и наблюдая за их поведением, т.е. применял метод **экспериментального удаления**. Отмечая, какой способности лишилось подопытное животное, Флуранс определял функцию отсутствующей части мозга. В результате им были открыты участки мозга, управляющие частотой сердечных сокращений и дыханием, целенаправленными движениями, а также зрительными и слуховыми рефлексам.

Вскоре после проведения Флурансом своих экспериментов французский хирург Поль Брока применил метод экспериментального удаления участков к мозгу человека. Конечно же, он специально не удалял части мозга у людей, чтобы определить их назначение, а наблюдал за поведением людей, чей мозг был поврежден в результате инсульта. В 1861 г. он провел вскрытие мозга умершего человека, лишившегося в результате инсульта способности говорить, и пришел к выводу, что участок коры головного мозга, находящийся в передней части левого полушария, осуществляет функцию речи. Эта область мозга названа зоной (центром) Брока (рис. 1.3). Вскоре результаты исследований других ученых подтвердили выводы, сделанные Полем Брока. Из главы 14 вы узнаете, что управление речью не со-

средоточено в одной области, а обеспечивается слаженной работой целого ряда зон коры головного мозга. Несомненно, метод экспериментального удаления одинаково важен для понимания деятельности головного мозга человека и лабораторных животных. Как указано выше, Луиджи Гальвани использовал электрические явления для демонстрации наличия в мышцах источника энергии, обеспечивающего их сокращения. В 1870 г. немецкие физиологи Густав Фрич и Эдуард Гитциг в опытах по электрической стимуляции подавали слабый ток на открытую поверхность головного мозга собаки и обнаружили, что стимуляция различных участков определенной области мозга вызывает сокращение определенных мышц на противоположной стороне тела животного. Сейчас эта область мозга называется *первичной моторной корой*, а расположенные здесь нейроны напрямую взаимодействуют с нейронами, вызывающими мышечные сокращения. Нам также известно, что другие области головного мозга взаимодействуют с первичной моторной корой и, следовательно, управляют поведением. Например, зона Брока посредством участка первичной моторной коры контролирует и управляет мышцами губ, языка и гортани, и мы можем говорить.



Рис. 1.3. Центр Брока. Эта область головного мозга названа в честь французского хирурга Поля Брока, который обнаружил, что повреждение какой-либо части левой стороны головного мозга нарушало способность человека говорить

Немецкий физик и физиолог Герман фон Гельмгольц вывел математическую формулу закона сохранения энергии, изобрел прибор для исследования сетчатки глаза — офтальмоскоп, способствовал признанию теории

цветового зрения и цветовой слепоты (трехкомпонентной теории цветового зрения); занимался исследованиями слуха, восприятия музыки и других физиологических процессов, происходящих в организме. Гельмгольц первым предпринял попытку измерить скорость распространения нервного импульса. Ранее ученые полагали, что передача импульсов по нервам аналогична передаче электрического тока по проводам, и его скорость приблизительно равна скорости света. Однако Гельмгольц установил, что она значительно ниже и составляет лишь около 27,4 м/с. Эти исследования показали, что нервная проводимость является чем-то большим, чем просто передача электрических сигналов, о чем вы узнаете в главе 2.

Чешский биолог и физиолог Ян Пуркинье занимался изучением центральной и периферической нервной системы. Открытые им волокна Пуркинье — нервные окончания в миокарде, контролирующие сокращения сердца. Он также исследовал нейроны головного мозга, описал клетки Пуркинье в мозжечке и проводил исследования зрительной системы. Интересно, что он также был первым, кто описал индивидуальность отпечатков пальцев.

В конце XIX века испанский ученый, гистолог Сантьяго Рамон-и-Кахаль использовал окрашивание по методу Гольджи (подробнее — в главе 5) для изучения отдельных нейронов головного мозга. Отображая увиденное под микроскопом в рисунках, он впервые детально изобразил структуру и организацию нейронов головного, спинного мозга и сетчатки. Ученый высказал предположение, что нервная система состоит из миллиардов дискретных, независимых нейронов. В то же время сам Камилло Гольджи придерживался бытовавшего в то время мнения, что она представляет собой некую непрерывную (или диффузную) сеть. Несмотря на противоположность своих взглядов, в 1906 г. оба ученых разделили Нобелевскую премию по физиологии и медицине “в знак признания заслуг в исследованиях структуры нервной системы”.

