

Методологические проблемы системного анализа

Закономерности актуализации индивидуального опыта и реорганизации его системной структуры: комплексное исследование*

Ю. И. АЛЕКСАНДРОВ

Аннотация. В работе анализируются закономерности формирования и актуализации систем, составляющих структуру индивидуального опыта. Показано, как может быть применен системный подход к анализу многоуровневых структур, отражающих историю развития (индивидуального и общественного). Сопоставляются: парадигмы активности и реактивности; закономерности нейрогенетического обеспечения научения с позиции этих парадигм; динамика системной дифференциации в процессах фило-, онтогенеза, научения и реализации дефинитивного поведения, а также в формировании структуры культуры; сознание и эмоции как характеристики разных уровней структуры индивидуального опыта.

Ключевые слова: *система, память, научение, поведение, мозг, психика, сознание, эмоции, культура.*

Введение

В настоящей статье будут рассмотрены закономерности актуализации систем, лежащих в основе реализации поведения, а также реорганизации системной структуры поведения, разворачивающейся в процессе индивидуального развития. При этом будут взяты разные временные шкалы: от индивидуального развития на всем протяжении до отдельного его этапа, представляющего собой научение новому поведенческому акту, и далее — до отдельных стадий научения. Методологической базой исследований, результаты которых будут использованы в данном сообщении, является системно-эволюционная парадигма, развитие которой обусловило формирование нового направления в психофизиологии, основанного на теории функциональных сис-

* Исследования поддержаны РФФИ (№ 11–06–00340а), РГНФ (№ 11–06–00917а), Советом по грантам Президента РФ для поддержки ведущих научных школ РФ (НШ-3752.2010.6).

тем (ТФС), — *системной психофизиологии*. Эта методология предполагает реализацию многоуровневого, мультидисциплинарного подхода к анализу указанных закономерностей [1, 53].

П. К. Анохин писал: «Проблема психического для нейрофизиолога... стала своеобразным „силомером“. Только выразив свое отношение к этой проблеме, нейрофизиолог находит свое место в потоке исследовательской мысли и более четко намечает перспективы своей дальнейшей работы» [16, с. 21]. Он полагал, что не только психология в определенном смысле «зависима» от материала нейронаук, в чем мало кто сомневается, но и наоборот: понимание и даже само возникновение задач нейронаук связано с психологической проблематикой. Действительно, ранее И. П. Павлов отмечал: «В сущности, интересует нас в жизни только одно: наше психическое содержание» [37, с. 351]. И на исследование этого содержания были направлены его эксперименты. Первое, не пропущенное цензурой, название книги И. М. Сеченова, известной нам как «Рефлексы головного мозга», было следующее: «Попытка свести способ происхождения психических явлений на физиологические основы». Т. е. и в этом случае автор связывает проблематику физиологических по методу исследований с психологией, с изучением тех явлений психической жизни, которые являются целью его анализа: мышление, восприятие, сознание, бессознательное, воля, страсть и т. д. Он рассматривает изучение нервной деятельности физиологией как «средство к разъяснению... психических явлений» [44, с. 222], а саму физиологию — как дисциплину, которая «держит в своих руках ключ к истинно научному анализу *психических явлений*» ([44], с. 242; курсив мой — Ю. И. А.). Соглашаясь с приведенными выше суждениями, я рассмотрю системные процессы не только «снизу» — со стороны нейронаук, но и «сверху» — со стороны психологии и культурологии, продемонстрировав связь между этими рассматриваемыми.

Обосновано, что один и тот же набор эмпирических данных, при его рассмотрении с позиций двух различных концепций, приобретает форму разных фактов [40]. Специфика теоретических представлений, сформулированных в рамках системной психофизиологии, оказывала и оказывает принципиальное влияние как на выбор путей экспериментального анализа закономерностей системной организации и реорганизации поведения, так и на интерпретацию данных. Поэтому вначале я остановлюсь на теоретических положениях, задающих указанную специфику.

