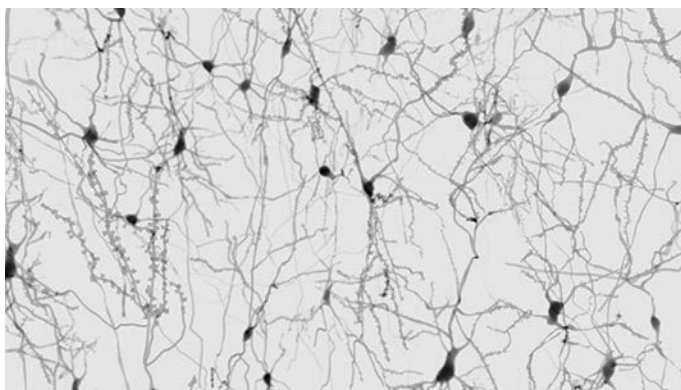


Глава 11

ЭМОЦИИ



В этой главе...

11.1. Страх

Составляющие эмоциональной реакции
Исследования на лабораторных животных
Исследования с участием добровольцев

11.2. Агрессия

Исследования на лабораторных животных
Исследования с участием добровольцев
Гормональная регуляция агрессивного поведения

11.3. Контроль над побуждениями

Роль вентромедиальной префронтальной коры
Развитие мозга и контроль над побуждениями
Преступление и контроль над побуждениями
Серотонин и контроль над побуждениями
Принятие моральных решений

11.4. Передача эмоций

Мимика и эмоции: врожденные реакции
Нервная система и передача эмоций: распознавание эмоций
Нервная система и передача эмоций: выражение эмоций

11.5. Чувства и эмоции

Теория эмоций Джеймса–Ланге
Обратная связь от выражения эмоций



Цели изучения

- 11.1. Описать три составляющие эмоциональной реакции.
- 11.2. Описать результаты научных исследований о роли миндалевидного тела и вентромедиальной префронтальной коры в возникновении чувства страха, а также в формировании условно-рефлекторной реакции страха (замирания) и ее затухании, полученные в опытах на лабораторных животных.
- 11.3. Изучить, какую роль играет миндалевидное тело и вентромедиальная префронтальная кора в возникновении и затухании эмоций, а также в формировании эмоциональной памяти.
- 11.4. Описать результаты научных исследований о роли серотонина и нейронных сетей, ответственных за возникновение агрессии и хищничество, полученные в опытах на лабораторных животных.
- 11.5. Оценить роль наследственности и серотонина в агрессивном поведении человека.
- 11.6. Кратко описать данные научной литературы о роли гормональной регуляции агрессии у людей и других животных.
- 11.7. Привести примеры роли вентромедиальной префронтальной коры в контроле над побуждениями.
- 11.8. Привести доказательства участия факторов развития личности в контроле над побуждениями.
- 11.9. Описать, какие связанные с контролем над побуждениями отличия наблюдаются в головном мозге преступников, людей с антисоциальным расстройством личности и обычных людей.
- 11.10. Прояснить роль серотонина в контроле над побуждениями.
- 11.11. Привести данные научной литературы о том, какие именно области головного мозга задействованы в эмоциональных аспектах процесса принятия моральных решений.
- 11.12. Доказать, что выражение эмоций является врожденной реакцией.
- 11.13. Обобщить мозговые структуры, задействованные в распознавании эмоций, обращая внимание на латерализацию функций, направление взгляда, подражание и отвращение.
- 11.14. Рассказать о мозговых структурах, задействованных в выражении эмоций, обращая внимание на латерализацию функций, смех и чувство юмора.

- 11.15.** Привести доводы, свидетельствующие за и против теории эмоций Джеймса–Ланге.
- 11.16.** Объяснить роль обратной связи между выражением эмоций при пребывании в том или ином настроении и активностью вегетативной (автономной) нервной системы.

У Саманты липоидный протеиноз, или болезнь Урбаха–Вите, — крайне редкое генетически обусловленное заболевание, приводящее к утрате нервной ткани. В результате болезни у нее поражены височные доли головного мозга, что стало причиной двустороннего повреждения миндалевидного тела. У Саманты все нормально с вниманием, познавательными способностями, памятью, зрительным восприятием, речью, а также с такими управляющими функциями, как планирование и принятие решений. Она мать-одиночка, которая растит троих сыновей, и интервьюеры описывают ее как “приятную, дружелюбную, чуткую и заботливую” женщину [1968, р. 224]. Она сопереживает другим людям, хотя сама пережила множество невзгод, включая тяжелое детство, потерю одного из родителей в очень раннем возрасте, бедственное финансовое и социальное положение ее семьи.

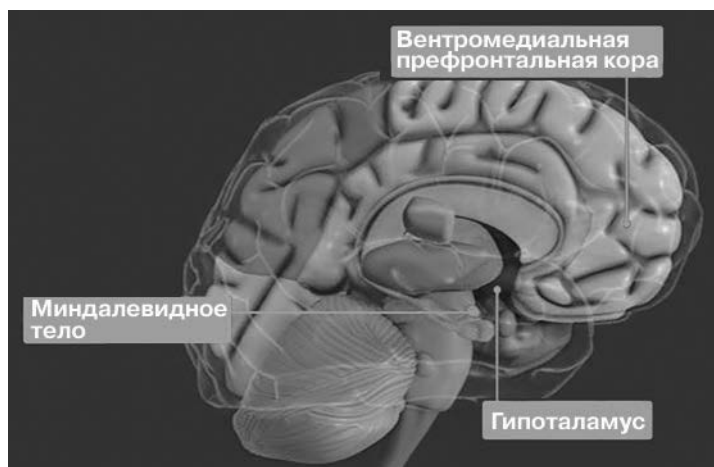
Последствия повреждения миндалевидного тела у Саманты не бросаются в глаза сразу, поскольку связанные с этой мозговой структурой функции ограничены отрицательными эмоциями. У нее притуплено чувство опасности и недоверия к окружающим. Она не испытывает чувства страха и гнева и сама не проявляет эти эмоции, но также неспособна распознавать их у других людей. Например, при просмотре таких фильмов, как “Сияние” или “Молчание ягнят”, она не отметила, что ей было страшно.

* * * * *

На примере данного случая мы можем начать знакомиться с ролью определенных областей головного мозга в формировании тех или иных эмоций. Слово “эмоция” означает положительные или отрицательные реакции на определенные ситуации. Такого понятия, как “нейтральная эмоция”, не существует. Например, если с нами обошлись несправедливо, мы испытываем гнев; если видим, как кто-то страдает, испытываем грусть; а присутствие рядом любимого человека делает нас счастливыми. Эмоции состоят из паттернов физиологических изменений и сопутствующего поведения — или как минимум стремления продемонстрировать такое по-

ведение. Эти реакции сопровождаются чувствами. В действительности большинство из нас используют слово “эмоция” для обозначения чувств, а не поведения. Однако именно поведение, а не личный опыт, играет решающую роль в выживании и воспроизведении себе подобных, следовательно, эмоциональное поведение служит тем полезным целям, которые определяют направление эволюции нашего головного мозга.

Первые два раздела этой главы посвящены паттернам поведенческих и физиологических реакций, составляющих такие отрицательные эмоции, как страх и гнев. Третий раздел описывает роль эмоций в контроле над побуждениями, моральными суждениями и социальным поведением. В четвертом разделе речь идет о передаче эмоций — их выражении и распознавании. И наконец, последний раздел посвящен природе чувств, сопровождающих эмоции. На рисунке ниже изображены миндалевидное тело, гипоталамус и вентромедиальная префронтальная кора, участвующие в процессинге эмоций.



На рисунке показаны миндалевидное тело, гипоталамус и вентромедиальная префронтальная кора

11.1. Страх

Страх — это адаптивная эмоциональная реакция, координируемая ядрами миндалевидных тел. К настоящему времени на лабораторных животных и добровольцах проведено множество исследований и собраны обширные данные, касающиеся неврологических основ страха.

Компоненты эмоциональной реакции

11.1. Описать три составляющие эмоциональной реакции.

Эмоциональная реакция состоит из поведенческого, вегетативного и гормонального компонентов. Поведенческая составляющая представляет собой совокупность мышечных движений, вызываемых соответствующей ситуацией. Например, защищающая свою территорию от незваного гостя собака сначала принимает агрессивную позу, рычит и скалит зубы. Если чужак не уходит, сторожевой пес бежит в его сторону и атакует. Реакции вегетативной нервной системы (автономный ответ) облегчают реализацию соответствующего поведения, обеспечивая быструю мобилизацию энергии для стремительного движения. В данном примере возрастает активность симпатической ветви ВНС, а парасимпатической, наоборот, идет на спад. Как следствие, частота сердечных сокращений собаки возрастает, а изменения в диаметре кровеносных сосудов способствуют оттоку крови от органов пищеварения к мышцам. Гормональные реакции усиливают автономный ответ. Гормоны эпинефрин (адреналин) и норэпинефрин (норадреналин), секретлируемые мозговым веществом надпочечников, еще больше усиливают приток крови к мышцам и активируют превращение запасных питательных веществ в мышцах в глюкозу. Кроме того, обеспечению мышц глюкозой также способствуют выделяемые корой надпочечников стероидные гормоны (рис. 11.1).

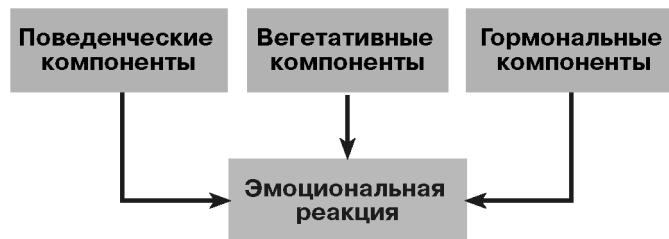


Рис. 11.1. Составляющие эмоциональной реакции

В данном разделе мы обсудим результаты исследований, касающихся внешнего эмоционального поведения, а также автономных и гормональных реакций, сопровождающих такое поведение. Во втором разделе данной главы мы расскажем об особых формах поведения, служащих для передачи эмоционального состояния другим животным. К таким типам поведения относятся, например, угрожающие жесты, предшествующие реальной атаке у животных, или же улыбки либо хмурые взгляды, используемые людьми. Отрицательным эмоциям будет уделено гораздо больше внима-

ния, чем положительным. Это связано с тем, что большинство исследований в области физиологии эмоций посвящены страху и гневу, т.е. тем эмоциям, которые связаны с ситуациями, в которых мы можем защищать себя или близких. Поведенческой физиологии, связанной с положительными эмоциями, возникающими, например, при физической близости, заботе о ребенке, наслаждении вкусной едой или прохладным напитком (в том числе алкогольным), будет уделено внимание в других главах книги, но не в контексте эмоций. В главе 17 речь пойдет о последствиях ситуаций, провоцирующих отрицательные эмоции, — о стрессе.

Как видите, в эмоциональные реакции вовлечены поведенческие, вегетативные и гормональные составляющие, каждая из которых управляется отдельными нейронными системами. Как оказалось, интеграция составляющих такой эмоциональной реакции, как страх, находится под контролем миндалевидного тела.

Исследования на лабораторных животных

11.2. Описать результаты научных исследований о роли миндалевидного тела и вентромедиальной префронтальной коры в возникновении чувства страха, а также в формировании условно-рефлекторной реакции страха (замирания) и ее затухании, полученные в опытах на лабораторных животных.

Миндалевидное тело играет особую роль в физиологических и поведенческих реакциях на объекты и ситуации, обладающие биологической значимостью. К таковым относятся, например, те, которые предупреждают о боли или других неприятных последствиях либо указывают на присутствие пищи, воды, соли, потенциального партнера, соперника или же детеныша, нуждающегося в заботе. Исследователи из нескольких разных лабораторий выяснили, что определенные нейроны в разных ядрах миндалевидного тела активируются при появлении соответствующих эмоциональных стимулов. Например, эти нейроны возбуждаются при виде пульверизатора, используемого для впрыскивания в пасть животного неприятного на вкус или же, наоборот, вкусного раствора. Другие же активируются в ответ на звуки, издаваемые другим животным, звуки открывающейся в лабораторию двери, запах дыма или при виде морды другого животного [909; 1091; 1413; 1626]. Как было сказано в главе 10, миндалевидное тело участвует во влиянии обонятельных стимулов на физиологию репродуктивной системы и поведение. В этом разделе приведены результаты исследований роли миндалевидного тела в формировании эмоциональных реакций в ответ на отвращающие стимулы.

Миндалевидное тело, или, точнее говоря, **амигдаллярный комплекс** расположен в височных долях головного мозга. Он состоит из нескольких групп ядер, каждое из которых выполняет разные функции и получает и отправляет разные входящие и исходящие сигналы [38; 1503; 1862]. Исследователи выделяют в миндалевидном теле приблизительно двенадцать регионов, каждый из которых, в свою очередь, состоит из нескольких подрегионов. Однако мы сосредоточимся только на трех основных: латеральное, базальное и центральное ядра.

Латеральное ядро получает информацию из всех областей неокортекса (новой коры), в том числе из венстромедиальной префронтальной коры, таламуса и гиппокампальной формации. Латеральное ядро отправляет сигналы к **базальному ядру** и другим участкам головного мозга, включая вентральный стриатум (область мозга, задействованная в реализации влияния, оказываемого на обучение подкрепляющими стимулами), а также к дорсомедиальному ядру таламуса, которое, в свою очередь, отправляет проекции в префронтальную кору. Латеральное и базальное ядра отправляют информацию к венстромедиальной префронтальной коре и **центральному ядру**, которое проецируется на ряд областей гипоталамуса, среднего мозга, варолиева моста и продолговатого мозга, ответственных за выражение различных составляющих эмоциональных реакций. Как мы увидим, активация центрального ядра вызывает разнообразные эмоциональные реакции: поведенческие, автономные и гормональные (рис. 11.2).

Центральное ядро миндалевидного тела — единственная и наиболее важная часть головного мозга, ответственная за выражение эмоциональных реакций, спровоцированных отвращающими стимулами. При появлении угрожающих стимулов активируются нейроны центрального ядра [278; 1450]. Повреждение центрального ядра (или ядер, обеспечивающих его сенсорной информацией) приводит к снижению или полному исчезновению широкого диапазона вариантов эмоционального поведения и физиологических реакций. После разрушения центрального ядра животные перестают демонстрировать признаки страха при столкновении со стимулами, сопряженными с неприятными событиями. Такие животные более спокойно даются в руки человеку, у них снижены уровни гормонов стресса в крови, и они менее подвержены появлению язв или других видов стрессиндуцированных заболеваний [370; 431; 1080]. Обычно при виде змеи обезьяны демонстрируют признаки страха, но животные с повреждениями миндалевидного тела этого не делают [37]. И наоборот, при стимуляции центрального ядра миндалевидного тела электрическим током или инъекции



Рис. 11.2. Проекция миндалевидного тела. На данном рисунке в максимально упрощенном виде представлены основные отделы и связи миндалевидного тела, задействованные в эмоциях

возбуждающей аминокислоты животные демонстрируют физиологические и поведенческие признаки страха и возбуждения [431]. Продолжительная же стимуляция центрального ядра приводила к развитию такого стрессиндуцированного заболевания, как язва желудка [808]. Эти наблюдения дают основания предполагать, что автономная и эндокринная реакции, контролируемые центральным ядром, входят в число ответственных за вредное воздействие длительного стресса на организм (о чем будет рассказано в главе 18). На рис. 11.3 изображены участки головного мозга, получающие информацию от миндалевидного тела, и контролируемые ими реакции.

Условные эмоциональные реакции

Есть несколько стимулов, которые автоматически активируют центральное ядро миндалевидного тела и вызывают реакции страха (например, громкие неожиданные звуки, приближение крупных животных, высота либо у некоторых видов животных определенные звуки или запахи). Однако гораздо важнее способность научиться тому, что определенный раздражитель или ситуация являются опасной или угрожающей.



Рис. 11.3. Исходящие сигналы центрального ядра миндалевидного тела. На данном рисунке представлены некоторые важные области головного мозга, получающие входящие сигналы от центрального ядра миндалевидного тела, а также контролируемые этими областями эмоциональные реакции. (Источник: Davis, M., *Trends in Pharmacological Sciences*, 1992, 13, 35–41)

Как только обучение состоялось, данный стимул или ситуация будут вызывать страх: сердцебиение участится, давление повысится, мускулы станут более напряженными, надпочечники начнут выделять эпинефрин, а животное начнет вести себя настороженно и будет готово быстро отреагировать на угрозу.

Самой простой формой подобного эмоционального обучения является условный эмоциональный рефлекс, вызываемый нейтральным стимулом, сопряженным со стимулом, продуцирующим эмоцию. Термин “условный” относится к процессу выработки классического условного рефлекса (по методу Павлова), о чем подробно будет говориться в главе 13. Если вкратце, классический условный рефлекс вырабатывается, когда за нейтральным стимулом постоянно следует стимул, который автоматически вызывает реакцию. Например, если собака регулярно слышит звон колокольчика перед получением еды, которая вызывает у нее слюноотделение, то слюноотделение у нее будет начинаться, как только она услышит звук колокольчика.

Несколько лабораторий занимались исследованиями роли миндалевидного тела в процессе выработки классических условных эмоциональных рефлексов. Например, у крыс можно выработать условный рефлекс, сначала подавая определенный звуковой сигнал, за которым следует короткий электрический разряд через поверхность, на которой находятся животные (рис. 11.4). Легкий удар электрическим током сам по себе вызывает безусловный эмоциональный рефлекс: животное подпрыгивает, его сердцебиение и дыхание учащаются, давление повышается, а надпочечные железы выделяют катехоламины и стероидные гормоны стресса. После нескольких повторов таких сопряженных стимулов (звуковой сигнал, а затем электрический разряд) обычно формируется классический условный рефлекс.

На следующий день звуковой сигнал уже не сопровождался последующим электрическим разрядом, однако у крыс все равно наблюдалась такая же физиологическая реакция, как и при ударе электрическим током. Кроме того, они демонстрировали характерную для их вида защитную реакцию — замирание. Иными словами, животные вели себя так, будто ожидали получить удар электрического тока. Звуковой сигнал становится условным раздражителем, вызывающим реакцию замирания — условный рефлекс.

Данные научных исследований указывают на то, что физические изменения, ответственные за выработку классического условного эмоционального рефлекса, происходят в латеральном ядре миндалевидного тела [1446]. Нейроны латерального ядра образуют связи с нейронами центрального ядра, которые, в свою очередь, связываются с участками гипоталамуса,

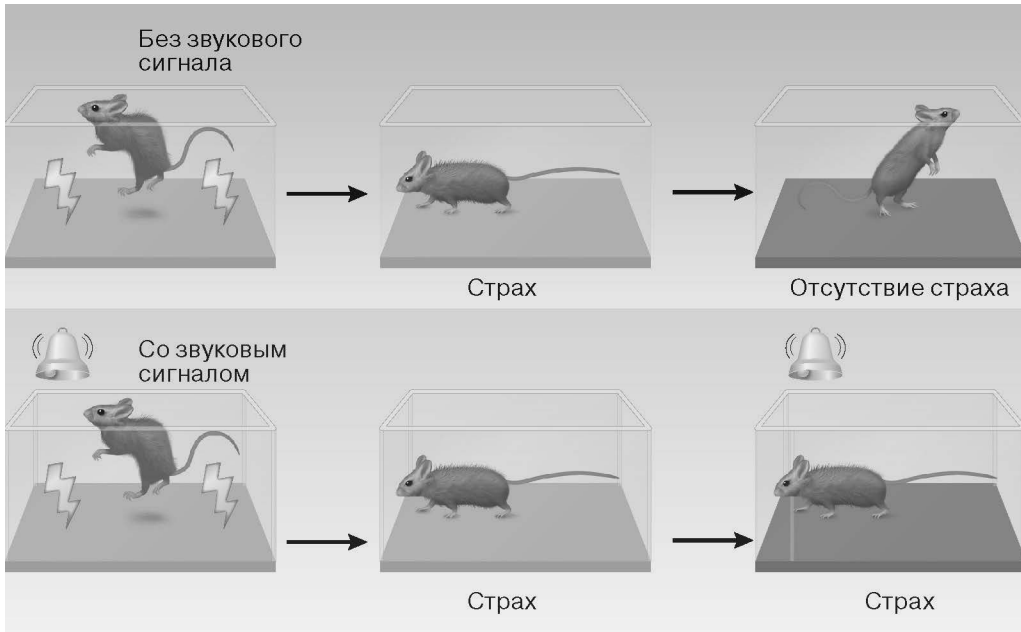


Рис. 11.4. Контекстное обуславливание: пример условной эмоциональной реакции. В данном примере крыса получает удар электрическим током, находясь в загородке с полом голубого цвета. При сигнальном обуславливании электрический разряд сопровождается звуком колокольчика. Теперь животное будет испытывать страх в загородке с полом синего цвета, что проявляется в демонстрации реакции замирания. Затем животное помещают в загородку с полом фиолетового цвета. В отсутствие звукового сигнала крыса не испытывает страха; она поднимается на задние лапы и исследует окружающую обстановку. После звона колокольчика крыса испытывает страх и замирает, несмотря на то, что она находится в загородке с полом фиолетового, а не синего цвета. Звон колокольчика стал для нее условным стимулом, действующим даже в этой новой обстановке

среднего мозга, варолиева моста и продолговатого мозга, ответственными за поведенческие, автономные и гормональные составляющие условного эмоционального рефлекса. В более поздних исследованиях установлено, что отвечающая за процесс формирования классического условного рефлекса нейронная сеть на самом деле гораздо сложнее, чем считалось ранее [337; 518; 784]. Однако здесь мы не будем вдаваться в подробности, а отложим их до главы 13, посвященной физиологии обучения и памяти.