Современные исследования

В XX веке для исследований в экспериментальной физиологии были изобретены многие важные устройства и разработаны новые методы, в частности усилители слабых электрических сигналов, методы анализа нейрохимических изменений внутри клеток и между ними, а также гистологические методы визуализации клеток и их составляющих. Эти и многие другие важные достижения подробно обсуждаются в последующих главах.

Итак, основные достижения нейронаук в XX веке включают целый ряд открытий, начиная с используемых нейронами электрических и химиче-

ских сигналов и заканчивая нейронными цепями и структурами головного мозга, задействованными в разных моделях поведения. Среди них можно выделить, например, зеркальную нейронную систему, координирующую социальное поведение (см. главу 8). Разработаны новые подходы к лечению таких психических расстройств, как депрессия и шизофрения, основанные на изучении функций головного мозга.

Уже в XXI веке мы стали свидетелями нескольких важных достижений и открытий. По мере накопления большого объема данных о структуре и функциях головного мозга, в последние годы появилось множество открытий, касающихся проводящих путей и нейронных цепей. Например, в 2014 г. Джон О'Кифи и супруги Мэй-Бритт и Эдвард Мозер были удостоены Нобелевской премии в физиологии и медицине за “за открытие клеток навигационной системы мозга”, которую часто называют *системой глобального позиционирования мозга, или внутренней GPS*. Эта система обеспечивает ориентацию человека в пространстве. Разработаны новейшие технологии глубокой стимуляции головного мозга для лечения тяжелой депрессии и болезни Паркинсона (см. главы 15 и 16). Развитие оптогенетики дало исследователям возможность избирательно активировать одиночные нейроны с использованием света и наблюдать изменения в поведении (см. главу 5).

С целью дальнейшего развития поведенческой нейронауки как междисциплинарной отрасли запущены научные программы для объединения достижений биологов, химиков, инженеров, психологов, физиологов и других специалистов, работающих в этой области. Одним из таких амбициозных проектов является Европейская программа изучения мозга (European Human Brain Project), задача которой состоит в изучении головного мозга человека и создании его компьютерной модели. Проект BRAIN (Brain Research Through Advancing Innovative Neurotechnologies — “Изучение мозга путем развития инновационных нейротехнологий”), начатый в США, направлен на изучение работы мозга и лучшего понимания таких болезней, как эпилепсия и болезнь Альцгеймера. Таким образом, истоки и будущее поведенческой нейронауки лежат в плоскости междисциплинарных исследований.

Разнообразие нейронаука

Нейронаука — разноплановая междисциплинарная область, исследованиями в которой занимаются ученые во всем мире. Основанное в 1969 г. Нейробиологическое общество, насчитывавшее тогда 500 членов, стало профессиональным объединением ученых и врачей, занимающихся исследованиями головного мозга и нервной системы. Сейчас членами этой

международной организации являются 40 тыс. ученых, представляющих 90 стран мира. Просматривая список лауреатов Нобелевской премии (табл. 1.1) в нейронауке, вы увидите там представителей разных стран.

Таблица 1.1. Нобелевские премии за выдающиеся исследования в нейронауке

Год	Получатели (страна)	Область исследований
1906	Камилло Гольджи (Италия) и Сантьяго Рамон-и-Кахаль (Испания)	Структура нервной системы
1963	Сэр Джон Кэрью Экклс (Австралия), сэр Алан Ллойд Ходжкин (Великобритания) и сэр Эндрю Филдинг Хаксли (Великобритания)	Ионные механизмы возбуждения и торможения в периферических и центральных участках нервных клеток
1970	Джулиус Аксельрод (США), сэр Бернард Кац (Германия, США) и Ульф Сванте фон Эйлер (Швеция)	Нейромедиаторы
1981	Дэвид Хьюбел (Канада), Торстен Визель (Швеция, США) и Роджер Сперри (США)	Функции нервной системы
2000	Арвид Карлссон (Швеция), Пол Грингард и Эрик Кандель (США)	Нейронная коммуникация
2014	Джон О'Кифи (США, Великобритания), Эдвард И. Мозер (Норвегия) и Мей-Бритт Мозер (Норвегия)	Система пространственного позиционирования мозга

Обзор раздела

Основы поведенческой нейронауки

Цель 1.1. Объяснить суть обобщения и редукции в исследованиях, проводимых в поведенческой нейронауке.