1. Теория функциональных систем

Почему именно теория П. К. Анохина, сформулированная первоначально для решения проблем физиологии, оказалась весьма эффективным и приемлемым для психологов [11] вариантом реализации системной методологии, а ее создатель — П. К. Анохин — был не только одним из признанных лидеров физиологии, но причислялся также к «гигантам *психологии*» наряду с А. Р. Лурия и А. Н. Леонтьевым [82]? В чем состоит отличие ТФС от других вариантов системного подхода, и чем определяется особое значение ТФС для психологии?

В ТФС было разработано представление о системообразующем факторе, который ограничивает степени свободы ее элементов, создавая упорядоченность их взаимодействия, и оказывается изоморфным для всех систем, позволяя использовать понятие системы для анализа самых разных объектов и ситуаций. Этот фактор — *результат* системы, под которым понимается полезный приспособительный эффект в соотношении организма и среды, достигаемый при реализации системы. Таким образом, в качестве детерминанты поведения с точки зрения ТФС рассматривается *не прошлое по отношению к нему событие — стимул, а будущее — результат*.

Каким образом результат — событие, которое наступит в будущем, может детерминировать текущую активность, быть ее причиной? П. К. Анохин решил этот «временной парадокс», используя понятие о модели будущего результата — цели, которая и выступает в качестве такой детерминанты, и разработав представление об акцепторе результатов действия, формируемом до реального появления результата и содержащем его прогнозируемые параметры. Таким образом, Анохин устранил противоречие между каузальным и телеологическим описанием поведения, сделал последнее приемлемым даже для «каузалистов», т. е. тех исследователей, которые считают, что наука имеет дело только с причинностью и без нее невозможны никакое объяснение, никакой закон [22].

В ТФС утверждается, что для понимания активности индивида следует изучать не «функции» отдельных органов или структур мозга в их традиционном понимании (как непосредственных отправлений того или иного субстрата, в том числе нервного: сенсорная, моторная, мотивационная, когнитивная функции и пр.), а

организацию целостных соотношений индивида со средой для получения конкретного результата¹. Рассмотрев *функцию* как достижение этого результата, П. К. Анохин дал следующее определение *функциональной системы*. Системой можно назвать только такой комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношение приобретает характер взаимосодействия, направленного на получение полезного результата. *Подобная «системная» функция не может быть локализована. Она соотносима только с организмом как целым.*

2. Системная психофизиология

Многолетние исследования, проведенные нашим коллективом, привели к формированию системно-эволюционного подхода [53] и новой дисциплины — системной психофизиологии. Одним из наиболее важных этапных результатов на этом пути явилось системное решение психофизиологической проблемы. Суть его — в следующем положении. Психические процессы, характеризующие организм и поведенческий акт как целое, и нейрофизиологические процессы, протекающие на уровне отдельных элементов, сопоставимы только через информационные системные процессы, т. е. процессы организации элементарных механизмов в функциональную систему. Иначе говоря, *психические явления не могут быть напрямую сопоставлены с локализуемыми элементарными физиологическими явлениями* (как это принято в традиционной физиологии и психологии). Психические явления сопоставимы только с процессами их организации. При этом *психологическое и физиологическое описания поведения оказываются частными описаниями одних и тех же системных процессов.*

Приведенное решение психофизиологической проблемы позволяет избавиться психологию (и физиологию) от редукации психического к физиологическому.

Специфические задачи системной психофизиологии, в отличие от задач традиционной психофизиологии (закключающихся в выявлении физиологических коррелятов психических процессов и состояний), состоят в *изучении закономерностей формирования и реализации систем, их таксономии, динамики межсистемных отношений в поведении.*

Поскольку системная психофизиология отвергает *парадигму реактивности*, формулируя в рамках *парадигмы активности* положение о направленной в будущее активности не только индивида, но и отдельных нейронов (см. ниже), постольку она обеспечивает возможность избавиться также и от эклектики, часто появляющейся при привлечении для объяснения организации целенаправленного поведения представлений о рефлекторных механизмах [10].

Парадигма активности

Рассмотрение поведения как направленного в будущее, включает понимание *активности* как принципиального свойства живой материи; конкретная же форма проявления активности зависит от уровня организации этой материи [18]. Принцип активности утверждает, что действие любого индивида направлено в будущее, имеет свою цель (модель результата) и ею обусловлено. Детерминация действия имеет внутреннюю по отношению к индивиду природу.