Затухание рефлекса у животных

Нейронные механизмы, отвечающие за классические условные эмоциональные рефлексy, сформировались в процессе эволюции вследствие того,

что они играют важную роль с точки зрения выживания животного. Они повышают вероятность того, что животное сможет избежать опасных ситуаций, например мест, где оно столкнулось с неприятными событиями. В лабораторных условиях наблюдали следующее: если условный стимул (звук) несколько раз подряд подается сам, то сформированный ранее условный рефлекс постепенно исчезает, т.е. происходит его затухание. В конце концов, ценность условного эмоционального рефлекса состоит в том, что он готовит животное к противостоянию отвращающему стимулу (или, лучше сказать, к избеганию такого стимула). Если условный стимул повторяется несколько раз подряд, но за ним не следует отвращающий стимул, то для животного будет лучше, если эмоциональный рефлекс, который сам по себе является неприятным и разрушительным, исчезнет. Именно это и происходит.

Исследования в области поведения показывают, что затухание и забывание — не одно и то же. Напротив, животное усваивает, что за условным стимулом больше не следует отвращающий стимул, и в результате такого обучения выражение условного рефлекса угнетается; однако воспоминание о взаимосвязи между условным и отвращающим стимулами не стирается (рис. 11.5). Такое торможение обеспечивает вентромедиальная префронтальная кора [36; 1840]. Так, повреждения вентромедиальной префронтальной коры приводят к нарушению затухания рефлексов, стимуляция данной области головного мозга вызывает торможение условных эмоциональных рефлексов, а обучение затуханию рефлекса активирует нейроны в этой области. Помимо существенной роли в процессах затухания условных эмоциональных рефлексов, вентромедиальная префронтальная кора может корректировать чувство страха в зависимости от обстоятельств. В зависимости от ситуации, один из участков префронтальной коры может стать активным и подавить условно-рефлекторную реакцию страха, тогда как другой участок при активизации, наоборот, усиливает степень выраженности реакции.

Как следует из названия, вентромедиальная префронтальная кора расположена в нижней части полушарий головного мозга (рис. 11.6) и получает информацию непосредственно от дорсомедиального ядра таламуса, височных долей коры головного мозга, вентральной области покрышки, обонятельной системы и миндалевидного тела. В свою очередь исходящие сигналы от вентромедиальной префронтальной коры поступают в несколько областей мозга, включая поясную кору, гиппокампальную формацию, височную кору, латеральную зону гипоталамуса, а также миндалевидное тело. И наконец, она коммуницирует с другими участками префронтальной

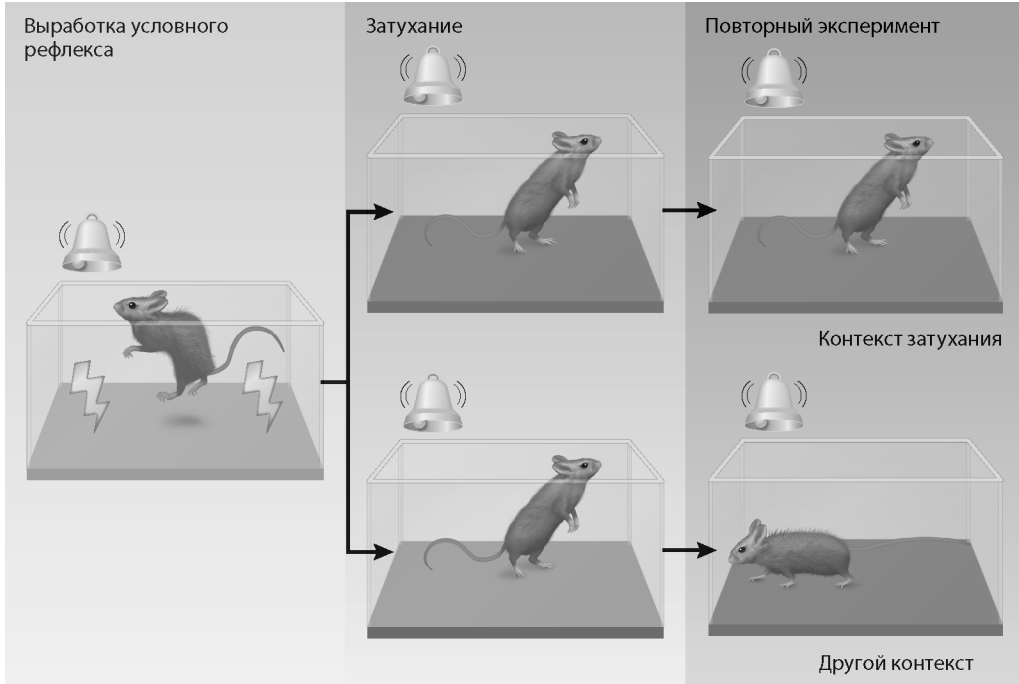


Рис. 11.5. Затухание рефлекса. В данном случае у крыс был сформирован условный рефлекс замирения, когда вслед за звуком колокольчика (условный стимул) следует удар электрическим током. У половины подопытных животных, перемещенных в новые загородки с полами фиолетового или зеленого цвета, наблюдалось затухание рефлекса после неоднократного звучания колокольчика без последующего удара током. При этом животные вставали на задние лапы и демонстрировали исследовательское поведение. При обследовании опытных групп животных было установлено, что они демонстрировали затухание рефлекса именно в той загородке, где они научились не реагировать на звон колокольчика. Обучение затуханию рефлекса является зависимым от контекста. В данном примере, когда затухание происходит в одной обстановке, или контексте (зеленый пол), оно не распространяется на новую обстановку (фиолетовый пол), в которой крыса продолжает испытывать страх при звуке колокольчика и демонстрировать реакцию замирения

коры. Таким образом, входящие сигналы обеспечивают ее информацией о происходящем в окружающей среде, и о том, какие планы строят остальные участки лобных долей, а исходящие сигналы позволяют этой области головного мозга влиять на множество разных видов поведения и физиологических реакций, в том числе на эмоциональные, контролируемые миндалевидным телом (табл. 11.1).

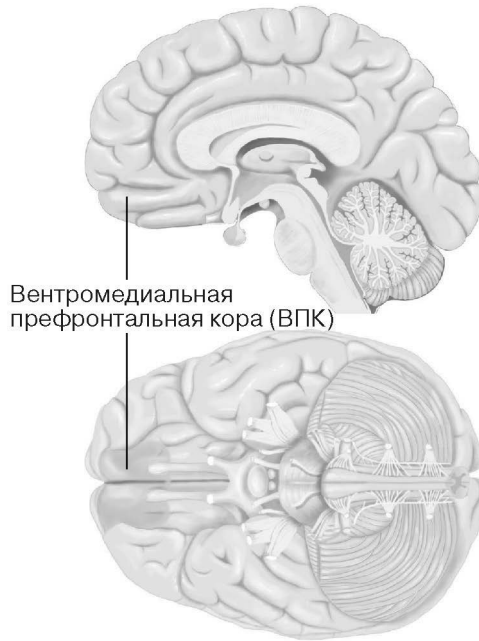


Рис. 11.6. Вентромедиальная префронтальная кора

Таблица 11.1. Участки мозга, участвующие в формировании реакции страха

Ядро	Функция
Центральное ядро миндалевидного тела	Активация ядра продуцирует связанное со страхом поведение; при повреждении центрального ядра нарушаются связанные со страхом реакции
Латеральное ядро миндалевидного тела	Участвует в выработке условного эмоционального рефлекса
Вентромедиальная префронтальная кора	Участвует в процессе затухания условного эмоционального рефлекса

Исследования с участием добровольцев

11.3. Изучить, какую роль у человека играет миндалевидное тело и вентромедиальная префронтальная кора в возникновении и затухании эмоций, а также в формировании эмоциональной памяти.

У человека также формируются условные эмоциональные рефлексы. Предположим, например, что вы с другом учитесь у него дома и в какой-то

момент решаете, что пора бы перекусить. Вы ставите тарелку с едой в микроволновую печь и включаете ее. Вдруг микроволновка издает какой-то странный звук. Когда вы открываете ее, чтобы проверить, все ли в порядке, то получаете болезненный удар током. Вашей первой реакцией будет защитный рефлекс: вы отпустите дверцу микроволновки, чтобы прекратить неприятное воздействие. Эта реакция специфическая и направлена на прекращение действия болезненного стимула. Кроме специфической, болезненный раздражитель вызывает и неспецифические реакции, контролируемые вегетативной нервной системой. К таким реакциям относятся, например, расширение зрачков, учащение сердцебиения и дыхания, повышение давления. Еще одной неспецифической реакцией является запуск секреции некоторых гормонов стресса в ответ на болезненный раздражитель.

Предположим, что через некоторое время вы снова приходите в гости к тому же другу и решаете приготовить попкорн в микроволновой печи. Друг говорит вам, что с ней все в порядке, и она полностью безопасна. Он сдавал ее в ремонт, и неисправность устранена. Сам вид микроволновки и мысль о том, чтобы снова к ней прикоснуться, заставляют вас немного нервничать, однако вы решаете поверить словам друга, открываете дверцу, кладете пакет с попкорном внутрь и включаете микроволновку. И тут она издает такой же звук, как и в прошлый раз. Какой будет ваша реакция? Почти наверняка вы снова отдернете руку от дверцы микроволновки, несмотря на то, что удара током на этот раз не последовало. Ваши зрачки расширятся, сердцебиение участится, давление повысится, а эндокринные железы начнут выделять гормоны стресса. Характерный звук станет спусковым крючком для условного эмоционального рефлекса.

Условные эмоциональные реакции

Данные исследований указывают на то, что миндалевидное тело принимает участие в формировании эмоциональных реакций у человека. В одном из ранних исследований ученые наблюдали за реакциями людей, которым в целях лечения тяжелых форм эпилепсии проводилось хирургическое удаление определенных участков мозга. Было установлено, что стимуляция разных участков мозга (например, гипоталамуса) вызывает характерные реакции со стороны вегетативной нервной системы, которые часто ассоциируются со страхом и тревогой. Однако только при стимуляции миндалевидного тела пациенты сообщали, что им действительно было страшно [671; 764; 2083].

Результаты многих исследований указывают на то, что поражение миндалевидного тела снижает выраженность эмоциональных реакций у лю-

дей. Так, результаты экспериментов показали, что у людей с поражениями миндалевидного тела наблюдаются нарушения процесса формирования условного эмоционального рефлекса [123; 1057]. То же самое наблюдалось и в экспериментах с лабораторными крысами.

Большинство человеческих страхов, вероятнее всего, приобретаются в результате общения в социуме, а не вследствие непосредственного столкновения с болезненным стимулом [1420]. Например, у ребенка может развиваться страх перед собаками, даже если на него самого никогда не нападала собака. Для этого ему достаточно стать свидетелем нападения собаки на другого человека или (как чаще всего и происходит) увидеть, как другой человек демонстрирует признаки страха при виде собаки. У человека может сформироваться условно-рефлекторная реакция страха посредством инструктирования. Например, человеку сказали (и он поверил услышанному), что в случае включения лампы аварийной сигнализации ему следует немедленно покинуть помещение, так как лампа подключена к датчику угарного газа, реагирующему на повышение концентрации угарного газа в воздухе до опасного уровня. При включении лампы человек поспешно выйдет из помещения и, скорее всего, будет при этом испытывать страх.

Затухание рефлекса у человека

Как было установлено в опытах на лабораторных животных, вентромедиальная префронтальная кора играет важнейшую роль в затухании условно-рефлекторной эмоциональной реакции. То же самое можно сказать и о людях. В ходе эксперимента у добровольцев был вначале целенаправленно сформирован условный эмоциональный рефлекс с использованием визуального стимула (изображения квадрата), сопряженного с легким ударом электрическим током в область запястья [1492]. После демонстрации участникам эксперимента только визуальных стимулов, не сопровождавшихся ударом током, рефлекс затухал. Повышенная активность нейронов медиальной префронтальной коры коррелировала с затуханием условного рефлекса.

Эмоциональная память

Повреждение миндалевидного тела препятствует тому влиянию, которое эмоции оказывают на память. Как правило, люди очень хорошо запоминают события, вызывающие сильную эмоциональную реакцию. В исследовании, проведенном учеными [271], рассматривается случай пациента с билатеральной дегенерацией миндалевидного тела, которому в качестве эксперимента поведали историю о ребенке, который вместе с матерью

шел навестить своего отца на работе. Рассказ сопровождался демонстрацией серии слайдов. В одной из частей этой истории мальчик пострадал в дорожно-транспортном происшествии, и слайды пугающего содержания иллюстрировали полученные им травмы. Когда это слайд-шоу показывали здоровым добровольцам, они запоминали больше подробностей из данной части рассказа, т.е. из фрагмента с более сильной эмоциональной окраской. В то же время пациент с поражением миндалевидных тел не демонстрировал детального запоминания данного происшествия. В другом исследовании [1322] задавали вопросы пациентам с болезнью Альцгеймера, которые были свидетелями разрушительного землетрясения в японском городе Кобе в 1995 году. Было установлено, что наличие воспоминаний об этом устрашающем событии обратно коррелировало с масштабами поражения миндалевидного тела. Чем сильнее была степень дегенерации миндалевидного тела, тем меньше была вероятность того, что пациент помнит о землетрясении.

В главе 7 рассматривался случай пациентки I.R. с поражением ассоциативной слуховой коры, в результате которого она утратила способность воспринимать или воспроизводить мелодические либо ритмические аспекты музыки [1471]. Она не чувствовала разницу между консонантной (приятной) и диссонантной (неприятной) музыкой, однако все еще была способна распознавать настроение, передаваемое той или иной музыкой. Ученые [702] обнаружили, что пациенты с поражениями миндалевидного тела демонстрировали противоположные симптомы: у них не возникало затруднений с восприятием музыки, но они не распознавали тревожную музыку. При этом были способны отличить грустную музыку от веселой. Следовательно, повреждения миндалевидного тела приводят к проблемам с восприятием музыкального стиля, который люди в нормальном состоянии ассоциируют со страхом (тревожной музыки).

Итоги раздела

Страх

11.1. Описать три составляющие эмоциональной реакции.

Поведенческая составляющая представляет собой совокупность движений мышц, соответствующих вызывающей их ситуации. Реакции со стороны вегетативной нервной системы (автономные реакции) способствуют реализации поведения и обеспечивают быструю мобилизацию энергии для стремительного движения. Гормональные реакции усиливают автономные реакции.

11.2. Описать результаты научных исследований о роли миндалевидного тела и вентромедиальной префронтальной коры в возникновении чувства страха, а также в формировании условно-рефлекторной реакции страха (замирания) и ее затухании, полученные в опытах на лабораторных животных.

Миндалевидное тело организует поведенческие, автономные и гормональные реакции на разнообразные ситуации, включая вызывающие страх, гнев или отвращение. Кроме того, эта структура задействована в процессах влияния запахов и феромонов на сексуальное поведение и материнское поведение. Оно получает входящие сигналы от обонятельной системы, ассоциативной зоны височных долей, лобной коры и других участков лимбической системы и в свою очередь отсылает сигналы в лобную кору, гипоталамус, гиппокампальную формацию и ядра мозгового ствола, контролирующие автономные функции и некоторые типы видоспецифического поведения. Регистрация электрической активности единичных нейронов миндалевидного тела указывает на то, что некоторые из них реагируют на получение животным определенных стимулов, обладающих эмоциональной значимостью. Стимуляция миндалевидного тела приводит к возникновению эмоциональных реакций, а его повреждение нарушает эти реакции. Сочетание нейтрального стимула со стимулом, вызывающим эмоциональную реакцию, приводит к формированию классических условных эмоциональных реакций. Обучение этим реакциям осуществляется в основном в миндалевидном теле. При затухании условных эмоциональных рефлексов вентромедиальная префронтальная кора осуществляет ингибиторный контроль над активностью миндалевидного тела.

11.3. Изучить, какую роль у человека играет миндалевидное тело и вентромедиальная префронтальная кора в возникновении и затухании эмоций, а также в формировании эмоциональной памяти.

Наблюдения над людьми с поражениями миндалевидного тела и исследования с участием добровольцев с применением методов функциональной нейровизуализации указывают на то, что миндалевидное тело участвует в процессах формирования эмоциональных реакций не только у животных, но и у людей. Однако многие из наших условных эмоциональных рефлексов приобретаются путем наблюдения за реакциями других людей или даже в результате получения соответствующих вербальных инструкций. Результаты исследований как людей с поражениями миндалевидного тела, так и здоровых людей свидетельствуют о том, что эта структура задействована в процессах влияния эмоций на обучение и эмоциональную память. Вентромедиальная префронтальная кора играет важную роль в процессе затухания условного эмоционального рефлекса у людей.

Вопрос для размышления

Фобии могут служить яркими примерами условно-рефлекторных эмоциональных реакций. Такие рефлексы могут быть “заразными”, и мы можем приобретать их даже без непосредственного столкновения с отвращающим стимулом. Например, если ребенок увидит, что его родитель боится собак, у него также может сформироваться реакция страха при виде собаки. Как вы думаете, можно ли подобным способом поддаться некоторым предрассудкам или предубеждениям?

11.2. Агрессия

Почти все виды животных демонстрируют агрессивное поведение, включающее угрожающие жесты или фактическую атаку, направленную на другое животное. Агрессивное поведение является видоспецифическим, т.е. паттерны движений (например, принятие определенной позы, шипение, попытка укусить или ударить) управляются нейронными сетями, развитие которых во многом запрограммировано в геноме данного конкретного вида животного. Многие виды агрессивного поведения связаны с размножением. Например, агрессивное поведение, направленное на получение доступа к партнеру, защиту территории, необходимой для привлечения партнера, или территории для строительства гнезда, защиту потомства от нападений чужаков, может рассматриваться и как репродуктивное поведение. Другие виды агрессивного поведения связаны с самозащитой, например в случае появления угрозы со стороны хищника или чужака того же вида.

Агрессивное поведение может состоять из реальных нападений или же просто представлять собой угрожающее поведение, включающее специфические позы или жесты, предупреждающие противника о необходимости ретироваться прочь (в противном случае он станет объектом атаки). Животное, которому угрожают, скорее всего, продемонстрирует защитное поведение, которое может представлять собой либо угрожающее поведение, либо фактическое нападение в ответ на угрожающее поведение другого животного. Животное, которому угрожают, также может демонстрировать подчиненное поведение, давая понять агрессору, что оно признаёт свое поражение и не станет сопротивляться. В естественной среде большинство животных гораздо чаще только демонстрируют угрозу, чем фактически осуществляют нападение. Угрожающее поведение полезно для укрепления социальной иерархии в организованных группах животных или для отпугивания непрошенных гостей с территории животного. Преимущество

угрожающего поведения заключается в том, что оно не подразумевает фактической борьбы с противником, которая могла бы причинить вред одному или обоим соперникам.

Хищническое поведение подразумевает, что представитель одного вида животных нападает на представителя другого вида обычно для добычания пищи. Как оказалось, при нападении на представителя своего же вида или при самозащите животное выглядит крайне возбужденным, а активность симпатической ветви его вегетативной нервной системы высока. В то же время при нападении хищника наблюдается снижение активности симпатической ветви ВНС. Хищник не испытывает гнева или ненависти по отношению к своей жертве, нападение на добычу — это всего лишь средство для достижения цели (добыть себе пропитание).

Исследования на лабораторных животных

11.4. Описать результаты научных исследований о роли серотонина и нейронных сетей, ответственных за возникновение агрессии и хищничества, полученные в опытах на лабораторных животных.

Демонстрируемое животным в состоянии агрессии двигательное поведение запрограммировано нейронными цепями ствола головного мозга. Непосредственное нападение животного зависит от множества факторов, в том числе от природы имеющихся в данный момент в его окружении раздражителей и от наличия у животного предыдущего опыта. Как оказалось, активность нейронных цепей ствола находится под контролем гипоталамуса и миндалевидного тела, влияющих также на другие видоспецифические поведенческие реакции. Кроме того, активность лимбической системы контролируют системы восприятия, которые отслеживают состояние окружающей среды, определяя в том числе наличие или отсутствие в ней других животных.

Нейронные цепи

Ученые провели серию исследований по изучению задействованных в агрессивных нападениях и хищничестве нейронных цепей, регистрируя активность участков головного мозга кошек [719]. Исследователи обнаружили, что агрессивное нападение и хищничество можно спровоцировать стимуляцией отдельных участков периакведуктального серого вещества (ПСВ). Кроме этого, оказалось, что гипоталамус и миндалевидное тело оказывают влияние на атакующее и хищное поведение животных посредством возбуждающих и тормозных связей с ПСВ. На защитное агрессивное

поведение и хищничество, формируемое ПСВ, влияют три основные зоны миндалевидного тела и две зоны гипоталамуса. Возможная связь между латеральным гипоталамусом и вентральным ПСВ еще не получила научного подтверждения. На рис. 11.7 демонстрируются некоторые из нейронных связей, задействованных в хищном и защитном поведении.

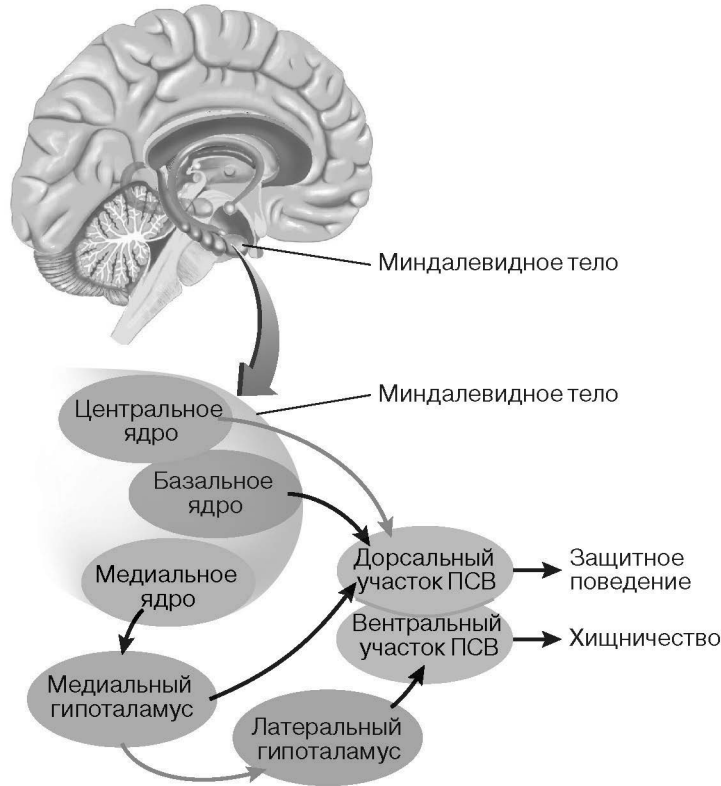


Рис. 11.7. Нейронные связи в защитном поведении и поведении хищничества. На данном рисунке изображены взаимосвязи между зонами миндалевидного тела, гипоталамуса и периаквадуктального серого вещества (ПСА), а также их влияние на защитное и хищное поведение кошек. Черные стрелки означают возбуждение, а красные — торможение

Роль серотонина

Совокупный результат множества исследований позволяет предположить, что активация серотонинергических синапсов приводит к угнетению

реакции агрессии [76]. В то же время деструкция аксонов серотонинергических нейронов в переднем мозге [2016] или таргетированные мутации, направленные на снижение синтеза серотонина [1330], способствуют возникновению агрессивных атак, что, возможно, связано с устранением тормозящего действия серотонина.