Для объяснения результатов исследований в поведенческой нейронауке используется обобщение и редукция. Обобщение выявляет общие закономерности поведения, а редукция нужна для объяснения сложных явлений посредством более простых.

Цель 1.2. Описать вклад философов, физиологов и представителей других научных дисциплин в современную поведенческую нейронауку.

Ученые древности расходились во взглядах относительно роли головного мозга в поведении человека. Французский философ Декарт описал рефлекс, но полагал,

что поведение является результатом действия жидкости под давлением, заставляющей мышцы сокращаться. Мюллер выдвинул доктрину особых нервных энергий; Флуранс и Брока изучали функции разных областей головного мозга, используя метод экспериментального удаления его участков. Передачу электрических сигналов по нервам обнаружил Гальвани, а фон Гельмгольц уточнил, что коммуникация между нервными клетками происходит при помощи химических сигналов. Пуркинье и Сантьяго Рамон-и-Кахаль изучали структуры и функции нейронов разных участков мозга.

Вопрос для размышления

Предполагается, что несколько исследовательских программ, например проект ВАР (Brain Activity Map — “Карта активности мозга”) и Европейская программа изучения мозга, позиционируют себя как будущее поведенческой нейронауки. Составьте сообщение с предсказанием будущих исследований в поведенческой нейронауке и возможных открытий, сделанных на их основании, и отправьте его электронной почтой кому-нибудь из своих друзей.

1.2. Естественный отбор и эволюция

Следуя традиции Мюллера и фон Гельмгольца, другие биологи продолжали наблюдать, классифицировать и анализировать то, что они наблюдали. Некоторые из них пришли к ценным заключениям. Самым выдающимся из этих ученых был Чарльз Дарвин (рис. 1.4). Он сформулировал основные принципы *естественного отбора и эволюции*, что произвело настоящую революцию в биологии.

Функционализм и наследование признаков

1.3. Обозначить роль естественного отбора в эволюции поведенческих признаков.

Дарвин в своей теории утверждал, что все особенности организма — его структура, окраска и поведение — имеют определенное функциональное значение. Например, сильные когти и острый клюв позволяют орлу схватить и съесть добычу. Поедающие зеленые листья гусеницы сами окрашены в зеленый цвет, что делает их невидимыми для птиц на таком фоне. Мышь строит гнезда, которые согревают и защищают ее потомство. Само поведение не наследуется, а наследуется определенная структура — головной мозг, которая и определяет поведение. Таким образом, теория Дарвина дала толчок развитию **функционализма**, т.е. представления о том,

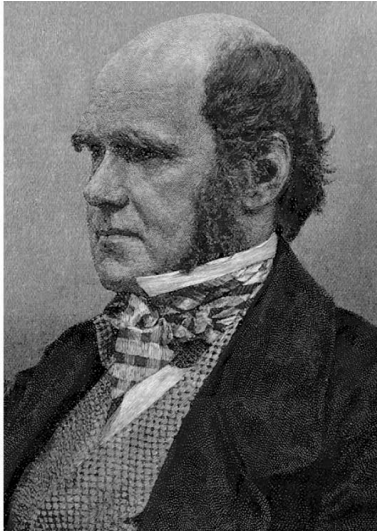


Рис. 1.4. Чарльз Дарвин (1809–1882). Теория эволюции Дарвина произвела революционный переворот в биологии и оказала значительное влияние на развитие психологии. (Источник: Архив Галереи изобразительных искусств NorthWind, Нью-Йорк)

что те или иные признаки живых существ выполняют полезные для организма функции. Следовательно, чтобы понять физиологические основы тех или иных моделей поведения, мы должны сначала выяснить, какую роль играет каждая из них. Другими словами, мы должны отследить естественный ход развития того или иного вида, и в этом контексте можно будет понять данный тип поведения.