Группа исследователей [864] изучала взаимосвязь между активностью серотонинергических синапсов и агрессивностью в колонии обитающих на свободе макак-резусов. У пойманного животного отбирали пробы спинномозговой жидкости (СМЖ) и определяли содержание в ней метаболита серотонина (5-гидрокситриптамина, или 5-ГТ) 5-гидроксииндолуксусной кислоты (5-ГИУК). После выделения в синаптическую щель 5-ГТ большая часть этого нейромедиатора поступает обратно в терминальные бляшки посредством обратного захвата, однако небольшое его количество остается, расщепляется до 5-ГИУК и попадает в СМЖ. Высокий уровень 5-ГИУК в спинномозговой жидкости свидетельствует о повышенной активности серотонинергических синапсов. Исследователи обнаружили, что молодые обезьяны-самцы с наиболее низкими значениями 5-ГИУК демонстрировали паттерны достаточно рискованного поведения, включая высокий уровень агрессии к старшим и более крупным животным. Молодые обезьяны гораздо чаще, чем другие, совершали опасные прыжки с одного дерева на другое на высоте более семи метров. Они также чаще ввязывались в драки, в которых у них было мало шансов на победу. Из 49 молодых обезьян-самцов, за жизнью которых исследователи следили на протяжении четырех лет, 46% особей с наиболее низким уровнем 5-ГИУК погибли, в то время как все особи с высокими уровнями этого вещества остались в живых. Большинство погибших макак-резусов были убиты своими сородичами, причем первым убитым был самец с наиболее низким уровнем 5-ГИУК. При этом вечером накануне его гибели ученые видели, как он нападает на двух взрослых самцов. Другими словами, серотонин не просто подавляет агрессивные реакции, а оказывает регулирующее действие на рискованное поведение, к которому, в частности, относится и агрессия (рис. 11.8).

Генетические исследования других видов животных подтверждают выводы о том, что серотонин играет роль ингибитора при агрессии. Например, для некоторых пород крыс и черно-бурых лисиц, выведенных селекционным путем, характерны повышенные уровни серотонина и 5-ГИУК в головном мозге. При этом эти животные легко приручаются и демонстрируют дружелюбие при общении с человеком [1516].

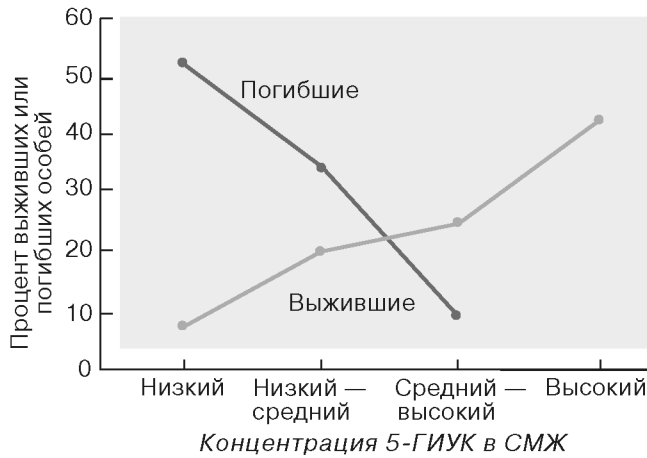


Рис. 11.8. Серотонин и рискованное поведение. На данном графике показан процент оставшихся в живых или погибших молодых самцов макак-резусов спустя четыре года после определения уровня 5-ГИУК в спинномозговой жидкости [Higley et al., 1996]

Исследования с участием добровольцев

11.5. Оцените роли наследственности и серотонина в человеческой агрессии.

Жестокость и агрессия у людей представляют собой серьезные социальные проблемы. Ознакомимся со следующими выписками из историй болезни.

В раннем детстве Стив был гиперактивным, раздражительным и непослушным... В 14 лет его исключили из школы, и свой подростковый период Стив посвятил дракам, кражам и наркотикам. Он нередко бил своих друзей... Ни школьный психолог, ни инспектор по надзору за условно осужденными, ни сотрудники службы защиты детей — никто не смог предвидеть грядущую катастрофу. В 19 лет, спустя несколько недель после последней встречи со следователем, Стив отправился домой к девушке, которая бросила его, обнаружил в ее квартире другого мужчину и застрелил его. В тот же день он совершил попытку самоубийства. Теперь он отбывает пожизненный срок в тюрьме без права на досрочное освобождение" [843, p. 580].

Когда Джошуа исполнилось два года, он выбежал из дома прямо на проезжую часть улицы. Он бил своих родственников и друзей головой

и кулаками. Он тыкал карандашом в хомячка, жившего у них дома, и пытался задушить его. Он постоянно закатывал истерики с громкими воплями и швырянием игрушек. В какой-то момент он стал пытаться навредить самому себе — бился головой об стену, больно щипал себя”, а также залезал на холодильник и прыгал с него [со слов его матери]... Родственники старались окружить Джошуа любовью и заботой. Но ничего не менялось, и в трехлетнем возрасте за ужасное поведение его выгнали из детского сада [843, p. 581].

Случаи Стива и Джошуа иллюстрируют возникновение агрессивного поведения в раннем детстве. Эти случаи также являются примерами пер-вазивного паттерна агрессивного поведения, наблюдаемого у некоторых лиц. Результаты последних нейробиологических исследований указывают на то, что существенную роль в агрессивном поведении человека с одной стороны играет наследственность, а с другой — активность его серотониновой системы.

Роль наследственности

Безусловно, полученный в раннем детстве опыт оказывает влияние на развитие агрессивного поведения, однако результаты исследований показывают, что немаловажную роль в этом процессе играет наследственность. Например, в исследовании [2021; 2020] объектом изучения стала группа однополых близнецов в возрасте семи и девяти лет. Было установлено, что степень корреляции при оценке антисоциального поведения, склонности к равнодушию и жестокости у монозиготных близнецов выше, чем у гетерозиготных. Это свидетельствует о наличии генетического компонента в процессе развития подобных черт. В то же время отсутствуют убедительные доказательства того, что общая среда, в которой воспитывались близнецы, накладывает отпечаток на развитие их склонности к такому поведению.

Роль серотонина

Данные некоторых (но далеко не всех) исследований свидетельствуют о том, что серотонинергические нейроны играют важную роль в подавлении агрессии у человека [508]. Снижение уровня секреции серотонина, на что указывает низкий уровень 5-ГИУК в СМЖ, связывают с проявлениями агрессии и другими формами антисоциального поведения, включая нападения, поджоги, убийства и жестокое обращение с детьми [1115;

1116; 2024]. Анализ выборки мужчин, осужденных за агрессивное поведение, показал, что у тех из них, чей уровень серотонинергической активности был наиболее низким, в большинстве случаев были близкие родственники с аналогичными нарушениями поведения [352]. С другой стороны, в более поздних исследованиях установлено отсутствие прямой зависимости между уровнями серотонина и проявлением агрессии, что свидетельствует о необходимости продолжения исследований в этой области [508].

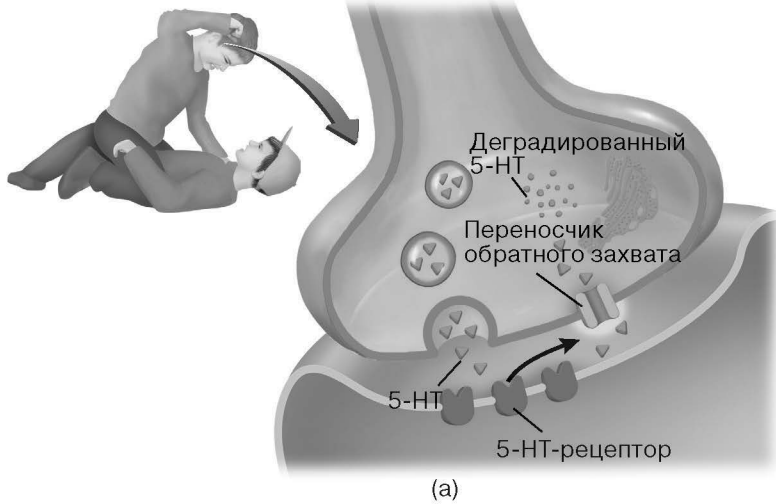
Логично предположить, что если низкие уровни секреции серотонина способствуют проявлению агрессии, то обладающие аналогичным действием лекарственные препараты должны помочь в борьбе с агрессивным поведением. Так, исследования показали, что агонист серотонина флуоксетин по результатам психологического теста снижал раздражительность и агрессивность [351]. Маленькому Джошуа, случай которого был описан во вступлении к данному подразделу, были назначены такие антидепрессанты, как агонисты рецепторов моноаминов, которые он принимал под строгим наблюдением психиатра, после чего ему был рекомендован курс поведенческой терапии. В результате лечения приступы ярости у ребенка пошли на спад, а склонность к рискованному поведению снизилась (рис. 11.9).

Гормональная регуляция агрессивного поведения

11.6. Кратко описать данные научной литературы о роли гормональной регуляции агрессии у людей и других животных.

Во многих случаях агрессивное поведение связано с размножением. Например, самцы некоторых видов животных захватывают территорию, которая может привлечь самок в период размножения, и тщательно защищают эту территорию от вторжения других самцов. У тех видов животных, размножение которых не зависит от наличия определенной территории, самцы могут конкурировать за доступ к самкам, и такое соперничество включает в себя агрессивное поведение. Самки тоже нередко соперничают с другими самками за территорию, пригодную для сооружения гнезда или рытья нор, в которых потом будут растить детенышей. Кроме этого, самки защищают своих детенышей от нападений других животных. Как известно из главы 10, репродуктивное поведение регулируется в основном организационными и активационными эффектами гормонов; следовательно, логичным будет предположить, что многие формы агрессивного поведения, как и спаривание, подвержены влиянию гормонов.

Активность серотонинергических синапсов в головном мозге



Повышенная активность серотонинергических синапсов в головном мозге

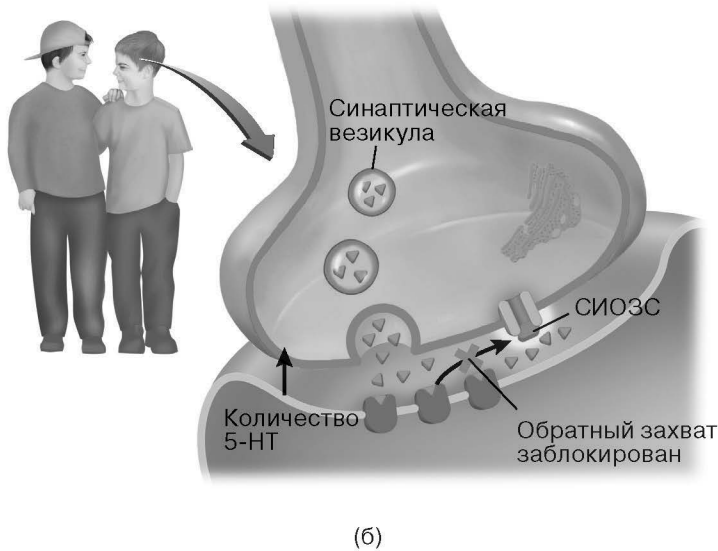


Рис. 11.9. Активность серотонинергической системы и агрессия. (а) Некоторые исследования выявили, что серотонинергические нейроны играют роль в подавлении агрессии у людей. (б) Селективные ингибиторы обратного захвата серотонина (СИОЗС) блокируют переносчиков серотонина (показан зеленым цветом на мембране пресинаптической клетки), препятствуя тем самым возврату серотонина в пресинаптическую клетку. Применение СИОЗС приводит к повышению уровня доступного для связывания с рецепторами серотонина в синапсе, что, как считается, приводит к снижению склонности к агрессивному поведению

Агрессия у самок

Вероятность вступления в драку двух взрослых самок грызунов при встрече на нейтральной территории, намного ниже, чем при столкновении двух самцов. По-видимому, на агрессивное поведение не только самцов, но и самок, влияет тестостерон. Ученые в своих опытах на протяжении 14 дней ежедневно вводили овариэктомизированным (с удаленными яичниками) крысам тестостерон, эстрадиол или плацебо. Затем животных помещали в клетку, куда подсаживали незнакомую самку [1999]. Как видно из рис. 11.10, тестостерон способствовал повышению уровня агрессивности, в то время как эстрадиол не оказывал такого действия.

Андрогены оказывают организационное действие (эффект) на агрессивность самок, и определенная доля андрогенизации, по-видимому, происходит естественным путем в пренатальный период развития. У большинства грызунов плоды в матке самки расположены в ряд, как горошины в стручке. Рядом с плодом женского пола могут располагаться два, один или же ни одного плода мужского пола, обозначенные на рис. 11.11 как 2М, 1М и 0М соответственно. Расположение рядом с плодом мужского пола сказывается на уровне андрогенов в крови самки в эмбриональном периоде. Ученые [2035] обнаружили, что в крови плодов женского пола, расположенных в матке между двумя плодами мужского пола, уровни тестостерона были гораздо выше, чем у эмбрионов женского пола, по соседству от которых располагались будущие самки. Оказалось, что самки 2М во взрослом возрасте были более склонны к проявлению агрессии в отношении других самок, чем животные 1М и 0М.

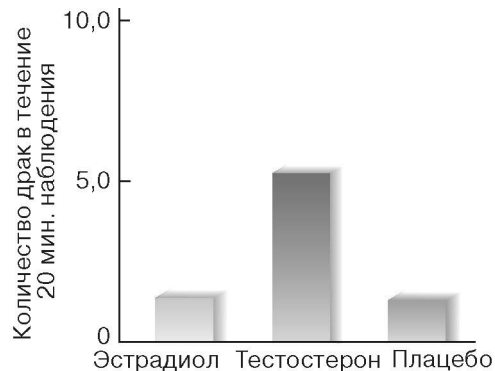


Рис. 11.10. Проявление агрессии между самками крыс после введения в течение 14 дней эстрадиола и тестостерона [1999]

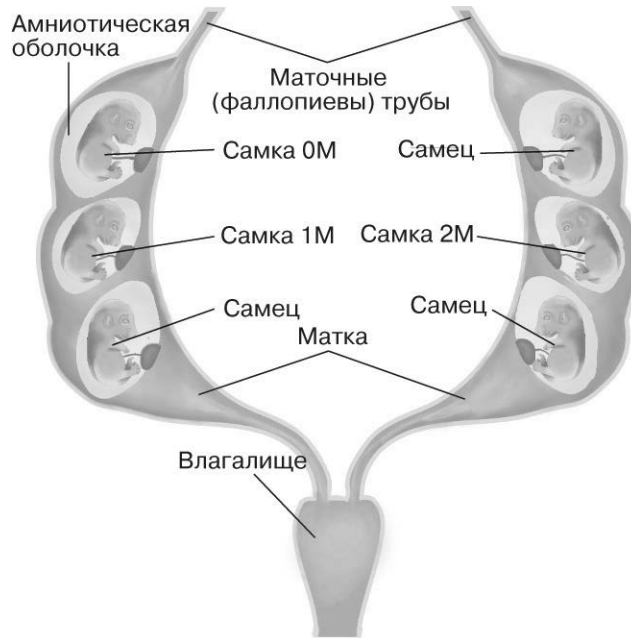


Рис. 11.11. Эмбрионы мышей женского пола 0М, 1М и 2М. (Источник: vom Saal, F.S., *Hormones and Aggressive Behavior*, edited by B.B. Svare. New York: Plenum Press, 1983)

Самки некоторых видов приматов (в частности, макак-резусов и бабуинов) чаще всего затевают драки во время или незадолго до овуляции [290; 1663]. Возможно, этот феномен обусловлен усилением полового влечения в этот период и предстоящей близостью с самцом. Еще один всплеск агрессии наблюдается непосредственно перед менструацией [1172; 1701]. В этот период самки склонны нападать на других самок. У женщин на уровень агрессивности, по-видимому, влияет изменение уровня прогестерона в лютеиновой фазе цикла (накануне менструации). По словам самих женщин, в этот период они более агрессивны и раздражительны, и это состояние связывают с низким содержанием прогестерона в фазе лютеинизации [2177].

Агрессия у самцов

У многих видов животных взрослые самцы сражаются друг с другом за территорию или за доступ к самкам. У лабораторных грызунов секреция андрогенов, происходящая в эмбриональном периоде развития, после рождения снижается, чтобы снова возрасти в пубертатном периоде. При этом появление первых признаков агрессии совпадает у самцов с началом

периода полового созревания. Это факт указывает на то, что подобное поведение находится под контролем нейронных цепей, стимулируемых андрогенами. Ведь давно известно, что кастрация снижает уровень агрессивности, а инъекции тестостерона вновь приводят к ее появлению [127].

В главе 10 говорилось, что андрогенизация оказывает организационное действие. Выделение андрогенов на ранних этапах развития индуцирует ряд изменений в развивающемся головном мозге — повышает реактивность контролирующих половое поведение самцов нейронных цепей к воздействию тестостерона. Точно так же и в период полового созревания ранняя андрогенизация оказывает организационное действие, проявляющееся в стимуляции формирования чувствительных к тестостерону нейронных цепей, способствующих возникновению агрессии у самцов после воздействия активационных гормонов.

Организационный эффект андрогенов на агрессивное поведение самцов одного вида в отношении друг друга, несомненно, имеет большое значение, но он не относится к категории реакций по типу “всё или ничего”. Продолжительное введение тестостерона со временем приводит к появлению межсамцовой агрессии даже у кастрированных сразу после рождения грызунов. При воздействии андрогенов в раннем возрасте для активации агрессивного поведения в более позднем возрасте требуются меньшие дозы этих гормонов [2034]. Таким образом, андрогенизация сенситивизирует нейронные цепи: чем раньше андрогенизация имела место, тем более эффективной будет сенситивизация (рис. 11.12).

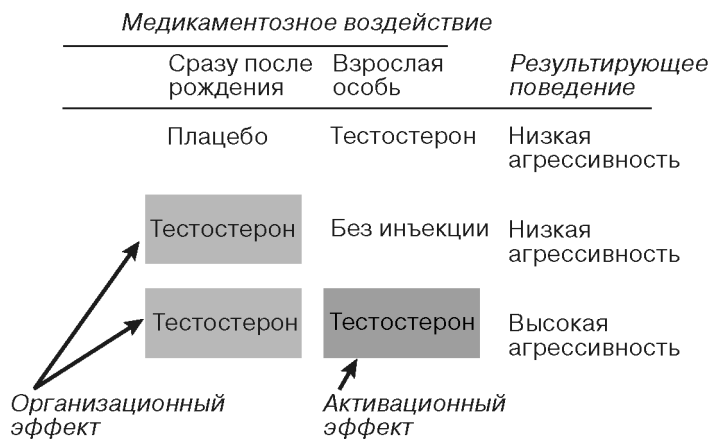


Рис. 11.12. Организационный и активационный эффекты тестостерона на проявление социальной агрессии

В главе 10 также говорилось о том, что андрогены стимулируют половое поведение у самцов, взаимодействуя с андрогеновыми рецепторами нейронов медиальной преоптической области (МПО). Оказалось, что эта область головного мозга также влияет на проявление межсамцовой агрессии при воздействии андрогенов. Так, введение тестостерона в МПО приводило к возобновлению агрессии у кастрированных самцов крыс [119]. Есть предположение, что этот гормон напрямую активизирует агрессивное поведение, стимулируя расположенные в этой области чувствительные к андрогенам нейроны. Очевидно, МПО задействована в нескольких видах репродуктивного поведения: половом поведении самцов, материнском поведении и межсамцовой агрессии.

Самцы большинства видов животных охотно атакуют других самцов, но обычно не нападают на самок. Их способность распознавать пол незнамого гостя, по-видимому, связана с присутствием определенных феромонов. Исследователям удалось устранить межсамцовую агрессию у мышей путем перерезания сошниково-носового нерва, передающего информацию от яacobсонова (сошниково-носового) органа в головной мозг [118]. При нанесении мочи самки мыши на шерсть самца мыши последний перестает быть объектом нападения других самцов после подселения к ним в клетку [487; 488]. Самцы нокаутных мышей, лишенных способности синтезировать участвующие в распознавании феромонов яacobсоновым органом белки, не способны отличать самок от самцов. Поэтому появившиеся в их поле зрения самцы не воспринимались как соперники и не были атакованы. Более того, самцы таких нокаутных мышей предпринимали попытки спаривания с подсаженными к ним в клетку обычными самцами [1531; 1890].

Влияние андрогенов на агрессивное поведение человека

В целом мальчики агрессивнее девочек. Во многих обществах люди гораздо терпимее относятся к самоуверенным и агрессивным мальчикам, чем девочкам. В половых различиях между мальчиками и девочками с точки зрения агрессивности важную роль играет социализация. Но вопрос не в том, влияет ли социализация на проявление агрессивности (да, влияет), а в том, играют ли какую-либо роль в таком поведении биологические факторы, например воздействие андрогенов.

Организационные эффекты

Пренатальная андрогенизация повышает степень агрессии у всех изученных в этом плане видов животных, в том числе и у приматов. Следовательно, если бы андрогены не влияли на проявление агрессивного поведения у людей, наш вид стал бы исключением. После полового созревания андро-

гены также начинают оказывать активационное действие. Уровень тестостерона у мальчиков начинает повышаться в раннем подростковом возрасте, и в этот же период у них наблюдается повышение агрессивности и драчливости [1228]. В период полового созревания у мальчиков меняется социальный статус, и тестостерон влияет не только на их мышцы, но и на их мозги, поэтому мы не можем утверждать с полной уверенностью, что данный эффект является результатом воздействия гормонов, или, если это действительно так, опосредован ли он головным мозгом. Как было сказано ранее, на эмбрион самки грызуна 2М (когда по соседству от него расположены два мужских эмбриона) воздействует небольшое количество андрогена, оказывающее измеримый организационный эффект на будущее агрессивное поведение.

Ученые [356] сравнивали склонность к агрессии у 13-летних девочек (1М) из тройни (две сестры и один брат) и у сестер из тройни, состоящей только из девочек (1F). Было установлено умеренное, но статистически значимое повышение уровня агрессивности у девочек 1М. При этом уровни тестостерона у девочек 1М и 1F не отличались, поэтому повышенная агрессивность у 1М могла стать результатом увеличения пренатального воздействия андрогенов. В то же время нельзя исключить и возможность того, что на склонность к агрессии у девочек повлияло общение и воспитание вместе с братом того же возраста.

Как мы видели в главе 10, девочки с врожденной гиперплазией надпочечников (ВГН) во время эмбрионального развития подвергались воздействию аномально высоких доз андрогенов, продуцируемых их собственными надпочечными железами. Как результат, у девочек с ВГН наблюдается явное предпочтение мальчиков в качестве партнеров по играм, интерес к “мальчишеским” игрушкам и играм в детстве, а также сексуальное влечение к женщинам во взрослом возрасте. Осуществляемая родителями социализация и биологические отличия, безусловно, способствуют выбору ребенком типичных для его пола игрушек, но никоим образом не влияют на другие способности, например умение ориентироваться в пространстве [2116]. Исследователи [150] в своей статье отмечают, что, по словам родителей и исходя из результатов письменного теста, девушки-подростки и взрослые женщины с врожденной гиперплазией надпочечников в целом демонстрируют более высокие уровни агрессивности, чем обычные женщины.

Активационные эффекты

Получить научно-обоснованные и неопровержимые доказательства активационных эффектов андрогенов на проявление агрессии у взрослых людей непросто. В прошлом в некоторых странах осужденных за сексу-

альные преступления мужчин подвергали кастрации с целью подавления их сексуальной агрессии. Как указывается в некоторых работах, приступы агрессии у преступника исчезали, а также сходило на нет и его половое влечение [789; 1071; 1896]. В то же время данные исследования нельзя считать до конца достоверными ввиду отсутствия соответствующих контрольных групп испытуемых, а также не проводилась непосредственная оценка агрессивного поведения каждого преступника.

В ряде случаев агрессивность, особенно у лиц, совершивших изнасилование, пытались лечить синтетическими стероидами, ингибирующими продукцию андрогенов яичками. Медикаментозное лечение предпочтительнее кастрации, поскольку действие лекарств является обратимым, но эффективность лечения антиандрогенами к настоящему времени полностью не доказана. По данным ученых, эти препараты помогали снизить уровень сексуальной агрессии, но не влияли на другие ее формы [2047]. В опытах на самцах обезьян было установлено, что введение одного из таких препаратов снижало у этих животных половую активность и агрессию, направленную на самок, однако усиливало проявление межсамцовой агрессии [2183].

Еще одним способом выяснить, влияют ли андрогены на агрессивность у людей, является определение уровня тестостерона у лиц, в той или иной степени демонстрирующих агрессивное поведение. Хотя данный подход создает меньше этических проблем, он сопряжен с рядом методологических трудностей. Для начала приведем несколько доказательств. Так, в опубликованном литературном обзоре указывается, что большинство исследований подтверждают прямую зависимость между уровнями тестостерона у мужчин и степенью их агрессивности [57]. Например, в ходе обследования 4462 бывших военных у мужчин с самыми высокими уровнями тестостерона в личных делах было гораздо больше записей о разных антиобщественных действиях, включая нападения на взрослых людей, а также сведений о конфликтах с родителями, учителями и одноклассниками в подростковом возрасте [403]. Причем эти проблемы были наиболее ярко выражены у выходцев из низких социально-экономических слоев общества.

Ученые высказали предположение, что первичный социальный эффект андрогенов может быть связан не с агрессией, а с доминированием [1229]. Если андрогены усиливают стремление доминировать над другими, то такое стремление иногда может привести к агрессии, но не во всех ситуациях. Например, есть люди, которые стремятся доминировать над другими скорее символически, чем путем прямой агрессии (например, выиграв атлетический турнир или приобретая статусные символы).

Роль окружающей среды

В любом случае мы должны помнить о том, что корреляция не обязательно указывает на причинно-следственную связь. На уровень тестостерона человека может влиять окружающая его среда. Например, проигрыш в соревнованиях вызывает снижение уровня тестостерона в крови [543; 1230]. Более того, на показателях уровня тестостерона может сказаться даже победа или поражение в азартной игре в условиях эксперимента в лаборатории психологии: выигравшие участники эксперимента довольны и пребывают в приподнятом настроении, и уровень тестостерона у них выше [1233]. Исследования показали повышение уровня тестостерона у баскетбольных и футбольных болельщиков после победы их команды и понижения уровня этого гормона в случае проигрыша [156]. У людей, принимающих открытые, выразительные позы (так называемые “позы превосходства”), наблюдается повышение уровня тестостерона, и у них возникает ощущение силы и власти, но не обязательно агрессия [289]. Таким образом, любые корреляционные исследования не дают полной уверенности в том, что высокие уровни тестостерона в крови человека заставляют его доминировать и вызывают агрессию. Возможно, все происходит наоборот, и именно ощущение успеха, в результате которого данный человек занял доминирующее положение, привело к повышению у него уровня тестостерона относительно уровня этого гормона у тех людей, которых он превзошел.

Анаболические стероиды

Все мы слышали новости о том, что какой-то атлет в очередной раз “попался” на употреблении анаболических стероидов для увеличения мышечной массы и силы, т.е. для получения конкурентного преимущества перед соперниками. К анаболическим стероидам относятся природные андрогены и синтетические гормоны, обладающие андрогенным действием. Следовательно, можно ожидать, что эти гормоны будут повышать уровень агрессивности, вызывая реакцию, называемую иногда “стероидной яростью” в популярных СМИ. По оценкам, в Швеции, Австралии и США анаболические стероиды принимает примерно 1% населения или даже меньше [514]. Ученые установили, что занимающиеся пауэрлифтингом спортсмены-мужчины, принимавшие анаболические стероиды, ведут себя гораздо агрессивнее и враждебнее тех атлетов, которые не употребляли эти препараты [2144]. В то же время такое усиление агрессивности после приема анаболических стероидов отмечено лишь у 40% лиц, а это значит, что у оставшихся 60% агрессивность не возрастает [514]. Роль анаболиче-

ских стероидов в проявлении агрессии до конца не ясна, поэтому с полной уверенностью нельзя утверждать, что агрессивность возрастает именно в результате приема стероидов. Вполне возможно, что спортсмены, которые и так были более конкурентоспособными и агрессивными, с большей долей вероятности решатся принимать стероиды [514; 2144].

Алкоголь

Ученые провели серию интересных экспериментов с другими видами приматов, и полученные результаты могут в некоторой степени относиться и к агрессии у людей. Были получены данные, что эффекты от приема алкоголя и андрогенов могут до некоторой степени взаимодействовать друг с другом. В ходе экспериментов ученые [2103; 2104] установили, что алкоголь повышает уровень межсамцовой агрессии у доминирующих самцов беличьих обезьян, однако только в период спаривания, когда уровень тестостерона у них в крови в два-три раза выше обычного. Авторами высказано предположение, что последствия приема алкоголя сказываются и на социальном статусе самца и на уровне тестостерона в его крови (рис. 11.13). Данное предположение нашло подтверждение в исследованиях

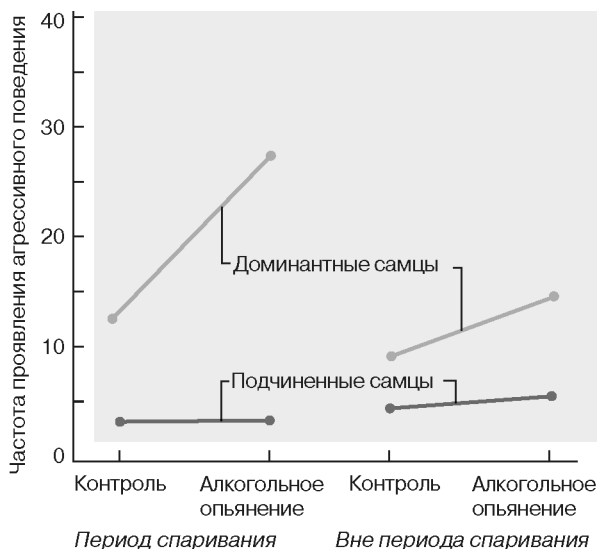


Рис. 11.13. Алкоголь, спаривание и агрессивное поведение у обезьян. На графике изображено влияние приема алкоголя на частоту проявления агрессивного поведения у доминирующих и подчиненных самцов беличьих обезьян в период спаривания и вне этого периода [2104]

[2104], изучавших обезьян вне периода спаривания. Было установлено, что прием алкоголя приводит к усилению агрессии у альфа-самцов только после инъекций тестостерона. При этом такой феномен не наблюдается у подчиненных обезьян, которые, возможно, научены не вести себя агрессивно. Следующим этапом исследований станет поиск нейронных механизмов, ответственных за подобное взаимодействие.

Итоги раздела

11.4. Описать результаты научных исследований о роли серотонина и нейронных сетей, ответственных за возникновение агрессии и хищничество, полученные в опытах на лабораторных животных.

Проявления агрессивного поведения видоспецифичны и в большинстве случаев выполняют полезные функции. В защитном поведении и хищничестве, по-видимому, задействовано периаквадуктальное серое вещество головного мозга, а также гипоталамус и миндалевидное тело. Оказалось, что активность серотонинергических нейронов подавляет проявления рискованного поведения, в том числе агрессии. Деструкция аксонов серотонинергических нейронов переднего мозга приводит к повышению агрессивности, а прием медикаментозных средств, облегчающих серотонинергическую трансмиссию, снижает степень агрессии. Низкие уровни 5-ГИУК (метаболита серотонина) в спинномозговой жидкости обезьян коррелируют у них со склонностью к рискованному и агрессивному поведению. Высокие уровни серотонина и 5-ГИУК в мозге у крыс и черно-бурых лисиц связывают с уменьшением агрессивности.

11.5. Оценить роль наследственности и серотонина в агрессивном поведении человека.

У человека низкие уровни 5-ГИУК в СМЖ коррелируют с усилением склонности к рискованному и агрессивному поведению. У людей генетические факторы играют не последнюю роль в склонности к агрессии и антисоциальному поведению.

11.6. Кратко описать данные научной литературы о роли гормональной регуляции агрессии у людей и других животных.

Поскольку многие формы агрессивного поведения связаны с размножением, на них оказывают влияние гормоны, особенно половые стероидные. Прежде всего, андрогены задействованы в таком агрессивном поведении, как атака и нападение, но не в защитном поведении, демонстрируемом и самцами, и самками. Андрогены у самцов оказывают организационное и активационное действие не только на половое, но и на атакующее поведение. По-видимому, влияние андрогенов на межсамцовую агрессию опосредовано медиальной преоптической областью. Драки между самками грызунов тоже иногда возникают при встрече на нейтральной территории, но это случается

гораздо реже, чем при встрече двух самцов. Самки грызунов, подвергшиеся легкой пренатальной андрогенизации (самки 2M), более склонны атаковать других самок. Самки приматов чаще атакуют во время овуляции или около того, что, возможно, связано с усилением полового влечения к самцам в этот период. Очевидно, андрогены усиливают агрессивное поведение и у людей, но провести такие исследования на людях, учитывая этическую сторону вопроса, намного сложнее, чем на лабораторных животных. Наблюдения над девочками с врожденной гиперплазией надпочечников и гетерозиготных близнецов женского пола, деливших матку с братом, показали, что пренатальные андрогены провоцируют агрессивное поведение в дальнейшей жизни. Ученые предположили, что первичный эффект андрогенов может заключаться в усилении стремления к достижению доминантного положения, а повышение агрессивности может быть уже вторичным. Пока неясно, способствует высокий уровень андрогенов доминированию или же успешное доминирование приводит к повышению уровня андрогенов. Исследования на обезьянах показывают, что тестостерон и алкоголь оказывают синергетическое действие, особенно у доминирующих особей.

Вопрос для размышления

С точки зрения эволюции агрессивное поведение и стремление занять доминирующее положение обладает полезными функциями. В частности, они повышают вероятность появления потомства у самых здоровых и наиболее сильных животных. Можете ли вы привести примеры полезного и вредного влияния таких тенденций на представителей нашего с вами вида?

11.3. Контроль над побуждениями

Многие исследователи считают, что спонтанное насилие является следствием нарушения регуляции эмоций. У многих из нас состояние фрустрации может вызвать сильную эмоциональную реакцию (всплеск эмоций), но нам обычно удается овладеть собой и успокоиться. Вентромедиальная префронтальная кора, в состав которой входит медиальная орбифронтальная кора и субгенуальная передняя поясная кора, играет важную роль в регуляции наших эмоциональных реакций на подобные ситуации.

Роль вентромедиальной префронтальной коры

11.7. Привести примеры роли вентромедиальной префронтальной коры в контроле над побуждениями.

Важная роль вентромедиальной префронтальной коры (ВПК) в контроле над эмоциональным поведением подтверждается теми последствия-

ми, которые возникают в результате поражения данной области головного мозга. Рассмотрим это на примере одного широко известного случая, произошедшего в середине XIX века. Финеас Гейдж, бригадир строителей на прокладке железной дороги, при помощи стального лома набивал про сверленное в скале отверстие порохом. Внезапно заряд взорвался, и при взрыве лом прошел его щеку, прошел через головной мозг и вышел наружу через верхушку черепа (рис. 11.14). Гейдж выжил, но во многих аспектах стал другим человеком. До травмы его характеризовали как серьезного, трудолюбивого и энергичного человека. После травмы, по словам окружающих, он стал вести себя инфантильно, безответственно и капризно, он не думал о других людях, утратил способность строить планы и реализовывать их, а его поступки выглядели эксцентрично. Изначально изучавшие этот случай неврологи придерживались мнения, что в результате несчастного случая произошло двустороннее повреждение ВПК [415]. Однако позже было высказано предположение, что имело место лишь левостороннее поражение ВПК. Более того, в результате пересмотра исторических фактов выяснилось, что в действительности Гейдж практически полностью восстановился после несчастного случая, а регуляция эмоций и контроль над побуждениями у него были нарушены в гораздо меньшей степени, чем считалось ранее. Все это подтверждает мнение о том, что у этого человека была поражена только половина ВПК.

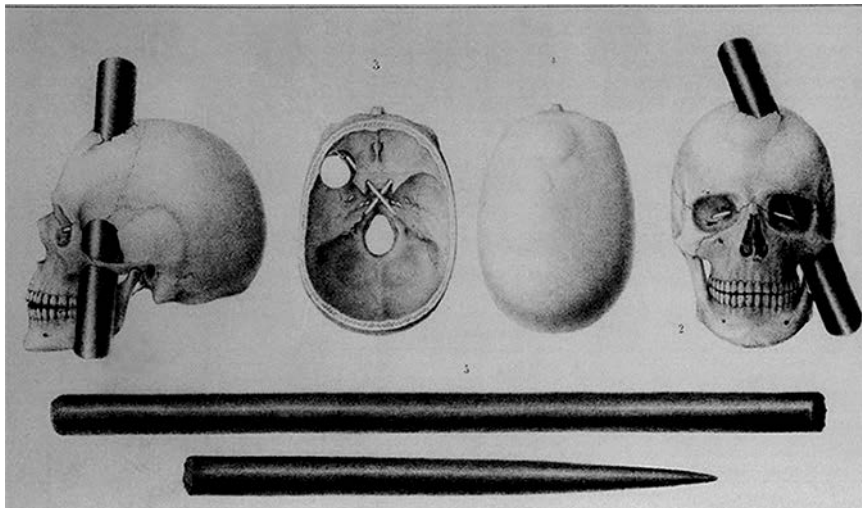


Рис. 11.14. Травма Финеаса Гейджа. Стальной лом прошел его голову насквозь — от левой щеки до темени. (Источник: Everett Collection Historical/Alamy)

Люди с поражениями ВПК в результате несчастного случая или заболевания способны адекватно оценивать значимость тех или иных ситуаций, однако чисто теоретически. Например, рассмотрим случай пациента E.R. с билатеральным поражением ВПК, полученным вследствие развития доброкачественной опухоли, которая была впоследствии успешно удалена [553]. После операции E.R. демонстрировал абсолютно правильные социальные суждения, а когда ему предлагали обсудить гипотетические ситуации, в которых присутствовали моральные, этические или практические дилеммы, он всегда давал вполне разумные советы и обосновывал их тщательно аргументированной логикой. Однако в его собственной жизни все было иначе. Он потратил все свои сбережения, терял одну работу за другой, не мог отличить важные решения от несущественных, а его жена ушла от него и подала на развод. Хотя E.R. «усвоил и применял нормальные паттерны социального поведения до повреждения мозга и... был способен вспомнить подобные паттерны... реальные жизненные ситуации не вызывали их в его памяти [553, p. 1737].

Получены доказательства того, что ВПК осуществляет взаимодействие мозговых механизмов, задействованных в автоматических эмоциональных реакциях (как сформировавшихся в результате обучения, так и врожденных) с механизмами, контролирующими сложные виды поведения. Исполняя роль своеобразного посредника, ВПК использует наши эмоциональные реакции для управления нашим поведением и контролирует возникновение эмоциональных реакций в различных социальных ситуациях.

Повреждение ВПК приводит к серьезным и зачастую непоправимым нарушениям поведенческого управления и принятия решений. Такие нарушения, по-видимому, являются следствием эмоциональной дисрегуляции. Ученые [48] на основании опроса родственников пациентов с поражениями ВПК составили рейтинг видов их эмоционального поведения, который возглавила устойчивость к фрустрации, далее шли эмоциональная нестабильность, тревожность и раздражительность. Кроме этого, со слов родственников и лечащих врачей, был составлен рейтинг умений и навыков пациентов в реальной жизни, таких как способность к рациональному мышлению, планированию, социально неприемлемое поведение, финансовое и служебное положение. Проанализировав полученные данные, исследователи обнаружили значимую корреляцию между эмоциональной дисфункцией и нарушениями реальных навыков и умений. При этом какой-либо взаимосвязи между когнитивными способностями и реальными

навыками обнаружено не было, а это говорит о том, что в основе затруднений, возникающих в реальной жизни у людей с поражениями ВПК, лежат проблемы в их эмоциональной сфере.

Любопытные данные были получены с помощью метода фМРТ [1383]. Оказалось, что ВПК играет определенную роль в мозговых механизмах, отвечающих за храбрость. Ученые сканировали головной мозг людей, одни из которых боялись змей, а другие не боялись. Находясь в томографе, участники эксперимента могли нажимать кнопки, управляющие движением конвейерной ленты, на которой располагалась живая змея, и перемещать ее соответственно к себе или от себя. Те, кто змей не боялся, перемещали змею ближе к себе и при этом не демонстрировали признаков страха. Однако у тех, кто боялся змей, признаки страха появлялись по мере приближения к ним пресмыкающегося. Некоторые из испытуемых, боявшихся змей, жали на кнопку, чтобы отодвинуть змею подальше от себя, но были и такие, которые, несмотря на явный страх, приближали змею. Другими словами, они преодолевали свой страх, демонстрируя храбрость. Проявление смелости сопровождалось активацией одной из областей ВПК, а именно субгенуальной передней поясной коры. У участников исследования, поддавшихся страху и отодвигавших змею подальше от себя, активации этой области мозга не наблюдалось (рис. 11.15).

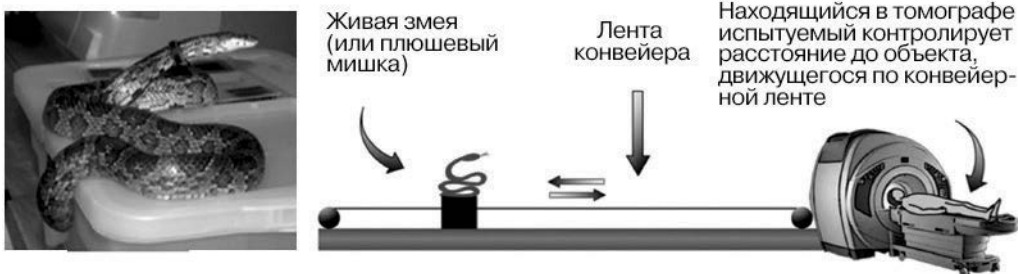


Рис. 11.15. Роль вентромедиальной префронтальной коры. Участникам эксперимента давали задание максимально приблизить к себе либо живую змею, либо плюшевого медвежонка. В ходе выполнения задания испытуемые несколько раз принимали решение о том, переместить объект ближе к себе или дальше от себя. При этом испытуемым сканировали мозг с помощью фМРТ. Демонстрация смелости сопровождалась активацией субгенуальной передней поясной коры. (Источник: Nili, U., Goldberg, H., Weizman, A., and Dudai, Y., Fear thou not: Activity of frontal and temporal circuits in moments of real-life courage, *Neuron*, 2010, 66(6), 949–962)

Развитие мозга и контроль над побуждениями

11.8. Привести доказательства участия факторов развития личности в контроле над побуждениями.