Чтобы понять устройство так сложно организованной нервной системы, необходимо выяснить, в чем состоят ее функции. Ныне существующие организмы являются результатом долгой серии изменений, обусловленных генетической изменчивостью. Поэтому мы не можем утверждать, что все физиологические механизмы живых существ имеют какую-то *цель*. Но все они выполняют ту или иную функцию, которую и нужно пытаться определить. Например, передние конечности (рис. 1.5) разных

видов млекопитающих приспособлены к выполнению разных функций. В структурах головного мозга также имеет место адаптация. Например, у самцов певчих птиц (в частности, белоголовой овсянки) высокоразвиты следующие зоны головного мозга — *крепкое ядро архистриатума*, *высший вокальный центр* и *зона X*, которые отличаются от соответствующих зон у некоторых близких сородичей этих птиц, не относящихся к числу певчих.

Благодаря этим уникальным структурам в головном мозге певчих птиц, которые принято называть *ядрами*, пернатые запоминают и воспроизводят мелодичное пение в ответ на сложные социальные и экологические стимулы. Функция певческого поведения самцов у этих видов птиц заключается в привлечении внимания самок и отпугивании соперников. У непевчих птиц такие ядра в головном мозге отсутствуют, а соответственно, отсутствуют и связанные с ними функции [126]. Среди видов певчих птиц, у которых поют только самцы, именно у них обнаружены более крупные “песенные” ядра по сравнению с самками. У видов, в которых поют и самцы, и самки, разница в размерах этих ядер отсутствует [225].

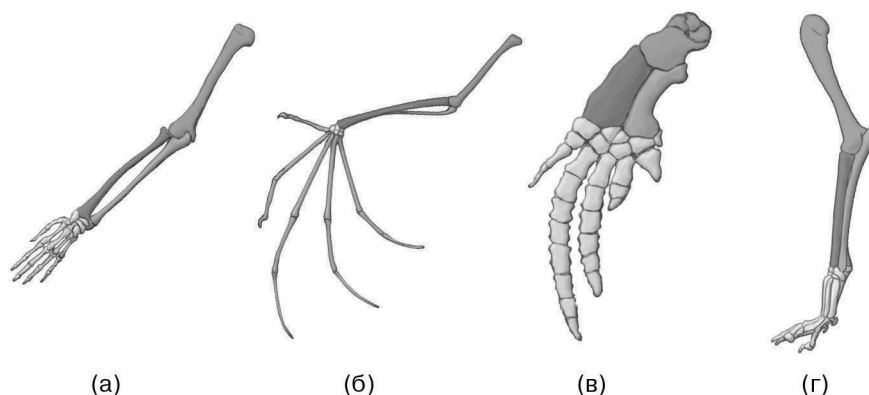


Рис. 1.5. Кости передних конечностей. На этом рисунке представлены кости (а) человека, (б) летучей мыши, (в) кита и (г) собаки. В процессе естественного отбора произошло приспособление структуры костей к выполнению соответствующих функций

Дарвин сформулировал свою теорию эволюции для объяснения способов приобретения видами своих адаптивных свойств. Краеугольным камнем этой теории является принцип **естественного отбора**. Дарвин обратил внимание на то, что не все представители того или иного вида идентичны, и что некоторые из имеющихся у них отличий наследуются потомством. Если некоторые специфические черты особи позволяют ей размножаться более успешно, то какая-то часть ее потомства наследует эти благоприятные свойства, которые в свою очередь передаются следующему потомству. В результате эти благоприятные свойства станут преобладать в популяции данного вида. Наблюдая за разведением животных, Дарвин заметил, что фермеры выводят новые породы скота, обладающие определенными признаками, путем спаривания только тех животных, которым были присущи желаемые признаки. Если *искусственный отбор*, управляемый заводчиками, позволяет получить так много пород собак, кошек и домашнего скота, то, возможно, *естественный отбор* является подлинной причиной появления разных видов.

В случае естественного отбора именно природная среда (а не целенаправленные действия заводчика) сформировала процесс эволюции.