Многие исследователи полагают, что спонтанное насилие является следствием нарушений эмоциональной регуляции. Миндалевидное тело играет важную роль в возникновении таких бурных эмоциональных реакций, как злость и тому подобное, а префронтальная кора — в подавлении такого поведения, доводя до нашего сознания все негативные последствия подобного поведения. Миндалевидное тело формируется уже на ранних стадиях развития, а вот префронтальная кора — значительно позже. Она продолжает свое формирование в старшем детском возрасте и достигает окончательного развития примерно к концу периода полового созревания (рис. 11.16). По мере развития префронтальной коры у подростков возрастает скорость когнитивной обработки информации, улучшаются способности к абстрактному мышлению, переключению внимания с одной темы на другую, а также к подавлению неадекватных реакций [2157]. Методом структурной визуализации было установлено [2086], что степень агрессивного поведения, которое зачастую демонстрируют подростки в отношении родителей, прямо пропорциональна объему миндалевидного тела и обратно пропорциональна относительному объему правой медиальной префронтальной коры.

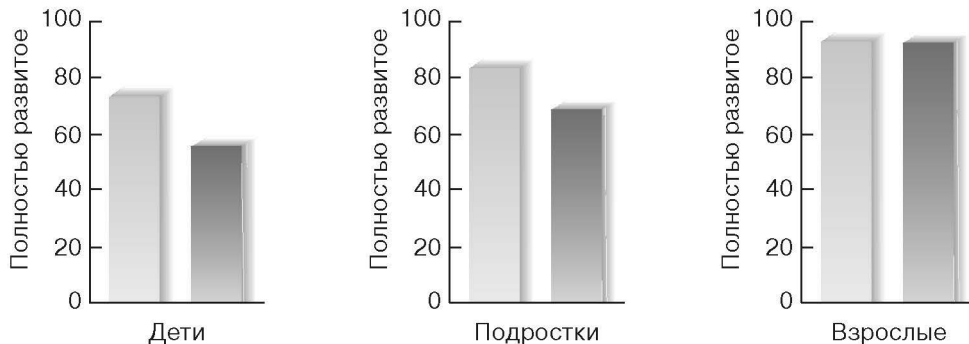


Рис. 11.16. Развитие миндалевидного тела в течение жизни человека

Преступление и контроль над побуждениями

11.9. Описать, какие связанные с контролем над побуждениями отличия наблюдаются в головном мозге преступников, людей с антисоциальным расстройством личности и обычных людей.

Ученые [1543] обнаружили, что у осужденных за убийство преступников активность префронтальной коры была снижена, а активность подкорковых структур (в том числе миндалевидного тела) повышена. Такие изменения были наиболее ярко выражены у спонтанных и эмоциональных убийц. Хладнокровные и расчетливые убийцы, чьи преступления были совершены не в приступе гнева или ненависти, демонстрировали более типичные паттерны мозговой активности. Возможно, возрастание активации миндалевидного тела усиливало стремление проявлять отрицательные эмоции, а снижение активации префронтальной коры отражалось на способности ингибировать активность миндалевидного тела и, следовательно, контролировать эмоции. Позднее те же исследователи [1544] показали, что у людей с антисоциальными расстройствами личности объем серого вещества префронтальной коры снижен на 11%.

Серотонин и контроль над побуждениями

11.10. Прояснить роль серотонина в контроле над побуждениями.

Ранее в этой главе шла речь о том, что снижение активности серотонинергических нейронов ассоциируется с агрессией, насилием и склонностью к рискованным поступкам. А как говорилось в этом разделе, снижение активности префронтальной коры связано с антисоциальным поведением. Логично предположить, что эти два факта взаимосвязаны. Префронтальная кора получает львиную долю проекций от серотонинергических нейронов, входящие сигналы от которых активируют эту область головного мозга. Например, методом фМРТ было установлено [1183], что лекарственный препарат фенфлурамин, стимулирующий секрецию серотонина, повышает активность префронтальной коры, которая, по-видимому, угнетает активность миндалевидного тела и тем самым подавляет агрессивное поведение. В исследовании [394] было показано, что при введении единичной, но высокой дозы агониста 5-HT-рецепторов снижается вероятность принятия участниками эксперимента решения о причинении вреда другому человеку в сценариях, ставящих перед ними моральные дилеммы. Следовательно, представляется вероятным, что аномально низкие

уровни секреции серотонина могут стать причиной снижения активности префронтальной коры и возрастания вероятности появления утилитарных суждений (подробнее об этом — в следующем разделе) или же экстремальных форм антиобщественного поведения.

Рядом исследований было подтверждено, что недостаточная серотонинергическая иннервация префронтальной коры связана с импульсивным поведением. Ученые обнаружили, что у здоровых, не склонных к насилию людей прием препаратов, стимулирующих секрецию серотонина, усиливал активность орбифронтальной коры, однако этого не происходило у склонных к спонтанной агрессии испытуемых [1374]. При проведении исследований методом фМРТ были получены данные, о том, что у склонных к спонтанной агрессии лиц количество транспортеров серотонина снижено [603]. Поскольку транспортеры серотонина расположены в мембране серотонинергических терминальных бляшек, результаты данного исследования позволяют предположить, что в медиальную префронтальную кору таких лиц поступает меньше входящих сигналов от серотонинергических нейронов.

Как говорилось ранее, склонность к спонтанной агрессии успешно лечится специфическими ингибиторами обратного захвата серотонина, например флуоксетином. Исследователи методом фМРТ оценивали активность участков мозга у людей со склонностью к спонтанной агрессии до и после 12-недельного курса приема флуоксетина [1375]. Было установлено, что в результате приема этого препарата активность префронтальной коры возрастала, а агрессивность снижалась.

Принятие моральных решений

11.11. Привести данные научной литературы о том, какие именно области головного мозга задействованы в эмоциональных аспектах процесса принятия моральных решений.

Ранее считалось, что моральный выбор является результатом сознательного и рационального решения, лишённого эмоций. Однако накопленные к настоящему времени сведения позволяют предположить, что эмоции влияют на наши моральные суждения, а также на принятие решений, связанных с персональным риском и получением вознаграждения. В то же время в процессе принятия моральных решений участвует префронтальная кора. А недавние исследования нейронных механизмов эмоций подтверждают, что именно они играют не просто важную, а *очень* важную роль в разрешении моральных дилемм.

Разберем следующую моральную дилемму [1956]. Вы видите, как по рельсам с вершины холма стремительно несется вниз вагонетка, у которой отказали тормоза. У подножья холма на рельсах лежат пять человек. Если вы не вмешаетесь, эти пять человек вскоре погибнут. Вы стоите возле переключателя, который может перевести железнодорожную стрелку, и вагонетка повернет на другую колею и безопасно остановится. Но здесь тоже находится человек, и если перевести вагонетку туда с целью спасения пяти жизней, то убит будет находящийся здесь человек. Что же делать: просто стоять и смотреть, как вагонетка задавит пять человек или же спасти их, но при этом убить человека, лежащего на другой колее?

Большинство опрошенных приходят к выводу, что нужно перевести вагонетку на другую колею и пожертвовать одним человеком ради спасения пятерых. Это решение продиктовано сознательным и логичным рассуждением: лучше убить одного человека, чем пятерых. Теперь немного видоизменим данную дилемму. Как и раньше, вагонетка несется вниз по склону, вы сами стоите на мостике над колеей, и переключателя у вас под рукой нет. Однако на мостике рядом с вами стоит человек очень крупного телосложения, и если его столкнуть с моста, он упадет на колею и за счет массы своего тела остановит вагонетку (рис. 11.17). (В этом сценарии вы слишком малы, чтобы остановить вагонетку, поэтому не можете пожертвовать собой и тем самым спасти пять человек.) Что же вам делать?

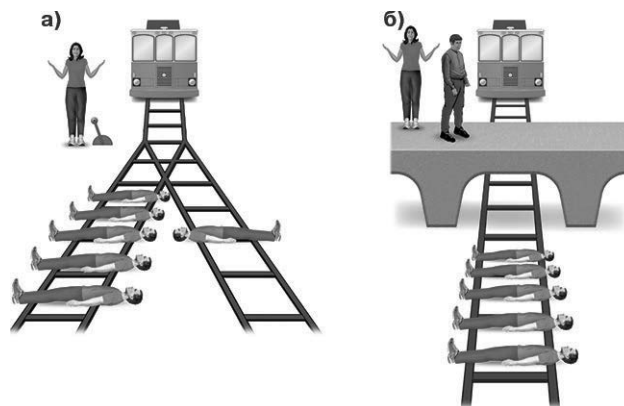


Рис. 11.17. Варианты сценариев при принятии моральных решений: случай с вагонеткой. В сценарии (а) человек должен принять решение, нажать ли ему рычаг и спасти несколько жизней или не нажимать и спасти одного человека. В сценарии (б) человек должен решить, столкнуть ли ему с моста другого человека и пожертвовать им во имя спасения пяти жизней

Для большинства людей мысль о том, чтобы своими руками толкнуть человека под колеса вагонетки крайне неприятна, хотя, по сути, результат будет таким же, как и в первом варианте сценария: гибнет один человек во имя спасения пятерых. Казалось бы, совсем неважно, убили вы человека, столкнув его с моста на железнодорожные пути или же направив на него вагонетку путем переключения стрелки: этот человек все равно погибнет. Вместе с тем представить себя толкающего кого-то под колеса поезда намного тяжелее с эмоциональной точки зрения, чем просто изменить направление следования вагонетки, хотя результат обоих действий один и тот же — смерть человека. Следовательно, решением моральных дилемм руководят эмоциональные реакции, и эти решения не являются просто результатом рациональных и логических рассуждений.

В исследовании методом фМРТ ученые [717] предлагали участникам разрешить несколько моральных дилемм наподобие вышеупомянутых и обнаружили, что обдумывание этих дилемм приводит к активации некоторых участков головного мозга, задействованных в эмоциональных реакциях, в том числе вентромедиальной префронтальной коры. При принятии "безопасных" решений, например поехать куда-то автобусом или поездом, активации этих участков мозга не наблюдалось. Следовательно, можно предположить, что наше нежелание толкнуть человека на верную смерть обусловлено весьма неприятной эмоциональной реакцией, которую мы ощущаем, наблюдая за всем этим.

Теперь давайте рассмотрим контраст между принятием решения перевести стрелки и спасти жизнь нескольких человек и решением собственноручно толкнуть человека на рельсы, чтобы достичь той же цели. Размышление над первой дилеммой приводит к возникновению гораздо более слабой эмоциональной реакции, чем обдумывание второй, а вот при размышлении только над второй дилеммой наблюдается значительная активация ВПК. Следует ожидать, что пациенты с поражениями ВПК, демонстрирующие нарушения своей эмоциональной сферы, вероятнее всего, примут решение толкнуть человека на рельсы. Фактически именно так эти люди и поступают. Ученые [1017] провели исследование пациентов с повреждениями ВПК, поражениями других областей головного мозга (но не ВПК), а также контрольной группы здоровых людей. Всем были предложены три варианта событий. Первый вариант не требовал принятия моральных решений, второй был связан с разрешением моральной дилеммы, но не касающейся лично данного человека, а третий был связан с моральной дилеммой личного характера. В табл. 11.2 приведены примеры сценариев, предложенных организаторами данного исследования его участникам.

Таблица 11.2. Сценарии, предложенные участникам эксперимента: не связанные с принятием моральных решений, связанные с принятием моральных решений, но не касающихся человека лично, а также связанные с принятием моральных решений личного характера [1017]

Пирожные (не связанная с моралью дилемма)

Вы решили испечь для себя пирожные. Находите в поваренной книге подходящий рецепт и выясняете, что в состав пирожного входят измельченные грецкие орехи. Но вы не любите грецкие орехи, а любите орехи макадамия. У вас имеется оба вида орехов.

Нарушите ли вы состав пирожных, заменив грецкие орехи орехами макадамия или будете делать все строго по рецепту?

Моторная лодка (моральная дилемма, не касающаяся человека лично)

Во время отдыха на удаленном острове вы ловите рыбу с причала и видите, как группа туристов садится в небольшую лодку и отправляется на соседний остров. Вскоре после отплытия туристов по радио объявляют о надвигающемся сильном шторме, который почти наверняка застанет их в пути. Единственная возможность предупредить их об опасности — взять моторную лодку, стоящую на причале поблизости. Однако лодка принадлежит местному богачу, славящемуся своим крутым нравом, и ему точно не понравится, если вы воспользуетесь его собственностью.

Возьмете ли вы чужую лодку без спроса, чтобы предупредить туристов о надвигающейся опасности?

Спасательная шлюпка (личная моральная дилемма)

Вы находитесь на борту круизного лайнера. Внезапно начинается пожар, и все пассажиры должны покинуть судно. Спасательных шлюпок на всех пассажиров не хватает. Шлюпка, в которой оказались вы, слишком сильно погрузилась в воду. Еще несколько сантиметров, и вода начнет переливаться через борт. Через некоторое время море начинает волноваться, и лодка постепенно заполняется водой. Если ничего не предпринять, она начнет тонуть еще до прибытия спасателей, и все находящиеся в спасательной шлюпке люди погибнут. Но среди пассажиров есть человек с тяжелой травмой, который в любом случае не выживет. Если его выбросить за борт, остальные пассажиры будут спасены.

Решитесь ли вы вытолкнуть раненого человека за борт, чтобы спасти жизни остальных пассажиров?

Исследователи [1017] полагали, что пациенты с повреждениями ВПК в ситуации, не связанной с принятием моральных решений, и в ситуации, где моральные решения не касаются человека лично, будут принимать точно такие же решения, как и другие группы испытуемых, поскольку в обоих случаях обычно решения принимаются рационально и без ярко выраженного эмоционального компонента. При принятии решений в этих ситуациях нужно учитывать только целесообразность сделанного выбора.

В то же время следует ожидать, что вследствие эмоциональной недостаточности пациенты с поражениями префронтальной коры будут принимать утилитарные решения и в случае личной моральной дилеммы. И, как показали наблюдения, это и происходит. Пациенты с поражениями ВПК гораздо чаще отвечали утвердительно на вопрос, поставленный в конце последнего сценария.

Причиной нежелания толкать кого-то к гибели, даже если это действие спасло бы жизни других людей, может стать заставляющая содрогнуться неприятная мысль о том, каково было в действительности совершить такой поступок и наблюдать за гибелью человека. Если это действительно так, то люди с поражениями ВПК сообщают, что они готовы, например, столкнуть человека вниз с моста, только потому, что мысль о таком поступке не возбуждает у них неприятной эмоциональной реакции. В исследовании [1320] было обнаружено, что люди без повреждений головного мозга демонстрировали физиологические признаки неприятной эмоциональной реакции при размышлении о том, чтобы столкнуть другого человека с моста, и сообщали, что не станут этого делать. В то же время у пациентов с повреждениями ВПК признаков неприятной эмоциональной реакции не наблюдалось, и они сообщали, что столкнули бы человека на рельсы.

Итоги раздела

Контроль над побуждениями

11.7. Привести примеры роли вентромедиальной префронтальной коры в контроле над побуждениями.

Вентромедиальная префронтальная кора (ВПК) играет важную роль в формировании эмоциональных реакций. Этот отдел коммуницирует с дорсомедиальным ядром таламуса, височной корой, вентральной областью покрышки, обонятельной системой, миндалевидным телом, передней поясной корой, латеральным ядром гипоталамуса и другими участками лобной коры, включая дорсолатеральную префронтальную кору. Люди с поражениями ВПК демонстрируют импульсивное поведение и частые вспышки гнева без адекватной причины. Такие пациенты способны объяснить последствия сложных социальных ситуаций, но, оказавшись сами в таких ситуациях, реагируют неадекватно. Активность ВПК возрастает при демонстрации смелого поведения (контроля над побуждениями), например, позволяя змее приблизиться к ним, несмотря на свой страх перед этими пресмыкающимися.

11.8. Привести доказательства участия факторов развития личности в контроле над побуждениями.

Миндалевидное тело задействовано в проявлении таких эмоций, как гнев и ярость. Созревание миндалевидного тела происходит раньше, чем префронтальной коры, наоборот, подавляющей буйное поведение. Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что степень проявления агрессивного поведения прямо пропорциональна объему миндалевидного тела и обратно пропорциональна объему правой медиальной префронтальной коры.

11.9. Описать, какие связанные с контролем над побуждениями отличия наблюдаются в головном мозге преступников, людей с антисоциальным расстройством личности и обычных людей.

Снижение активности префронтальной коры и повышение активности подкорковых структур головного мозга ассоциируют со спонтанным агрессивным поведением. У людей с антисоциальными расстройствами личности наблюдается уменьшение объема серого вещества в префронтальной коре.

11.10. Прояснить роль серотонина в контроле над побуждениями.

Входящие сигналы от серотонинергических нейронов на префронтальную кору угнетают активность миндалевидного тела и подавляют проявление спонтанного агрессивного поведения. Повышение активности серотонинергических нейронов приводит к снижению импульсивности в поведении. В ВПК лиц, склонных к спонтанной агрессии, поступает меньше входящих сигналов от серотонинергических нейронов.

11.11. Привести данные научной литературы о том, какие именно области головного мозга задействованы в эмоциональных аспектах процесса принятия моральных решений.

ВПК участвует в процессе разрешения моральных дилемм. Когда люди принимают решения, связанные с внутренним конфликтом между утилитарным решением и личными моральными суждениями, происходит активация ВПК. Люди с поражениями ВПК делают практический выбор при решении моральных дилемм.

Вопрос для размышления

Имеет ли какую-либо ценность понимание нейронных основ морального поведения и принятия решений? Как эти знания могут использовать врачи, полицейские, присяжные или преподаватели?

11.4. Передача эмоций

Как говорилось ранее в этой главе, эмоции — это организованные реакции, состоящие из поведенческих, автономных и гормональных компонентов. Они призваны помочь животному среагировать на возникающие в окружающей среде ситуации, например представляющие угрозу для его жизни. Для наших далеких предков, обитавших на Земле еще до появления млекопитающих, вероятнее всего, такие угрожающие жизни ситуации были, пожалуй, единственными, на которые нужно было реагировать эмоционально. Однако со временем в процессе эволюции появились и другие реакции с новыми функциями. Многие виды животных (в том числе и наш с вами) передают свои эмоции другим с помощью изменения позы, жестов, мимики и невербальных звуков (например, вздохов, рычания, стонов). Такие средства выражения эмоций выполняют важные социальные функции: они сообщают другим индивидам о нашем самочувствии, или, точнее, о том, что мы намерены делать. Например, они могут предупредить конкурента о том, что мы сердимся, или сообщить друзьям, что нам грустно и мы нуждаемся в утешении и поддержке. Они могут помочь предупредить об опасности или о том, что происходит что-то хорошее. Данный раздел посвящен средствам выражения и передачи эмоций.

Мимика и эмоции: врожденные реакции

11.12. Доказать, что выражение эмоций является врожденной реакцией.

Чарльз Дарвин [422] предположил, что выражение эмоций у человека эволюционировало из выражения эмоций у других животных. Он говорил, что выражение эмоций является врожденным, а не приобретенным в процессе обучения реакциями, состоящими из сложной последовательности движений преимущественно лицевых мимических мышц. Таким образом, и презрительная ухмылка человека, и рычание волка представляют собой биологически детерминированные паттерны реакций, управляемые врожденными мозговыми механизмами мозга, наподобие, например, кашля и чихания. Некоторые из этих движений сами напоминают определенное поведение, а некоторые возникли вследствие такого поведения. Например, при рычании животное демонстрирует свои зубы, и это может быть воспринято как готовность укусить.

Дарвин собирал подтверждения своей гипотезы о врожденном характере эмоциональных реакций, наблюдая за собственными детьми, а также

переписываясь с людьми, живущими в различных изолированных сообществах в разных уголках мира. Он рассуждал, что если люди по всему земному шару, в независимости от степени изолированности от окружающего мира, демонстрируют одинаковые мимические выражения эмоций, то эти выражения должны быть унаследованными, а не приобретенными в процессе обучения. Логическая цепочка выглядит следующим образом: когда некая группа людей живет изолированно многие годы, у нее формируется собственный язык. Поэтому можно сказать, что используемые людьми слова являются случайными и какие-либо биологические основы употребления конкретных слов для обозначения конкретных понятий отсутствуют. Если же те или иные выражения лица при определенных эмоциях являются наследственными, они должны быть примерно одинаковыми у людей разных культур, независимо от их изолированности друг от друга. И действительно, Дарвин заметил, что люди, относящиеся к разным культурам, используют одинаковые паттерны движений мимических мышц для выражения определенного эмоционального состояния.

В классических работах [535; 532] в основном подтверждается гипотеза Дарвина о том, что отражающееся на лице выражение эмоций — это врожденная видоспецифическая совокупность движений мимических мышц лица [422]. Например, исследователи [535] изучали, насколько члены изолированного племени в Новой Гвинее были способны распознать выражения эмоций у представителей западной цивилизации. Испытуемые легко справились с поставленной задачей, у них не возникало никаких затруднений с распознаванием эмоций. С другой стороны, и европейцы по выражению лиц представителей данного племени без труда угадывали эмоции этих людей. На рис. 11.18 приведены четыре фотографии одного из членов исследуемого племени, иллюстрирующие выражения его лица после прослушивания фраз, призванных вызвать реакцию счастья, печали, гнева и отвращения.

Тот факт, что ранее никогда не общавшиеся друг с другом люди использовали одинаковую мимику, натолкнули ученых [535] на мысль, что выражения лица, демонстрирующие определенные эмоции, являются врожденными поведенческими паттернами, а не приобретенными в результате обучения. И напротив, представители разных культур используют разные слова для обозначения тех или иных понятий; в производстве речи не вовлечены врожденные реакции, а это значит, что воспроизведению слов необходимо обучаться.



Рис. 11.18. Мимика лица представителя племени из Новой Гвинеи. Выражения лица данного человека в ответ на следующие фразы: (а) “Пришел твой друг, и ты рад встрече”; (б) “Твой ребенок умер”; (в) “Ты зол и готов вступить в драку”; (г) “Ты видишь дохлую свинью, которая лежит тут уже давно”. (Источник: Ekman, P., *The Face of Man: Expressions of Universal Emotions in a New Guinea Village*, New York: Garland STPM Press, 1980. Воспроизводится с разрешения авторов)

В других исследованиях ученые сравнили мимику лица у слепых и зрячих людей. Они предположили, что если мимика людей из этих двух групп одинакова, значит, выражения лица являются врожденными для нашего вида и не требуют обучения путем подражания. Оказалось, что мимика слепых молодых людей и зрячих детей очень похожа [905; 2124]. Более того, участники Паралимпийских игр (как победители, так и проигравшие), среди которых были спортсмены и с врожденной, и с приобретенной слепотой, а также зрячие, выражали эмоции абсолютно одинаково [1214]. Таким образом, исследования людей из разных культур, а также слепых людей подтверждают, что эмоциональные выражения лица являются врожденными.

Ученые [1704] пришли к аналогичным выводам, повторив опыты [535] в звуковой версии. Исследователи предложили участникам эксперимента (владеющим английским языком европейцам и жителям изолированных де-

ревень в северной части Намибии) прослушать записи невербальных звуков, сопровождающих ситуации, которые обычно вызывают такие эмоции, как гнев, отвращение, страх, печаль, удивление или радость. При этом испытуемым вначале рассказывали некую историю, а затем они слышали два разных характерных звука (вздохи, стоны, смех и т.п.). При этом один из этих звуков соответствовал эмоциям, вызываемым данной историей. Все испытуемые без труда выбирали правильный невербальный звук, и было неважно, использовался он обычно среди представителей своей культуры или чужой.

Нервная система и передача эмоций: распознавание эмоций

11.13. Обобщить мозговые структуры, задействованные в распознавании эмоций, обращая внимание на латерализацию функций, направление взгляда, подражание и отвращение.

Эффективная коммуникация — процесс двусторонний. Это означает, что способность к демонстрации своего эмоционального состояния посредством изменения выражения лица полезна лишь тогда, когда другие люди могут распознать эти выражения. Ученые [1039] незаметно наблюдали за людьми в ситуациях, делающих их счастливыми (например, страйк во время игры в боулинг, победа любимой спортивной команды, прогулка в чудесный день). Выяснилось, что, пребывая в одиночестве, люди в таких ситуациях демонстрировали лишь небольшие признаки счастья, однако, находясь в обществе, они улыбались гораздо чаще. Например, игроки в боулинг, выбившие страйк, обычно не улыбались в тот момент, когда шар сбивал кегли, но, как только они поворачивались лицом к своим партнерам по игре, на их лицах часто появлялась довольная улыбка. Исследователи установили, что даже 10-месячные дети демонстрировали такую тенденцию к выражению эмоций в присутствии зрителей [934].

Распознавание эмоций по выражению лица другого человека происходит обычно автоматически, быстро и точно. Ученые обнаружили, что люди в процессе наблюдения быстро улавливают даже мимолетные проявления множества эмоций [1967]. Если испытуемым давали больше времени на размышления о том, какое же выражение лица они видели, их ответы практически не менялись. Психологи иногда называют подобные быстрые выводы “тонкими срезами”. “Тонкие срезы” оценки ситуаций и поведения с эмоциональным содержанием (например, обмана или общения) оказались одинаково точными при просмотре контента как менее чем 30 с, так и около 300 с. Предоставление дополнительного времени для оценки эмо-

ционального содержания не приводило к значительному улучшению точности такой оценки в данных примерах [39]. Аналогичные исследования в музыке выявили, что оценка эмоционального содержания песни оказывается точной уже после 300–400 мс прослушивания [1042].

Латерализация функций распознавания эмоций

Человек распознает чувства других людей с помощью зрения и слуха по выражению их лица, интонации голоса и подбору выражений. Результаты многих исследований свидетельствуют, что правое полушарие играет более важную роль в восприятии эмоций других людей, чем левое. Например, ученые [207] обнаружили, что пациенты с поражениями правого полушария испытывали затруднения с созданием или описанием мысленного образа того, как на лице выражаются эмоции.

Результаты этих исследований были подтверждены данными, полученными методом фМРТ. Например, в эксперименте испытуемым предлагали прослушать несколько предложений и определить их эмоциональную составляющую [646]. В одном случае участников эксперимента просили обратить внимание на слова и ответить, описывают они ситуацию, в которой некто испытывает счастье, грусть, гнев, или же являются эмоционально нейтральными. В другом случае участники эксперимента должны были определить эмоциональную окраску предложений по интонации, с которой они были произнесены. Исследователи обнаружили, что восприятие эмоций на основании значения слов приводило к повышению активности префронтальной коры в обоих полушариях головного мозга, причем в левом полушарии активность была выше, чем в правом. Восприятие эмоций на основании интонации приводило к повышению активности только правой префронтальной коры (рис. 11.19).



Рис. 11.19. Восприятие эмоций. ПЭТ-сканирование указывает, какие области головного мозга активируются при восприятии эмоций по значению слов (отмечены красным) или по интонации голоса (отмечены зеленым) [646]

В работе [798] был описан исключительно интересный случай мужчины, страдающего так называемой *чистой словесной глухотой*, или фонетически-сенсорной афазией. Эта афазия возникла у него вследствие повреждения левой височной коры. (В главе 14 мы подробнее расскажем о данном синдроме.) Этот человек не понимал смысл обращенной к нему речи, однако без труда распознавал эмоции по интонации сказанного. Этот случай, а также полученные результаты фМРТ указывают, что понимание смысла слов и распознавание интонации голоса являются независимыми друг от друга функциями [646].

Роль миндалевидного тела и префронтальной коры

Как говорилось в предыдущих разделах, миндалевидное тело играет особенную роль в эмоциональных реакциях. Эта структура также играет важную роль в распознавании эмоций. Например, было установлено, что повреждения миндалевидного тела в результате дегенеративных заболеваний или хирургических вмешательств при тяжелых случаях эпилепсии приводят к нарушению способности к распознаванию эмоций по выражению лица, особенно страха [15; 16; 17; 273; 2152]. Кроме того, методами функциональной нейровизуализации было установлено существенное повышение активности миндалевидного тела при рассматривании фотографий людей, лица которых явно выражали страх и лишь незначительное повышение этой активности при рассматривании фотографий счастливых лиц [1324; 2080]. Хотя повреждения миндалевидного тела нарушают процессы визуального распознавания выражения эмоций на лице, получены данные, что эти повреждения, по-видимому, не влияют на способность распознавать эмоции по интонации голоса [14; 46].

Результаты ряда исследований позволили предположить, что визуальная информация, используемая человеком для распознавания эмоций по выражению лица, поступает в миндалевидное тело непосредственно от таламуса, а не от зрительной ассоциативной коры. Отмечается, что в миндалевидное тело визуальная информация поступает из двух источников — подкоркового и коркового [11]. К подкорковым зонам, из которых входящие сигналы поступают в миндалевидное тело, относятся верхний холмик четверохолмия, а также группа крупных ядер заднего таламуса, называемая *подушкой таламуса*, или *пульвинаром*. При этом оказалось, что именно подкорковые структуры обеспечивают амигдалу наиболее важной информацией для выполнения задания. И действительно, некоторые ослепшие в результате повреждения зрительной коры люди

способны распознавать эмоции по выражению лица, хотя они даже не смотрят на чье-то лицо. Этот феномен называется *аффективным слепозрением* [45; 437]. Авторы исследования [1921] подтвердили, что “эмоциональное заражение” может происходить даже в отсутствие осознанного понимания происходящего. Людям с односторонними повреждениями зрительной коры демонстрировали снимки лиц, выражающие счастье или же страх, в зрячих (невыпавших) и слепых (выпавших) участках их поля зрения. Хотя испытуемые не сообщали, что видят эмоциональное выражение (или даже само лицо) в слепой зоне, их собственное выражение лица автоматически менялось в соответствии с эмоцией на лице человека с фотографии. На рис 11.20 показано сокращение “мышц смеха” и “мышц грусти” у участников эксперимента. Обратите внимание, что соответствующие мышцы сокращаются и тогда, когда снимки счастливых и грустных лиц представлены как в невыпавшем участке поля зрения (“видимые стимулы”), так и в выпавшем его участке (“невидимые стимулы”).

Об эмоциях человека могут сообщить не только движения его лицевых мышц, но и “язык его тела” [436]. Например, при виде сжатого кулака, сопутствующего выражению гнева на лице, напуганный противник, возможно, ретируется. Демонстрация фотографий людей в позах, соответствующих страху точно так же, как и демонстрация фотографий лиц с выражением страха на них, активирует миндалевидное тело [748]. Ученые [1263] при помощи компьютера видеоизменили снимки людей, создав коллажи, на которых эмоциональное выражение лица совпадало с соответствующей позой (например, выражение страха на лице и поза страха) или же не совпадало (например, выражение злости на лице и поза страха). После этого участникам эксперимента предложили идентифицировать выражения лиц, изображенных на снимках. Выяснилось, что оценка осуществлялась гораздо быстрее и была намного точнее, если выражение лица и поза соответствовали друг другу. Иными словами, когда мы смотрим на лица других людей, на наше восприятие их эмоций влияет не только их выражение лица, но и их поза.

В главе 6 говорилось, что зрительная кора получает информацию от двух нейронных систем. Магноцеллюлярная система предоставляет информацию о движении, глубине и очень тонких различиях яркости в поле зрения перед глазами. Эта система возникла на раннем этапе эволюции головного мозга млекопитающих, и обеспечивает большинство из них (например, собак и кошек) монохроматическим и несколько нечетким видением окружающего мира. Парвоцеллюлярная система найдена лишь

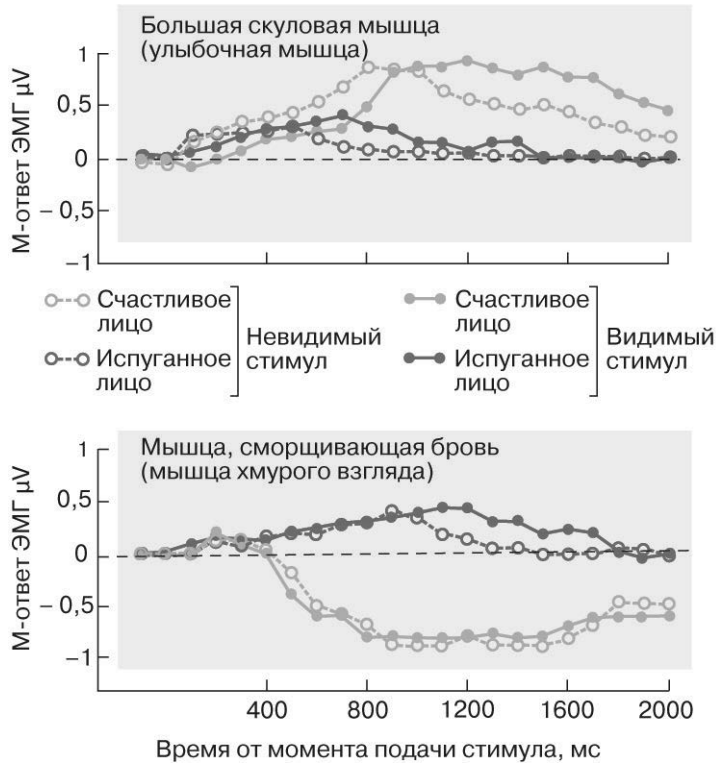


Рис. 11.20. Неосознанное подражание мимическому выражению эмоций. Когда пациентам с односторонним поражением зрительной коры демонстрировали фотографии веселых или грустных людей, участники эксперимента улыбались или хмурились независимо от того, попадало изображение в зрячий или слепой участок их поля зрения. Это свидетельствует о том, что визуальная информация, касающаяся выражения эмоций, может обрабатываться головным мозгом даже в отсутствие осознанного понимания происходящего [1922]

у некоторых приматов, в том числе у людей. Эта система снарядила нас цветовым зрением и способностью различать мелкие детали. Часть зрительной ассоциативной коры, ответственная за распознавание лиц, а именно веретенообразная лицевая область, принимает сигналы преимущественно из парвоцеллюлярной системы. Поток информации, получаемой миндалевидным телом от верхнего холмика четверохолмия и подушки таламуса, или пульвинаром, берет свое начало в более примитивной магноцеллюлярной системе (рис. 11.21).

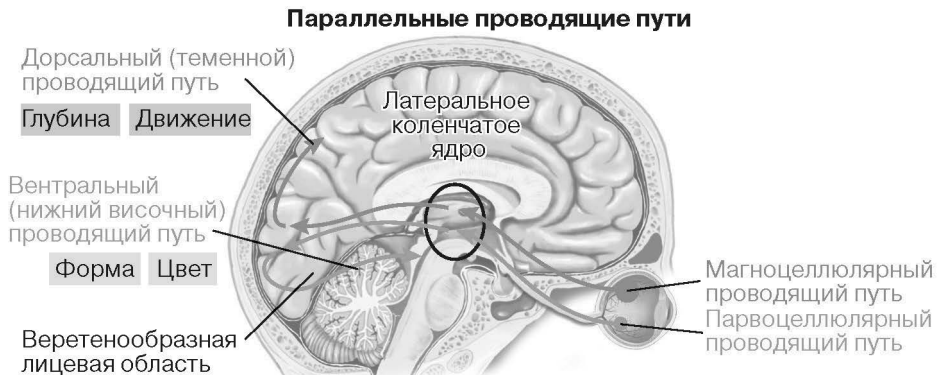


Рис. 11.21. Проводящие пути в головном мозге, по которым информация от двух зрительных систем поступает в миндалевидное тело. Магноцеллюлярный проводящий путь передает монохроматическую информацию о глубине и движении. Магноцеллюлярная система отсылает проекции в миндалевидное тело и использует низкочастотную пространственную информацию для быстрой идентификации эмоциональной информации. Парвоцеллюлярный проводящий путь передает информацию о цвете и мелких деталях. Он проецируется на веретенообразную лицевую область и использует высокочастотную пространственную информацию

В своем оригинальном фМРТ-исследовании ученые демонстрировали участниками эксперимента снимки нейтральных или испуганных лиц других людей [2038]. Одни фотографии были обычными, а другие с помощью специальной компьютерной программы были отфильтрованы таким образом, что на них оставалось лишь изображение с высокой пространственной частотой. (О понятии пространственных частот речь шла в главе 6.) Как показано на рис. 11.22, на изображении с высокой пространственной частотой видны мелкие детали переходов между светлым и темным, а изображения с низкой пространственной частотой выглядят размытыми. При разглядывании этих снимков стимулируется главным образом соответственно парвоцеллюлярная и магноцеллюлярная система.

Ученые обнаружили, что веретенообразная лицевая область была более эффективна при распознавании лиц отдельных людей и использовала для этого в основном высокочастотную (парвоцеллюлярную) пространственную информацию [2038]. И напротив, миндалевидное тело, а также поставляющие ему визуальную информацию верхний холмик четверохолмия и подушка таламуса способны распознавать выражение страха на основе низкочастотной (магноцеллюлярной) пространственной информации, но не высокочастотной.

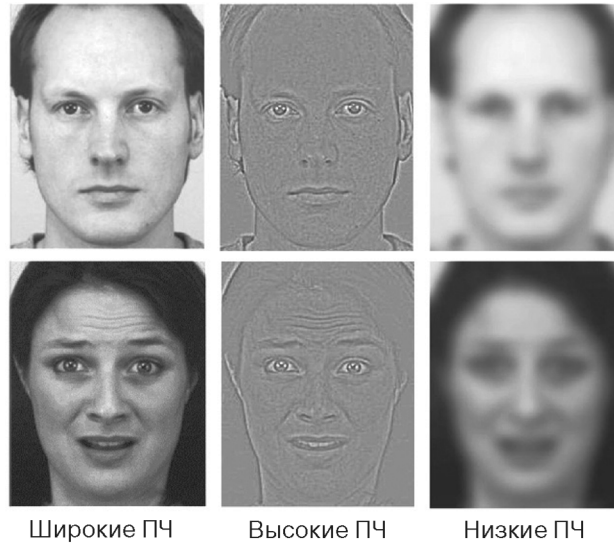


Рис. 11.22. Участие магноцеллюлярной и парвоцеллюлярной систем в процессе восприятия эмоций. На рисунке представлены визуальные стимулы, использованные в оригинальной работе [2038]. Более примитивная магноцеллюлярная система чувствительна к низким пространственным частотам (ПЧ), а возникшая позже в процессе эволюции парвоцеллюлярная система чувствительна к высоким пространственным частотам. (Источник: Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., and Dolan, R. J., Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions, *Nature Neuroscience*, 2003, 6, 624–631)

Экспериментаторы регистрировали электрические потенциалы миндалевидного тела и зрительной ассоциативной коры с помощью электродов, вживленных пациентам, страдающим эпилепсией и проходившим обследование на предмет необходимости проведения им нейрохирургического лечения этого недуга [1043]. Участникам эксперимента показывали снимки лиц с выражениями страха, счастья и отвращения. Самая сильная реакция при этом возникала при виде испуганных лиц, а активность миндалевидного тела регистрировалась до появления активности в зрительной ассоциативной коре. Такая быстрая реакция свидетельствует в пользу того, что в миндалевидное тело визуальная информация поступает от магноцеллюлярной системы, для которой характерна быстрая передача сигналов, и это позволяет распознавать выражение страха на лице.

Итак, результаты исследований ясно говорят о том, что миндалевидное тело играет важнейшую роль в распознавании страха по выражению лица. В то же время было высказано предположение, что при определенных обстоятельствах эту задачу могут решать и другие участки мозга [15]. Ученые изучали случай S.M., женщины с билатеральным поражением миндалевидных тел. Она не могла смотреть в глаза людям, изображенным на снимках. Другая группа исследователей [1844] наблюдала за движениями ее глаз при общении с иными людьми. Как и в предыдущем исследовании, S.M. не смотрела в глаза своему собеседнику, а ее взгляд большую часть времени был направлен на его рот (рис. 11.23).

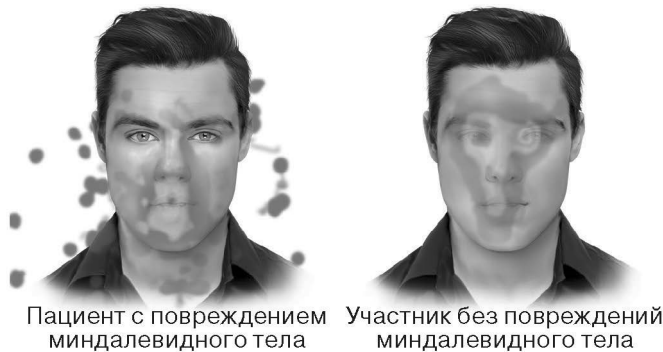


Рис. 11.23. Фиксация взгляда после поражения миндалевидного тела. На рисунке изображено количество точек фиксации взгляда на лице собеседника у человека с двусторонним поражением миндалевидных тел и у обычного человека. Теплые цвета обозначают области с повышенным количеством фиксаций взгляда. Обратите внимание, что пациент не смотрит в глаза собеседнику. (Источник: Spezio, M. L., Huang, P.-Y. S., Castelli, F., and Adolphs, R. *Journal of Neuroscience*, 2007, 27, 3994–3997. Copyright © 2007, The Society for Neuroscience)

Глаза сами по себе могут выражать страх. Данные фМРТ [2079] свидетельствуют о том, что при взгляде на испуганные глаза другого человека (рис. 11.24) происходит активация вентральной зоны миндалевидного тела, куда поступает большинство сигналов от корковых и подкорковых структур мозга. Следовательно, тот факт, что пациентка S.M. не смотрела в глаза собеседнику, является возможным объяснением ее неспособности распознавать только эту эмоцию. Однако, когда экспериментаторы велели ей взглянуть в глаза человека, изображенного на фотографии, она смогла распознать выражение страха [13]. Но когда ей переставали напоми-

нать о необходимости смотреть в глаза, пациентка вскоре отводила от них взгляд, и ее способность распознавать испуганное выражение лица исчезала вновь.



Рис. 11.24. Роль белков глаз в эмоциональных реакциях. Используя определенные визуальные стимулы, ученые продемонстрировали, что белков глаз вполне достаточно для выражения страха [2079]. (Источник: Whalen, P. J., Kagan, J., Cook, R. G., Davis, F. C., Kim, H., Polis, S., ... and Johnstone, T., Human amygdala responsivity to masked fearful eye whites, *Science*, 2004, 306, 2061. Copyright © 2004 American Association for the Advancement of Science)

Восприятие направленности взгляда

Ученые выявили интересную функцию головного мозга, которая может быть связана с распознаванием выражения эмоций [1477]. Они обнаружили, что у обезьян нейроны верхней височной борозды вовлечены в процесс определения направления взгляда другой обезьяны или даже человека. Так, некоторые нейроны в этой области активировались при рассматривании обезьяной фотографий лиц других обезьян и даже людей, но только в том случае, когда взгляд изображенных на снимках людей или обезьян был устремлен в каком-то определенном направлении. Например, на рис. 11.25 отображен уровень активности нейронов при рассматривании лица человека, смотрящего вверх.

Почему взгляд важен для распознавания эмоций? Для начала необходимо выяснить, направлено выражение эмоций непосредственно на вас или на кого-то другого. Например, выражение злости, направленное на вас, совсем не то же самое, что и выражение, направленное на другого человека. А если же кто-то проявляет признаки страха, выражение его лица может служить полезным предупреждением, но только в том случае, если вы определили, на что или на кого смотрит человек. Ученые выяснили, что люди гораздо легче распознают злость, если взгляд другого человека

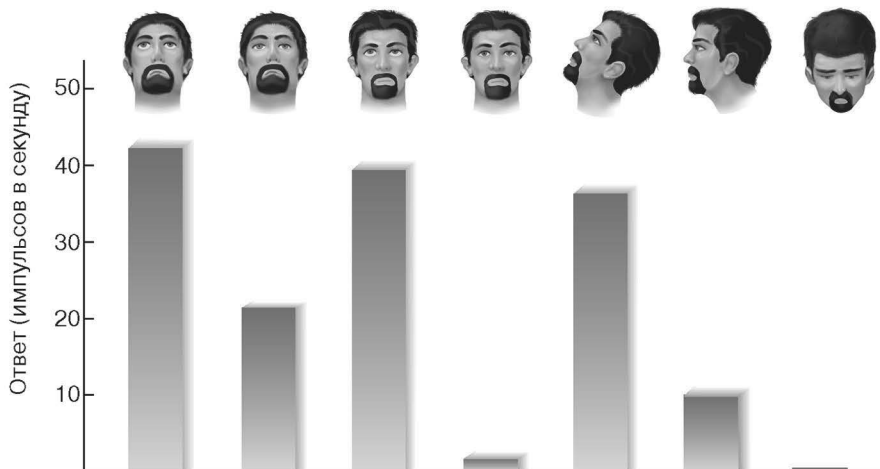


Рис. 11.25. Направление взгляда и реакция клетки. Диаграмма демонстрирует реакции единичного нейрона, локализованного в наружных слоях верхней височной борозды мозга обезьяны. Активнее всего клетка возбуждается, когда животное рассматривает снимок лица человека, смотрящего вверх. (Источник: Perrett, D. I., Harries, M. H., Mistlin, A. J., et al. *International Journal of Comparative Psychology*, 1992, 4, 25–55)

обращен на них, а страх — если взгляд другого человека направлен куда-то еще [7]. Отмечается, что разгневанное выражение лица, обращенное к наблюдателю, означает: этот другой человек хочет, чтобы наблюдатель прекратил делать то, что он/она сейчас делает [176].