Дарвину и его коллегам-ученым в то время не было известно о механизме естественного отбора. Фактически основы молекулярной генетики были заложены лишь к середине двадцатого столетия. Вкратце этот процесс происходит следующим образом. Каждый размножающийся половым путем многоклеточный организм состоит из большого количества клеток,

каждая из которых содержит хромосомы. Хромосомы — это крупные сложные клеточные структуры, несущие информацию о белках, в которых нуждается клетка для роста и реализации своих функций. По сути, в хромосомах записаны “программы” построения (или эмбриологического развития) конкретного члена определенного вида. Если программа изменена, рождается иной организм.

Путем мутаций программа действительно время от времени меняется. **Мутации** — это случайные изменения в хромосомах сперматозоидов или яйцеклеток, в результате слияния которых начинает развиваться новый организм. Например, случайная мутация в половых клетках животного может сказаться на потомстве этого животного. Большинство мутаций приносит вред: потомство либо не выживает, либо остается в живых, но страдает тем или иным дефектом. Однако небольшой процент мутаций оказывается полезным и обеспечивает **селективное преимущество** организму, который обладает ими. Другими словами, такое животное оказывается более жизнеспособным, чем другие представители данного вида, что позволяет ему дольше размножаться и, следовательно, передавать свои хромосомы собственному потомству. Многие из приобретенных свойств могут обеспечить селективное преимущество. Среди них можно выделить: сопротивляемость к тем или иным заболеваниям, способность усваивать новые виды пищи, наличие более эффективных орудий защиты или способов добычи пропитания и даже более привлекательный внешний вид для завоевания расположения со стороны противоположного пола (в конце концов, чтобы передавать потомству полезные хромосомы, животное должно размножаться).

В результате мутаций изменяются физические свойства клеток, поскольку хромосомы кодируют белки, из которых состоит клетка или которые принимают участие в происходящих в ней биохимических процессах. *Последствия* этих физических изменений можно обнаружить и в поведении животного. Другими словами, естественный отбор может косвенно сказаться на его поведении. Если, например, определенная мутация приводит к изменениям в головном мозге, которые заставляют мелких животных изменить поведение и замереть в ответ на незнакомый ранее раздражитель, то это животное с большей долей вероятности останется незамеченным и спасется от находящегося поблизости хищника. Эта новая приобретенная способность повышает вероятность выживания и производства потомства, а значит, передачи своих генов следующим поколениям

Польза других мутаций проявляется не сразу, но поскольку они не ставят своих обладателей в невыгодное положение, то наследуются по крайней

мере частью потомства соответствующего вида. В результате тысяч таких мутаций особи определенного вида обладают разнообразием генов и чем-то отличаются друг от друга. Такое разнообразие является несомненным преимуществом для любого вида. Изменившиеся условия внешней среды, ранее служившие оптимальным местом обитания различных видов организмов, могут привести к их вымиранию. Если часть особей данного вида обладают набором генов, кодирующих признаки, позволяющие им адаптироваться к новым условиям окружающей среды, потомство этих особей выживет, а вид в целом продолжит свое существование.

Понимание принципа естественного отбора играет определенную роль в мышлении любого ученого, занимающегося исследованиями в поведенческой нейронауке. Некоторые исследователи непосредственно изучают генетические механизмы разных моделей поведения и физиологические процессы, от которых эти модели зависят. Другие изучают сравнительные аспекты поведения и их физиологические основы, т.е. проводят сравнительные исследования нервной системы животных разных видов с целью разработки гипотезы эволюции головного мозга и поведенческих способностей, соответствующих этому эволюционному развитию. Хотя большинство исследователей непосредственно не занимаются вопросами эволюции, принцип естественного отбора определяет мышление поведенческих нейробиологов. Мы всегда задаем себе вопрос: в чем селективное преимущество интересующего нас признака? И размышляем о том, как природа могла использовать какой-либо из уже существующих физиологических механизмов для реализации более сложных функций у более сложных организмов. При выдвижении тех или иных предположений мы спрашиваем себя, имеют ли они смысл с эволюционной точки зрения.

Эволюция головного мозга

1.4. Выявить факторы, оказавшие влияние на эволюцию головного мозга человека.

Эволюционировать означает последовательно развиваться. Процесс эволюции представляет собой последовательное изменение строения и физиологии разных видов растений и животных в результате естественного отбора. Новые виды эволюционируют, когда у организмов появляются новые признаки, которые могут иметь преимущество при освоении ранее неиспользуемых возможностей в окружающей среде.

Внешний вид первобытных людей можно проследить вплоть до кайнозойской эры, когда тропические леса покрывали большую часть земной

поверхности. В этих условиях происходила эволюция наших самых прямых предков — приматов. Первые приматы были низкорослыми и охотились на насекомых и небольших холоднокровных позвоночных, таких как ящерицы и лягушки. У них были цепкие передние конечности, позволяющие им взбираться на невысокие деревья. Со временем сформировался более крупный вид приматов с более крупными обращенными вперед глазами и головным мозгом, способным анализировать то, что видят глаза. Такой внешний вид облегчал передвижение между деревьями и захват добычи.

Эволюция фруктовых деревьев создавала благоприятные условия приматам, питающимся фруктами. Вообще, наличие цветового зрения (и ассоциированных с ним областей головного мозга) стало тем исходным преимуществом, которое позволяло распознавать спелые фрукты на фоне зеленых листьев и съесть их до того, как они испортятся или какие-то другие животные доберутся до них первыми. Фрукты весьма питательны и в большей мере они были доступны более крупным приматам, которые могли забираться все дальше в поисках пищи.

Первые *гоминиды* (человекообразные обезьяны) появились в Африке и не в густых тропических лесах, а в более сухих лесистых местностях и саванне. Наши питавшиеся фруктами предки продолжали есть фрукты, но у них стали развиваться способности к собиранию корней и клубней, охоте на животных и защите от крупных хищников. Они изготавливали орудия охоты, одежду, строили жилища; открыли способы использования огня; одомашнили собаку, что значительно повысило успешность охоты и помогало предупредить нападения хищников; и у них выработалась способность к символическому общению при помощи слов.

На рис. 1.6 изображено генеалогическое древо приматов. Единственными гоминидами, помимо нас самих, кому удалось выжить, являются шимпанзе, гориллы и орангутанги. Анализ ДНК показывает, что с генетической точки зрения существует лишь очень незначительная разница между этими четырьмя видами. Например, ДНК людей и шимпанзе совпадает почти на 99%.

Первым видом гоминидов, покинувшим Африку примерно 1,7 млн лет назад, был *Homo erectus* (“человек прямоходящий”). Он впоследствии расселился по всей Европе и Азии. Одна из ветвей *Homo erectus* дала начало виду *Homo neanderthalis*, населявшему территорию Западной Европы примерно 120 000–30 000 лет назад. Неандертальцы своим внешним видом были похожи на современных людей. Они изготавливали каменные и деревянные орудия труда и охоты и умели пользоваться огнем. Наш собствен-

ный вид, *Homo sapiens*, возник в Восточной Африке примерно 100 000 лет назад. Некоторые из наших предков мигрировали в другие части Африки, а оттуда — в Азию, Полинезию, Австралию, Европу, Южную и Северную Америки (рис. 1.7).