По-видимому, в распознавании направления взгляда задействована новая кора (неокортекс), покрывающая верхнюю височную борозду. Так, повреждения этой области нарушают способность обезьян различать направление взгляда другого животного, однако не влияют на способность распознавать лица других обезьян [276; 818]. Как говорилось в главе 6, функция задней теменной коры, являющаяся конечной точкой дорсального тракта обработки визуальной информации, заключается в восприятии расположения объектов в пространстве. Во время фМРТ-исследования участникам эксперимента демонстрировался мультипликационный фильм с изображением лица [1466]. При изменении направления взгляда нарисованного лица исследователи отмечали возрастание активности в правой верхней височной извилине и задней теменной коре. Скорее всего, способность человека обратить внимание на происходящее в окружающей среде по направлению взгляда другого человека обусловлено наличием связей между нейронами верхней височной извилины и задней теменной коры.

Роль подражания в распознавании эмоций: система зеркальных нейронов

В ходе исследований было обнаружено возможное недостающее звено между соматическими ощущениями и распознаванием эмоций [12]. При помощи специальной компьютерной программы у 108 пациентов с локализованными поражениями головного мозга был проведен поиск корреляции между данными поражениями и способностью этих людей к распознаванию и идентификации тех или иных эмоций по выражению лица. Ученые обнаружили, что наиболее серьезные нарушения данной способности возникали вследствие поражения соматосенсорной коры правого полушария мозга (рис. 11.26). Ученые предположили, что человек, видя выражение эмоции на лице, неосознанно представляет себя с таким же выражением лица. Более того, человек не просто воображает себя с таким выражением лица, а в действительности имитирует то, что видит. Ученые выдвинули гипотезу: соматосенсорное представление о том, что чувствует человек, придав лицу соответствующее выражение, дает подсказки для распознавания тех эмоций, которые выражаются на лице другого человека [12]. В поддержку этой гипотезы авторы приводят данные, что способность пациентов с повреждениями правого полушария головного мозга распознавать эмоции по выражению лица коррелирует с их способностью воспринимать соматосенсорные стимулы. Это значит, что у пациентов с поражениями правого полушария головного мозга, кроме нарушений соматосенсорного восприятия, есть также затруднения с распознаванием эмоций.

Ученые [883] проанализировали большую выборку данных, доказывающих правильность упомянутой выше гипотезы (так называемой “гипотезы симуляционизма”). Например, нейровизуализационные исследования продемонстрировали, что области мозга, активирующиеся при виде выражения тех или иных эмоций другим человеком, активируются и при имитации соответствующих выражений. В своем исследовании ученые путем транскраниальной магнитной стимуляции нарушали нормальную активность тех областей головного мозга, которые задействованы в зрительном восприятии лиц или соматосенсорной обратной связи от собственного лица [1502]. При этом было установлено, что прерывание работы любой из этих областей приводит к нарушению способности человека распознавать эмоции по выражению лица. Наконец, проводилось исследование, в ходе которого испытуемые должны были держать зубами ручку таким образом, чтобы это мешало им улыбаться [1405]. При этом участники эксперимента начинали испытывать трудности с распознаванием счастливых

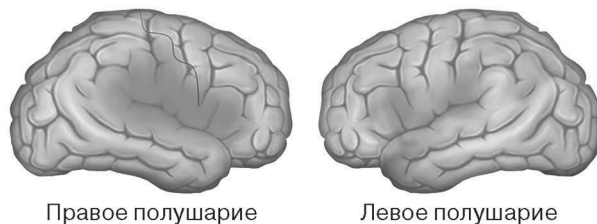


Рис. 11.26. Поражение головного мозга и распознавание эмоций по выражению лица. На сгенерированном компьютером изображении представлены показатели способности пациентов с локализованными поражениями головного мозга определять эмоции по выражению лица. Поражения, при наличии которых испытуемые демонстрировали хорошие показатели исследуемой способности, обозначены оттенками голубого, а области, при поражении которых эти показатели были слабы, окрашены в красный и желтый цвета. (Источник: Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., Cooper, G., and Damasio, A. R. *The Journal of Neuroscience*, 2000, 20, 2683–2690)

выражений лица, однако у них не возникало трудностей с распознаванием отвращения, страха и печали, при выражении которых в большей степени, чем при улыбке, задействована верхняя часть лица.

Ученые только начинают понимать устройство нейронной сети, обеспечивающей эту форму обратной связи. В главе 8 мы говорили о роли зеркальных нейронов в управлении движениями. Зеркальные нейроны активируются, когда животное осуществляет определенное поведение или видит, как другое животное реализует такое же поведение. По-видимому, эти нейроны задействованы в обучении подражанию действиям других. Эти нейроны, расположенные в вентральной области премоторной коры, получают входящие сигналы от верхней височной борозды и задней теменной коры. Как говорилось в главе 8, эта цепь активируется при виде другого человека, выполняющего некие целенаправленные действия, а обратная связь от этой активности способствует нашему пониманию, какие именно действия выполняет наблюдаемый нами человек. Ученые предположили, что система зеркальных нейронов, активирующаяся при наблюдении за мимикой других людей, обеспечивает обратную связь, которая помогает понять, что они чувствуют [294]. Иными словами, система зеркальных нейронов может быть задействована в способности человека сопереживать эмоциям других людей.

Неврологическое заболевание, известное под названием *синдрома Мёбиуса*, может служить еще одним доказательством данной гипотезы. Синдром Мёбиуса — это наследственное заболевание, характеризующееся отклонениями в развитии шестого (отводящего) и седьмого (лицевого) черепных нервов, в результате чего наблюдается паралич мышц лица и неспособность совершать боковые движения глаз. Из-за этого люди с синдромом Мёбиуса не могут выражать эмоции с помощью мимики. Кроме того, они испытывают затруднения с распознаванием выражений эмоций на лицах других людей [360]. Возможно, их собственная неспособность выражать эмоции с помощью мимики лишает их возможности подражать мимике других людей, а нехватка внутренней обратной связи между двигательной системой и соматосенсорной корой затрудняет выполнение задания на распознавание.

В главе 8 речь шла об исследованиях так называемых аудиовизуальных нейронов, реагирующих на звуки, издаваемые при выполнении определенных действий, а также при виде выполнения этих действий. Были получены доказательства, что аудиовизуальные нейроны также принимают участие в процессе передачи эмоций [2063]. Во время проведения эксперимента добровольцам предлагали издавать эмоционально окрашенные звуки в качестве реакции на предлагаемые им в письменном виде сценарии ситуаций, которые, как ожидалось, должны были вызывать ликование, удивление, страх и отвращение. При этом испытуемых попросили воздержаться от вербальных реакций, таких как “фу” или “ура”, и ограничиться лишь невербальными возгласами, не являющимися словами. Затем эти звуки давали прослушать участникам эксперимента во время фМРТ-сканирования. Результаты томографии показали, что прослушивание эмоциональных возгласов приводит к активации тех же участков головного мозга, которые активировались и при рассматривании снимков лиц, выражающих соответствующие эмоции. Когда мы слышим, как другие люди издают невербальные эмоциональные звуки, происходит активация системы зеркальных нейронов, а обратная связь от этой активации вносит свой вклад в процесс распознавания эмоций, выражаемых этими звуками.

Восприятие отвращения

В ходе ряда исследований было обнаружено, что повреждение островковой области коры и базальных ганглиев приводит к нарушению способности распознавать выражение лица, соответствующее одной конкретной эмоции, а именно отвращению [272; 1847; 1847]. Проведенное методом фМРТ исследование показало, что островковая область коры активируется как в ответ на неприятный запах, так и при виде выражающего отвраще-

ние лица человека [2088]. Отвращение — это эмоция, вызываемая чем-то, обладающим неприятным вкусом, запахом или действием, считающимся в обществе дурным тоном. Отвращению соответствует очень характерное выражение лица. Как говорилось в главе 7, в области островка головного мозга расположена первичная вкусовая кора, поэтому нет ничего удивительного в том, что эта область участвует и в распознании “плохого вкуса”.

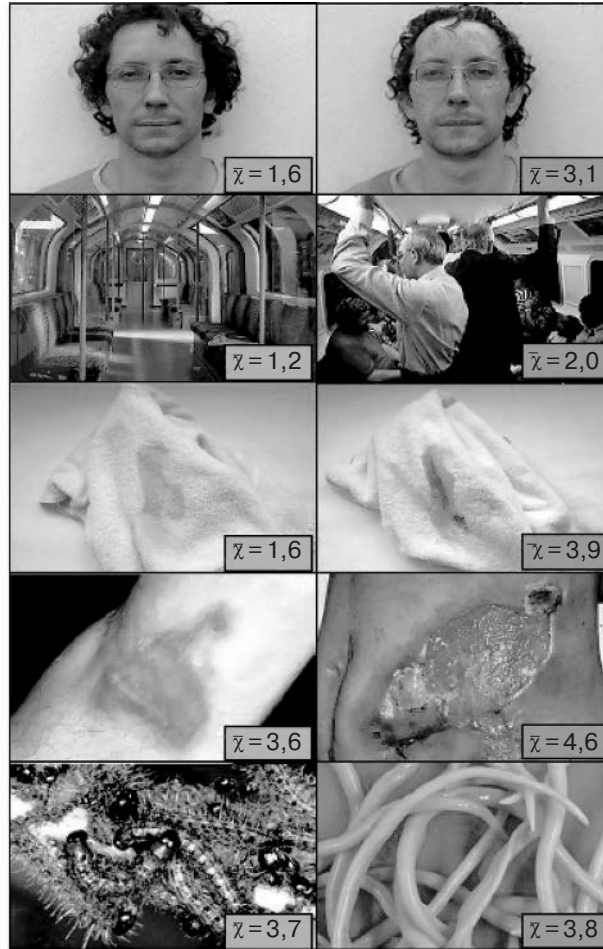
В ходе фМРТ-исследования [1947] участники эксперимента должны были нажимать на один из двух рычагов, указывая таким образом, чему соответствует демонстрируемое им выражение лица — страху или отвращению. Выражения лиц были разными по степени интенсивности, а одно из них было и вовсе нейтральным, т.е. не выражало ни отвращения, ни страха. Тем не менее участников исследования просили нажимать на один из рычагов после демонстрации каждого изображения и определять, видят они на нем отвращение или страх. При взгляде на лица, выражающие отвращение, у испытуемых наблюдали активацию островковой коры и части базальных ганглиев. Особенно интересным оказалось тот факт, что даже при виде нейтрального выражения лица при нажатии на рычаг, означающий “отвращение”, происходила активация данных областей головного мозга.

Результаты онлайн-исследования, представленные на веб-сайте BBC Science, позволяют предположить, что эмоция отвращения уходит корнями в стремление избежать болезни. Участникам исследования демонстрировали пары снимков и просили указать, какие им кажутся наиболее отвратительными. Принявшие участие в опросе указывали, что снимки, которые, как им казалось, несли потенциальную угрозу для здоровья, были обозначены как более отвратительные. Например, если на фотографии была изображена ткань, пропитанная жидкостью желтого цвета, ассоциирующаяся с одной из биологических жидкостей, то этот снимок вызывал более сильное отвращение, чем просто испачканная голубой жидкостью ткань (рис. 11.27).

Нервная система и передача эмоций: выражение эмоций

11.14. Рассказать о мозговых структурах, задействованных в выражении эмоций, обращая внимание на латерализацию функций, смех и чувство юмора.

В предыдущем разделе мы говорили о том, что миндалевидное тело принимает участие в распознавании эмоций по мимике лица, но не задействовано в выражении эмоций.



Ассоциируется
с болезнью

Рис. 11.27. Болезнь и брезгливость. На данном рисунке показаны пары фотографий с высокой и низкой степенью потенциальной угрозы заболевания, использованные в онлайн-исследовании на веб-сайте BBC Science. Числа, указанные в прямоугольниках зеленого и красного цвета, обозначают средние рейтинги (в диапазоне от 1 до 5), присвоенные фотографиям участниками исследования. (Источник: Curtis, V., Aunger, R., and Rabie, T., Evidence that disgust evolved to protect from risk of disease, *Biology Letters*, 2004, 271, S131–S133)

В работе [47] обсуждается случай S.P., 54-летней женщины, которой для лечения тяжелой формы эпилепсии была произведена правосторонняя амигдалотомия, а левое миндалевидное тело было поражено еще до операции. После операции S.P. утратила способность распознавать выражения страха на лице, однако у нее не возникало проблем с распознаванием человеческих лиц, и она легко могла отличить мужское лицо от женского и достаточно точно определить возраст человека на фотографии. Особенно интересно, что двустороннее поражение миндалевидного тела не сказалось на ее способности выражать страх с помощью мимики. У нее не возникало затруднений с точным выражением таких эмоций, как страх, гнев, счастье, грусть, отвращение и удивление. Однако, видя себя на снимках испуганной, она не могла определить, какую именно эмоцию выражает ее лицо.

Выражение эмоций с помощью мимики происходит автоматически и непроизвольно (хотя, как известно, эмоции на лице можно менять согласно правилам выражения чувств). Однако не так уж просто реалистично изобразить на лице ту или иную эмоцию, если в действительности вы ее не испытываете. Ученые в своих исследованиях фактически подтвердили сделанное еще в XIX веке французским неврологом Дюшенном де Булоном наблюдение о том, что, когда лицо человека озаряет искренняя счастливая улыбка, происходит сокращение мышц возле глаза, которые иногда называют *мышцами Дюшенна* [533; 534]. При неискренней или формальной улыбке как части социального ритуала (например, при приветствии) мышцы Дюшенна не сокращаются. По выражению Дюшенна, “первая [большая скуловая мышца] повинуетя воле человека, но вторая [круговая мышца глаза] вступает в игру только тогда, когда душа переполнена сладкими эмоциями, а... наигранная радость, неискренний смех не могут вызвать сокращение этой мышцы” [507, p. 72] (рис. 11.28). Сложности, с которыми сталкиваются актеры при попытках достоверно изобразить мимику, соответствующую тем или иным эмоциям, — одна из причин, по которым К.С. Станиславский разработал свой метод актерской техники. Система Станиславского основана на том, что актеры должны представить себя в ситуации, которая привела бы к возникновению желаемой эмоции. Как только эмоция возникла, соответствующая ей мимика появится на лице естественным образом [1856].

Наблюдение о том, что вслед за эмоцией на лице появляется соответствующее выражение, подтверждается симптомами, характерными для двух неврологических нарушений с взаимодополняющими симптомами [854; 1272; 1964; 1989]. Причиной “волевого” пареза лицевого нерва служит повреждение лицевой области первичной моторной коры или волокон,

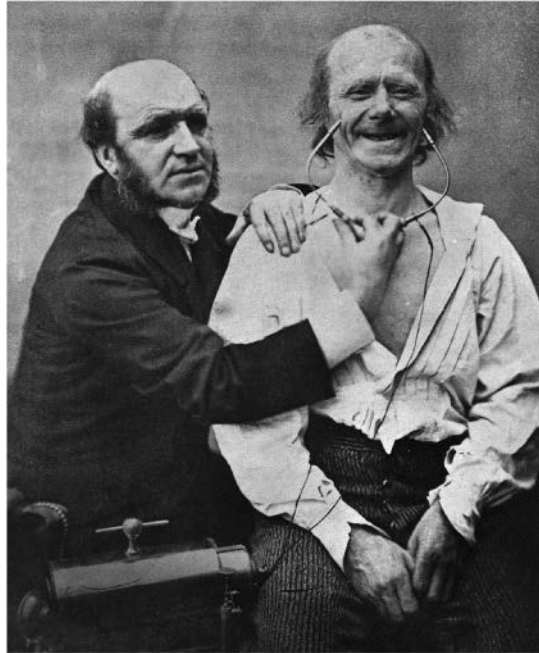


Рис. 11.28. Искусственная улыбка. На этой фотографии проф. Дюшенн путем электростимуляции вызывает сокращение мышц вокруг рта, задействованных в улыбке. Но, как заметил Дюшенн, настоящая искренняя улыбка появляется на лице только тогда, когда сокращаются и круговые мышцы глаз. (Источник: Curtis, V., Aunger, R., and Rabie, T., *Biology Letters*, 2004, 271, S131–S133; *Royal Society of London*. Воспроизводится с разрешения Copyright Clearance Center)

соединяющих эту область с двигательным ядром лицевого нерва, контролирующего движения лицевых мышц. Интересно, что при данном заболевании пациент неспособен произвольно двигать лицевыми мышцами, однако может выражать искренние эмоции при помощи этих мышц (т.е. непроизвольно). Например, пациент не может улыбнуться в ответ на просьбу это сделать, но, услышав или увидев что-то действительно смешное, непроизвольно улыбнется. В отличие от “волевого” пареза лицевого нерва, причиной “эмоционального” пареза служит поражение островковой (островковой) зоны префронтальной коры, белого вещества фронтальной лобной доли или некоторых участков таламуса. Эта система

связана с другой системой в продолговатом мозге или каудальной области варолиева моста, отвечающей за произвольные движения лицевых мышц. Люди, страдающие данным параличом, способны произвольно двигать лицевыми мышцами, однако неспособны выразить эмоции на пострадавшей стороне лица. Эти два синдрома четко демонстрируют, что и за произвольные движения мимических мышц и за автоматические, непроизвольные выражения эмоций, в которых задействованы те же лицевые мышцы, ответственны разные мозговые механизмы.

Эмоциональная латерализация

Как говорилось в предыдущем подразделе, правое полушарие играет более значимую роль в распознавании эмоций по голосу или по выражению лица других людей (особенно это касается отрицательных эмоций), а также в выражении эмоций. Когда люди выражают эмоции при помощи лицевых мышц, на левой стороне лица обычно возникает более интенсивное выражение. Например, в ходе одного эксперимента исследователи фотографировали людей, выражавших те или иные эмоции, разделяли фотографии пополам и делали зеркальные изображения правой или левой части снимка, после чего соединяли их вместе, создавая так называемые **химерные лица** [896; 1666]. Было установлено, что на левых половинах фотографий выражения лиц были более экспрессивными, чем на правых, а сами участники эксперимента оценили выражения лиц на левых половинах фотографий как гораздо более интенсивные. Поскольку двигательный контроль осуществляется контралатерально, полученные в данном исследовании результаты позволяют предположить, что правое полушарие более экспрессивно, чем левое.

Ученые [1327] наблюдали за мимикой людей в более “непринужденных” условиях, например в ресторанах и парках. Оказалось, что левая сторона лица выражает эмоции намного ярче. Затем в лаборатории эти наблюдения подтвердились на основе анализа видеозаписей, на которых люди рассказывали грустные или смешные истории. В литературном обзоре приведены аналогичные результаты еще 48 других исследований [198].

Повреждения левого полушария мозга обычно не приводят к нарушению способности выразить эмоции посредством голоса. Например, люди с афазией Вернике (о ней подробнее рассказывается в главе 14) обычно изменяют голос в зависимости от настроения, даже если произносимые ими слова не имеют смысла. И напротив, поражения правого полушария

приводят к нарушению процесса выражения эмоций как посредством мимики, так и с помощью интонации голоса.

Используя метод “химерных лиц”, ученые обнаружили, что, подобно людям, у макак-резусов эмоции более ярко выражаются на левой половине лица [787]. Последующий анализ видеозаписей показал, что на левой стороне лица выражение той или иной эмоции появляется быстрее, чем на правой. Эти наблюдения позволяют предположить, что специализация полушарий в отношении выражения эмоций сформировалась раньше, чем появился наш с вами вид.

Смех и чувство юмора

В ряде исследований, посвященных эмоциям, особое внимание уделено мозговым механизмам, контролирующим смех, который является более ярким типом выражения эмоции, чем просто улыбка. Ученые описывают случай пациента, страдающего эпилептическими припадками, которые у него сопровождались невеселым смехом [67]. Иными словами, этот человек смеялся, но при этом не испытывал ни счастья, ни радости. С использованием глубоких электродов было установлено, что припадок начинался в левой передней поясной извилине. После удаления обнаруженной рядом доброкачественной опухоли прекратились как приступы эпилепсии, так и невеселый смех. Ученые предположили, что передняя поясная извилина участвует в управлении движениями мышц лица, задействованных в смехе. И напротив, у пациентов с болезнью Паркинсона, подвергшихся такой нейрохирургической процедуре, как глубокая стимуляция головного мозга, стимуляция субталамических ядер вызывала веселый смех [1037].

Ученые обнаружили, что повреждение правой половины вентромедиальной префронтальной коры приводит к нарушению способности понимать шутки и смеяться над ними [1769]. Приведем пример.

Сосед мистера Смита подходит к нему и спрашивает: “Слушай, тебе сегодня вечером нужна будет твоя газонокосилка?” “Да”, — отвечает Смит. Какая из следующих реплик подходит для окончания этой шутки?

- а) “Ой!” — восклицает он, наступая на грабли, которые едва не ударяют его по лицу.
- б) “Отлично, значит, тебе сегодня не понадобятся клюшки для гольфа, так что я одолжу их на вечерок!”
- в) “Тогда я возьму ее у тебя, когда закончишь косить, ладно?”
- г) “Когда я сею траву, птицы всегда склевывают все мои семена”.