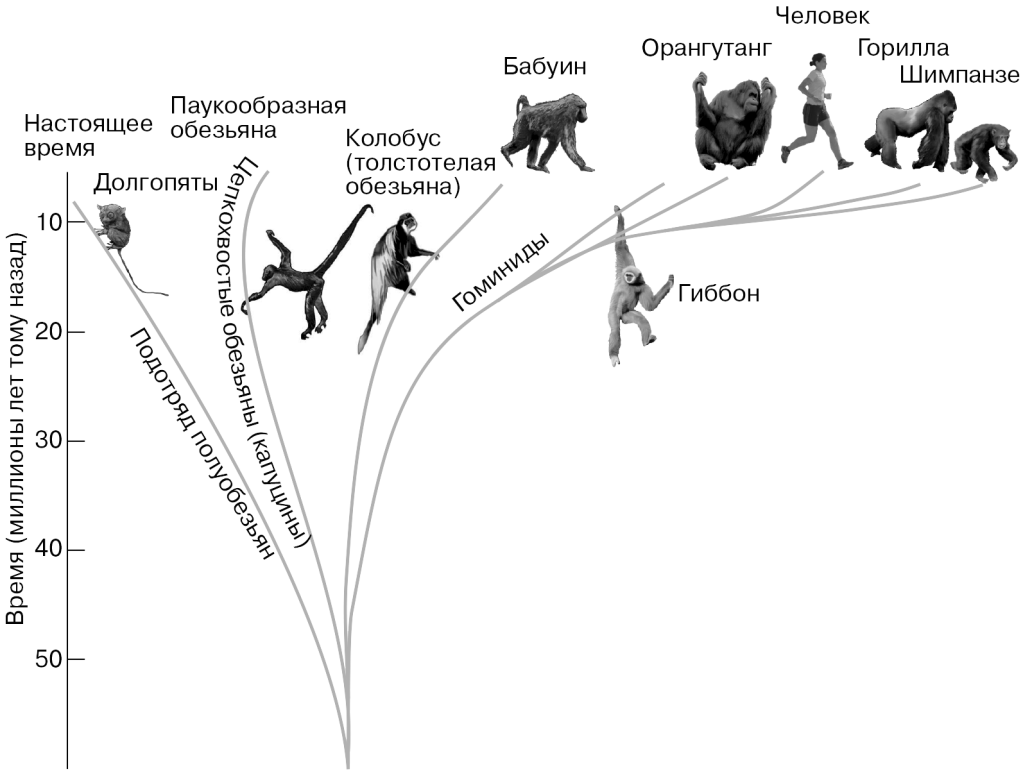


Рис.1.6. Эволюция видов приматов. Иллюстрация из книги Lewin, R. *Human Evolution: An Illustrated Introduction*, 3rd ed. Boston: Blackwell Scientific Publications, 1993. (Воспроизводится с разрешения Blackwell Science Ltd.)

Люди отличались целым рядом характерных особенностей, которые помогали им успешно конкурировать с другими видами. Их ловкие руки позволяли изготавливать и использовать всевозможные орудия труда, превосходное цветовое зрение помогало обнаруживать спелые фрукты, охотиться на животных и избегать встречи с опасными хищниками, а умение обращаться с огнем — готовить пищу, согреваться и отпугивать ночных хищников. Благодаря вертикальному положению тела и бипедализму (способности к хождению на двух задних конечностях) люди могли достаточно легко преодолевать длинные расстояния, а глаза, расположенные

достаточно высоко от поверхности земли, позволяли далеко видеть. Прямхождение создавало преимущества и в том плане, что давало возможность освободить руки и использовать их для ношения орудий и пищи, а значит, приносить соплеменникам фрукты, корни и куски мяса. Совершенствование лингвистических способностей дало возможность накапливать коллективные знания всех членов племени, строить планы, передавать информацию последующим поколениям и создавать сложно устроенные сообщества, которые утверждали статус доминирующего вида. Развитие всех этих способностей требовало более крупного головного мозга.

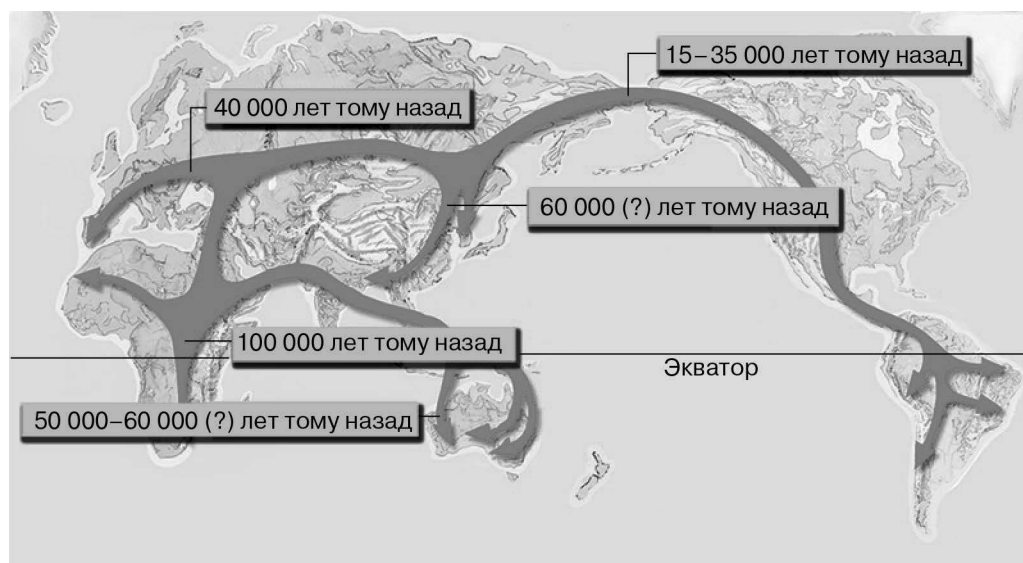


Рис.1.7. Расселение *Homo sapiens*. На рисунке представлены предполагаемые маршруты миграции *Homo sapiens* из Восточной Африки. (Рисунок из статьи Cavalli-Sforza, L. L. Genes, peoples and languages. *Scientific American*, Nov. 1991, С. 75. Воспроизводится с разрешения журнала *Scientific American*)

Для большого головного мозга требуется крупный череп, в то же время вследствие вертикального положения тела человека размеры родовых путей женщины ограничены. Размер головы новорожденного ребенка имеет определенную величину для безопасного прохождения через родовой канал. В этих условиях роды у человека проходят намного тяжелее, чем у других млекопитающих с пропорционально меньшими головами, включая наших ближайших “родственников” — обезьян. Головной мозг младенца не столь велик и сложен и не может реализовать физические и интеллектуальные способности, присущие взрослому человеку, поэтому мозг

продолжает расти и развиваться и после рождения ребенка. Все млекопитающие (и все птицы) нуждаются в родительской заботе в определенный период времени, в течение которого происходит развитие нервной системы. Поскольку детенышам млекопитающих (и нашим детям, в частности) гарантирован уход со стороны взрослых, то у них существует возможность наличия определенного периода обучения. Отсюда следует вывод, что головной мозг, состоящий исключительно из специализированных цепей нейронов, выполняющих специализированные задачи, не является результатом процесса эволюции в полной мере. В процессе эволюции сформировался большой головной мозг с избытком нейронных цепей, которые модифицируются в процессе приобретения опыта. Поэтому родители защищают и обеспечивают свое потомство питанием, а также прививают навыки, которые понадобятся во взрослой жизни. Некоторые специализированные нейронные цепи сформированы изначально (например, задействованные в анализе сложных звуков речи), но в общем головной мозг представляет собой универсальный программируемый компьютер.

Чем же головной мозг человека отличается от мозга других животных? В абсолютных размерах головной мозг человека меньше мозга слона или кита. Можно было ожидать, что столь крупные животные будут иметь большой головной мозг, соотносящийся с размерами их тела. В действительности вес головного мозга человека составляет примерно 2,3% от общего веса тела, а мозг слона — всего лишь 0,2% общего веса тела животного, т.е. в процентном соотношении головной мозг человека гораздо больше. В то же время у землеройки с весом тела всего лишь 7,5 г, вес головного мозга составляет 0,25 г, т.е. 3,3% от общего веса тела. Головной мозг землеройки устроен гораздо проще мозга человека, поэтому здесь сравнения выглядят некорректно.

Ответ заключается в следующем: несмотря на то, что крупному телу нужен большой головной мозг, последний в процессе роста необязательно должен достигнуть размеров, пропорциональных размерам тела. Например, для управления более крупным мышцам не требуется большее число нервных клеток. Если речь идет об интеллектуальных способностях, то реальное значение имеет не количество нейронов, которые специализируются исключительно на движении мышц или анализе сенсорной информации, а таких, которым доступно обеспечение поведения, обучения, запоминания, рассуждения и составления планов.

Помимо различий в размерах, головной мозг может различаться по количеству нейронов, содержащихся в каждой граммe нервной ткани.