Понятно, что “б” — смешной вариант ответа. Однако люди с повреждением вентромедиальной префронтальной коры обычно выбирают вариант ответа “а”, возможно, потому, что данная ситуация, похожая сцену из плохой комедии, напоминает им о шутках, с которыми они были знакомы в прошлом.

Результаты фМРТ-исследования [678] говорят о том, что разные шутки активируют разные области головного мозга, но все они без исключения активируют правую половину вентромедиальной префронтальной коры. В эксперименте с применением методов функциональной нейровизуализации, проведенном теми же авторами [679], участникам показывали социально приемлемые и социально неприемлемые мультипликационные шутки. Как показали результаты эксперимента, при демонстрации все более смешных шуток наблюдалась усиление активации нескольких участков головного мозга, в том числе прилежащего ядра, задействованного в системах закрепления и вознаграждения навыков, а также правой половины ВПК. В то же время при просмотре мультфильмов, в сюжете которых постепенно нарастали нарушения социальных норм, возрастала активация таких областей мозга, как правая амигдала и левая орбитофронтальная кора (рис. 11.29).

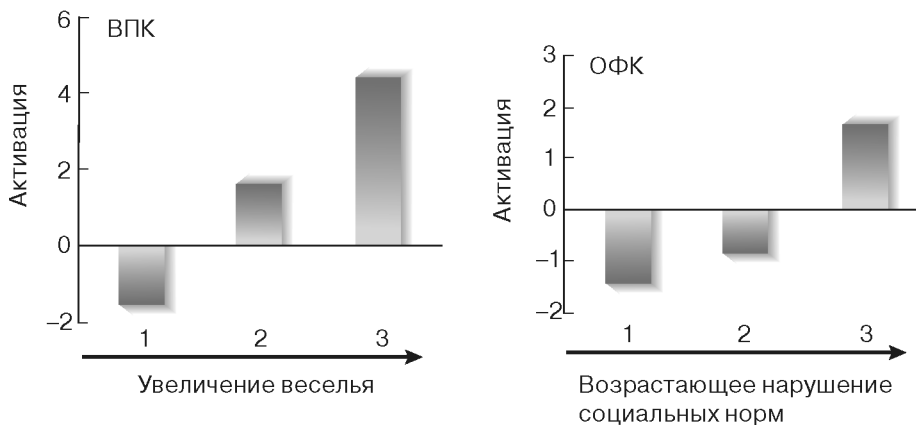


Рис. 11.29. Юмор и нарушение социальных норм. Данный график демонстрирует активацию (по данным фМРТ) правой вентромедиальной префронтальной коры и левой орбитофронтальной коры при просмотре человеком юмористических мультфильмов в порядке возрастания их забавности (слева) и нарушения социальных норм (справа) [679]

Итоги раздела

Передача эмоций

11.12. Доказать, что выражение эмоций является врожденной реакцией.

Дарвин полагал, что выражения эмоций в таком виде, как они есть, являются врожденными реакциями организма. Иными словами, эти движения мышц при выражении тех или иных эмоций являются унаследованными поведенческими паттернами. Ученые провели кросс-культурное тестирование представителей уединенного племени из Новой Гвинеи и европейцев и подтвердили правильность гипотезы Дарвина [536]. Кроме того, они установили, что выражения лиц слепых и зрячих детей очень похожи.

11.13. Обобщить мозговые структуры, задействованные в распознавании эмоций, обращая внимание на латерализацию функций, направление взгляда, подражание и отвращение.

В распознавании эмоций по выражению лица в большей степени задействовано правое полушарие, чем левое. Результаты исследований указывают на то, что в распознавании лиц участвуют нейронные сети, отличные от тех, которые задействованы в распознавании эмоций на лице. Миндалевидное тело играет существенную роль в распознавании эмоций по выражению лица, повреждение этой структуры головного мозга приводит к нарушению способности распознавать страх на лице другого человека. По-видимому, одной из причин, почему двустороннее поражение миндалевидного тела приводят к нарушению способности распознавать страх — отказ больных смотреть людям в глаза. Нейроны, локализованные в верхней височной борозде, реагируют на направление взгляда и передают эту информацию другим частям головного мозга, в том числе миндалевидному телу. Зеркальные нейроны, расположенные в вентральной области премоторной коры, получают визуальную информацию о выражении лиц других людей, активирующую нейронные цепи, ответственные за придание лицу соответствующего выражения. Обратная связь от этой активности, которая может быть передана в соматосенсорную кору, способствует нашему пониманию эмоционального настроения других людей. Поражение базальных ганглиев и островковой коры приводит к нарушению способности распознавать отвращение по выражению лица. Исследование методом фМРТ показало возрастание активности островковой коры, в состав которой входит и первичная вкусовая кора, при ощущении неприятного запаха или при виде другого человека с выражением отвращения на лице. Повреждения правой соматосенсорной коры приводят к нарушению способности распознавать эмоциональные выражения лица, что, возможно, объясняется нарушением способности имитировать соответствующие эмоции.

11.14. Рассказать о мозговых структурах, задействованных в выражении эмоций, обращая внимание на латерализацию функций, смех и чувство юмора.

По-видимому, передняя поясная извилина играет важную роль в движении мышц, участвующих в смехе, в то время как в восприятии юмора задействована правая венотромедиальная префронтальная кора. Искреннее выражение эмоций находится под контролем специфических нейронных цепей. Лучше всего эту гипотезу подтверждают дополняющие друг друга синдромы “эмоционального” и “волевого” парезов лицевых мышц. Люди, страдающие “эмоциональным” парезом лицевых мышц, могут осуществлять произвольные движения мышц лица, но лишены способности к непроизвольному выражению эмоций на лице, тогда как у людей с “волевым” парезом наблюдаются прямо противоположные симптомы. Кроме этого, было установлено, что на левой половине лица людей (а также обезьян) эмоции обычно более выразительные.

Вопрос для размышления

Как вы думаете, важна ли способность распознавать эмоции других людей? Почему? Предположим, вы утратили способность распознавать эмоции по выражению лица другого человека. Какими будут последствия такой утраты для вас?

11.5. Чувства и эмоции

До этого момента мы рассматривали организацию паттернов реакций, связанных с ситуациями, вызывающими эмоции, и способы сообщения своего эмоционального состояния другим представителям того же вида. Последний связанный с эмоциями аспект, о котором мы будем говорить в данной главе, — то, каким образом мы ощущаем эмоции. В этом разделе вы ознакомитесь с объяснениями того, каким образом ситуации вызывают эмоциональные ощущения, и того, каким образом обратная связь от эмоции влияет на деятельность нервной системы.

Теория эмоций Джеймса–Ланге

11.15. Привести доводы, свидетельствующие в пользу и против теории эмоций Джеймса–Ланге.

Американский психолог Уильям Джеймс (1842–1910) и датский физиолог Карл Ланге (1834–1900) независимо друг от друга выдвинули аналогичные объяснения процесса возникновения эмоций [914; 1065]. По имени ее создателей эта концепция получила название *теории эмоций Джеймса–Ланге*.

Если вкратце, в основе теории лежит утверждение, что ситуации, вызывающие те или иные эмоции, запускают соответствующую совокупность физиологических реакций организма, таких как дрожь, бросание в пот, учащение сердцебиения. Кроме того, эти ситуации или события запускают определенные поведенческие реакции, например сжатия кулаков или стремления ввязаться в драку. Сенсорная обратная связь от мышц, а также от реагирующих соответствующим образом органов направляется в головной мозг, и именно эта обратная связь заставляет нас испытывать чувства и эмоции.

Уильям Джеймс предположил, что испытываемые нами эмоции и чувства зависят от того, что мы делаем в данный момент, а в их основе лежит сенсорная обратная связь от наших мышц и внутренних органов. Например, когда мы дрожим и ощущаем легкую тошноту, мы испытываем страх. Если речь идет о чувствах и эмоциях, мы как бы видим себя со стороны. Таким образом, два аспекта эмоций, о которых говорилось в первых двух разделах данной главы (паттерны эмоциональных реакций и выражения эмоций) порождают третий аспект, а именно чувства (рис. 11.30).



Рис. 11.30. Теория эмоций Джеймса–Ланге. Событие, происходящее в окружающей среде, служит триггером определенных поведенческих реакций, а также реакций со стороны вегетативной (автономной) нервной и эндокринной систем. Обратная связь от этих реакций заставляет нас испытывать чувства и эмоции

Описание процесса возникновения эмоций, предложенное Джеймсом, может показаться противоречащим нашему личному жизненному опыту. Многие люди думают, что они внутренне испытывают эмоции, а внешние их проявления являются вторичными событиями. Однако не доводилось ли вам когда-либо вступать с кем-то в неприятный спор и замечать, что при этом вы дрожите, хотя даже не предполагали, что эта стычка так заденет вас? Или, может быть, вам случалось невольно краснеть в ответ на какое-то замечание в ваш адрес, сделанное при свидетелях? А что насчет слез, катящихся у вас из глаз при просмотре фильма, который, как вы полагали, никогда не сможет так взволновать вас? Какие же выводы вы можете сделать о вашем эмоциональном состоянии в подобных ситуациях? Вы же не станете игнорировать свои собственные физиологические реакции?

Известный физиолог Уолтер Кеннон критиковал теорию Джеймса. Он утверждал, что внутренние органы относительно нечувствительны и не могут реагировать очень быстро, поэтому наши чувства и эмоции нельзя объяснить обратной связью от них. Кроме того, он обнаружил, что после перерезания нервов, обеспечивающих обратную связь от внутренних органов к головному мозгу, эмоциональное поведение не меняется [284]. Однако дальнейшие исследования показали, что критика Кеннона была необоснованной. Например, несмотря на то, что внутренние органы нечувствительны к некоторым видам стимулов, таких как перерезание и прижигание, они обеспечивают гораздо более эффективную обратную связь, чем полагал Кеннон. Более того, многие изменения во внутренних органах могут происходить достаточно быстро, поэтому их нельзя полностью вычеркнуть из списка возможных участников процесса возникновения чувств и эмоций.

В качестве аргумента в пользу своей гипотезы Кеннон приводил факт, что перерезание сенсорных (центростремительных) нервов, связывающих внутренние органы и центральную нервную систему, не приводит к исчезновению эмоционального поведения у лабораторных животных. Однако он упускал из виду главное. Данный факт не доказывает, что после такого хирургического вмешательства чувства и эмоции сохраняются, а доказывает лишь то, что сохраняется эмоциональное поведение. На самом деле мы не знаем, что чувствуют животные; мы знаем только то, что в случае угрозы они будут рычать и пытаться укубить обидчика. В любом случае Джеймс не приписывал все чувства и эмоции только внутренним органам, он также указывал на важность обратной связи от мышц. При появлении угрозы животное может начать рычать и кусаться, а обратная связь от мышц морды и шеи может сформировать “чувство” гнева, даже если

обратная связь от внутренних органов была оборвана. Однако у нас нет возможности спросить животное о том, что именно оно ощущает.

Теорию Джеймса сложно подтвердить или опровергнуть экспериментально, поскольку она пытается объяснить чувства и эмоции, но не причины эмоциональных реакций, а чувства являются сугубо личными событиями. Приведем пример в поддержку теории Джеймса–Ланге: в работе [1912] описывается случай мужчины, которому с целью лечения сердечно-сосудистого заболевания было произведено рассечение некоторых симпатических нервов на одной из сторон тела. После операции мужчина, который был страстным поклонником музыки, сообщил, что ощущение приятной дрожи, которое он раньше испытывал при прослушивании музыки, теперь возникает только на той стороне тела, которая не была затронута при хирургическом вмешательстве. Хотя пациент продолжал наслаждаться музыкой, операция привела к изменению его эмоциональной реакции.

При проверке теории Джеймса–Ланге были собраны и проанализированы ответы людей с повреждениями спинного мозга на вопрос об интенсивности их чувств и эмоций [842]. Если обратная связь действительно важна, логично предположить, что чувства и эмоции будут менее выраженными, когда поражения спинного мозга локализованы высоко (т.е. ближе к головному мозгу), чем когда они локализованы низко, поскольку травма в верхних отделах позвоночника приводит к тому, что человек теряет чувствительность в большей части своего тела. Фактически именно это и установил ученый: чем выше был травмирован спинной мозг, тем менее интенсивными были чувства. Один из участников исследования рассказывал следующее.

“Я просто сижу без дела, много думаю и сильно беспокоюсь, ведь это нетрудно, это всего лишь мысли. Однажды я лежал в кровати у себя дома в одиночестве и курил сигарету, а потом уронил ее в такое место, куда не мог дотянуться. В конце концов, мне как-то удалось повернуться и достать сигарету. В противном случае мог бы начаться пожар, и я мог бы сгореть прямо там, но, что забавно, меня это вовсе не волновало. Мне вовсе не было страшно, как вы, наверняка, подумали” [842, p. 150].

Другой опрошиваемый продемонстрировал, что гневное поведение (эмоциональная реакция), по-видимому, не зависит от чувств и эмоций человека. Наоборот, такое поведение порождает определенная ситуация (или то, как человек оценивает эту ситуацию), даже если поражение спинного мозга привело к снижению интенсивности эмоций и чувств у человека.

“Теперь я не чувствую физического оживления в моменты злости, это, скорее, своего рода холодный гнев. Иногда гневаюсь, когда вижу неспра-

ведливость. Я кричу, сквернословлю и поднимаю шум, поскольку знаю, что если этого не делать время от времени, то люди воспользуются превосходством над тобой и не станут воспринимать тебя всерьез. Но прежний запал исчез. Это какой-то умственный вид гнева” [842, p. 151].

Обратная связь от выражения эмоций

11.16. Объяснить роль обратной связи между выражением эмоций при пребывании в том или ином настроении и активностью вегетативной (автономной) нервной системы.

Джеймс подчеркивал важность двух аспектов эмоциональных реакций: эмоционального поведения и реакций со стороны вегетативной нервной системы. Как говорилось ранее в данной главе, есть особые мышцы лица, а именно мимические мышцы, с помощью которых человек может передавать свое эмоциональное состояние другим людям. Результаты ряда экспериментов позволяют предположить, что обратная связь от сокращения лицевых мышц может влиять на настроение людей и даже на активность их вегетативной нервной системы.

Как вы уже знаете, люди могут произвольно управлять движениями определенных лицевых мышц и тем самым имитировать эмоциональные выражения страха, гнева, удивления, отвращения, печали и счастья. В ходе ряда экспериментов [536; 1097] участникам предложили, следуя определенным указаниям, изображать те или иные выражения на лице. Пока испытуемые были заняты изображением требуемой мимики, исследователи отслеживали показатели физиологических реакций, контролируемых автономной нервной системой. Оказалось, что симуляция той или иной мимики действительно влияла на активность вегетативной нервной системы. Более того, выражения лица, соответствующие разным эмоциям, приводили к возникновению различных паттернов активности головного мозга. Например, изображаемый гнев приводил к учащению сердцебиения и повышению температуры кожи, страх — к учащению сердцебиения, но снижению температуры кожи, а счастье — к замедлению сердцебиения, не влияя на температуру кожи.

Почему же определенные паттерны движений мимических мышц вызывают изменения настроения или активности вегетативной нервной системы? Возможно, эта связь возникает в результате опыта. Не исключено, что возникновение определенных движений лицевых мышц наряду с изменениями в вегетативной нервной системе приводит к формированию условно-рефлекторной реакции. Следовательно, обратная связь от движений мимических мышц становится способной вызывать реакцию со сторо-

ны автономной нервной системы и изменение в воспринимаемой эмоции. Возможно также, что эта связь является врожденной. Как мы говорили раньше, адаптивная ценность выражения эмоций состоит в том, что они позволяют нам передавать свои чувства и намерения другим. Результаты исследований о роли зеркальных нейронов и соматосенсорной коры, о которых мы говорили ранее в этой главе, позволяют предположить, что бессознательное подражание является одним из способов передачи чувств.

Ученые обнаружили, что препятствование движениям мышц, ассоциированных с определенной эмоцией, приводит к снижению способности испытывать данную эмоцию [1105]. Инъекции очень слабого раствора ботулотоксина (“Ботокса”) в мышцы лица могут помочь уменьшить морщины, образовавшиеся в результате постоянного сокращения лицевых мышц. Исследователи наблюдали пациентов, которым была сделана инъекция “Ботокса” в мышцу, сморщивающую бровь, сокращение которой отвечает за придание лицу хмурого выражения, ассоциирующегося с отрицательными эмоциями. Ученые обнаружили, что эти люди пребывали в плохом настроении намного реже, чем люди после других косметических процедур. Эти результаты, как и те, о которых мы говорили ранее в данной главе, позволяют предположить, что обратная связь от мимики человека способна влиять на его или ее настроение.

В одном из фМРТ-исследований [409] участникам эксперимента предложили вспомнить печальные, страшные, вызывающие гнев эпизоды из прежней жизни и как бы “пережить” их заново. Было обнаружено, что воссоздание в памяти пережитых эмоций приводит к активации соматосенсорной коры и ядер верхней части ствола головного мозга, задействованных в регуляции деятельности внутренних органов и детекции получаемых от них ощущений. Эти реакции вполне совместимы с теорией Джеймса–Ланге. В работе это сформулировано следующим образом [409].

“Эмоции — это часть нейронного механизма, основанного на структурах, регулирующих текущее состояние организма путем выполнения определенных действий (начиная от мимики и жестов и заканчивая сложным поведением) с помощью костно-мышечной системы, а также с помощью химических и нейронных реакций, направленных на внутреннюю среду, внутренние органы и нейронные цепи конечного мозга. Последствия таких реакций представлены как в подкорковых регуляторных структурах, так и в коре головного мозга... и эти представительства составляют важнейший аспект нейронной основы чувств” [409, р. 1049].

Склонность к подражанию мимике других, по-видимому, является врожденной. Так, ученые в своем исследовании просили взрослых людей демонстрировать младенцам разные выражения лица [571]. При этом лица детей снимали на видеокамеру, а затем просили других участников эксперимента по выражению лиц малышей угадать, какие выражения были изначально на лицах взрослых. Ученые обнаружили, что даже новорожденные (в среднем 36 часов от роду) стремились подражать мимике, которую они видели перед собой. Этот феномен проявляется на таком раннем этапе жизни, что точно не мог быть результатом обучения. На рис. 11.31 приведены фотографии выражений лица взрослых и ответной мимики у грудных детей.



Рис. 11.31. Подражание эмоциям у младенцев. На photographиях представлены счастливые, печальные и удивленные лица взрослых людей и ответные реакции малышей

Возможно, подражание — это один из каналов коммуникации для передачи эмоций и появления чувства сострадания. Например, если мы увидим, что кто-то грустит, наше лицо непроизвольно примет печальное выражение. Обратная связь от нашей собственной мимики помогает нам поставить себя на место другого человека, утешить его в ответ или предложить помощь. Возможно, одна из причин того, что мы получаем удовольствие, заставив кого-то улыбнуться, кроется в том, что улыбка другого человека вызывает ответную улыбку у нас и заставляет почувствовать себя счастливыми. Исследование с помощью фМРТ показало повышение активности фронтальной системы зеркальных нейронов у 10-летних детей, которые наблюдали и имитировали эмоциональные выражения лица [1488]. Более того, уровень активности нейронов был прямо пропорционален уровню эмпатической способности у детей и их навыков межличностного общения.

Итоги раздела

Чувства и эмоции

11.15. Привести доводы, свидетельствующие в пользу и против теории эмоций Джеймса–Ланге.

С давних времен люди осознавали, что эмоции и чувства всегда идут рядом. Человеку казалось, что чувства возникают внутри тела, и именно это представление послужило толчком к развитию физиологических теорий эмоций. Джеймс и Ланге предположили, что эмоции — это первичные реакции на ситуации или события. Обратная связь от физиологических и поведенческих реакций на вызывающие эмоции ситуации возбуждает чувства и эмоции, т.е. чувства — это следствия, а не причины эмоциональных реакций. Проведенное исследование пациентов с повреждениями спинного мозга подтвердило теорию Джеймса–Ланге: люди, утратившие чувствительность практически всего тела, сообщали, что они больше не испытывают интенсивных эмоциональных состояний [842]. Кеннон предположил, что, поскольку тело человека не может реагировать очень быстро, значит наши чувства и эмоции нельзя объяснить обратной связью от внутренних органов. Однако дальнейшие исследования опровергли эту гипотезу.

11.16. Объяснить роль обратной связи между выражением эмоций при пребывании в том или ином настроении и активностью вегетативной (автономной) нервной системы.

Ученые продемонстрировали, что даже подражание эмоциональным выражениям лица приводит к изменению в активности вегетативной нервной системы [536]. Возможно, обратной связью от этих изменений можно объяснить, почему эмоции могут быть “заразными”. При виде довольно улыбающегося человека мы невольно подражаем его улыбке, а внутренняя обратная связь заставляет нас почувствовать себя немного счастливее. Склонность подражать выражению лица других, похоже, является последствием активности системы зеркальных нейронов в головном мозге.

Вопрос для размышления

Каково эволюционное преимущество того факта, что человеческие младенцы могут подражать эмоциональным выражениям лица взрослых?

Контрольные вопросы к главе

1. Опишите поведенческие, вегетативные и гормональные составляющие эмоциональной реакции и роль миндалевидного тела в их регуляции.
2. Обсудите природу, функции и нейронный контроль над агрессивным поведением.
3. Объясните, какова роль префронтальной коры в анализе социальных ситуаций и последствия повреждений данной области.
4. Расскажите о роли гормональной регуляции в проявлении агрессии у самцов и у самок.
5. Обсудите влияние андрогенов на агрессивное поведение людей.
6. Рассмотрите результаты кросс-культурного тестирования выражения и понимания эмоций.
7. Опишите механизм нейронной регуляции распознавания эмоций по выражению лица у здоровых людей и у людей с поражениями мозга.
8. Обсудите нейронную регуляцию выражения эмоций у здоровых людей и у людей с повреждениями мозга.
9. Изложите теорию чувств и эмоций Джеймса–Ланге и дайте оценку соответствующим исследованиям.