Понятие активности и целенаправленности связано с понятием опережающего отражения [18]. *Опережающее отражение появилось с зарождением на Земле жизни и является отличительным свойством последней.* Тела мертвой природы отражают «запаздывающее», т. е. отвечают реакциями на прошлые по отношению к реакции события — стимулы. Живое же отражает мир опережающе: его активность в каждый данный момент — подготовка и обеспечение будущего.

Опережающее отражение неразрывно связано с субъективностью, поскольку планирование будущего (формирование целей) зависит от содержания индивидуальной памяти и от наличия мотиваций, а также потому, что появление целей обуславливает индивидуально специфичное деление ранее (до появления жизни) нейтрального мира на «хорошие» и «плохие» объекты и явления, способствующие и препятствующие достижению индивидуальных целей.

¹ В самое последнее время под давлением получаемого в нейронауках фактического материала авторы (по всей видимости, не знакомые с ТФС, сформулированной в первой половине прошлого века) приходят к убеждению, что необходимо *отказаться от традиционных представлений о том, что структуры мозга обеспечивают перцептивные (сенсорные), когнитивные и исполнительные (моторные) функции*, в пользу идеи о том, что активность всех структур мозга обеспечивает актуализацию систем наборов поведенческих актов, их селекцию и контроль реализации [80].

В классическом варианте ТФС включает понятие «пускового стимула». При этом предполагается, что вся организация процессов в системе определяется тем, какой результат достигается данной системой. А стимул лишь запускает интеграцию и к этому сводится его значение. Кажущаяся необходимость использования понятия «стимул» *отпадает* при рассмотрении поведенческого акта не изолировано, а как компонента поведенческого континуума — последовательности актов, совершаемых индивидом на протяжении его жизни. Следующий акт в континууме реализуется после достижения и оценки результата предыдущего акта. Эта оценка — необходимая часть процессов организации следующего акта (афферентный синтез и принятие решения), которые, таким образом, могут быть рассмотрены как процессы перехода от одного акта к другому. Места для стимула в таком континууме нет. С теми изменениями среды, которые традиционно рассматриваются как стимул для данного акта, информационно связано на самом деле предыдущее поведение, в рамках которого эти изменения ожидалось, предвиделись в составе модели будущего результата — цели.

Активный нейрон

В парадигме активности кардинально меняется не только понимание функционирования целостного индивида, но и отдельной клетки многоклеточного организма. С позиции парадигмы реактивности в основе реакции лежит проведение возбуждения по рефлекторной дуге. Нейрон при этом оказывается элементом, входящим в рефлекторную дугу, и его функция — обеспечение проведения возбуждения. Тогда логично рассмотреть импульсацию нейрона так: ответ на стимул, подействовавший на некоторую часть поверхности нервной клетки, может распространяться дальше по клетке и действовать как стимул на другие нервные клетки.

Приведение представления о детерминации активности нейрона в соответствие с требованиями системной парадигмы было достигнуто отказом от рассмотрения активности нейронов как реакции на синаптический приток и принятием положения о том, что нейрон, как и любая живая клетка, реализует генетическую программу, нуждаясь при этом в метаболитах, поступающих к нему от других клеток [53]. В связи с этим последовательность событий в деятельности нейрона становится аналогичной той, которая характеризует активный целенаправленный организм, а его импульсация при этом аналогична действию индивида [8, 10]. *Активность нейрона с этих позиций рассматривается как средство изменения соотношения со средой, направленное в будущее «действие», которое обуславливает устранение рассогласования между «потребностями» клетки и ее микросредой.* Сам же нейрон предстает не как «проводник» или «сумматор», а как организм в организме, обеспечивающий свои «потребности» за счет метаболитов, поступающих от других элементов.

Нейрон обеспечивает «потребности» своего метаболизма, объединяясь с другими элементами организма в функциональную систему. Формирование подобных объединений выступает как метаболическая кооперация нейронов. Удовлетворение всего спектра метаболических «потребностей» клеток обеспечивается разнообразием реализуемых актов. Имеются аргументы в пользу того, что нейрон активен не только в процессе поддержания жизнедеятельности, но и при «альтруистическом суициде» — апоптозе (см. ниже).

Активность нейрона прекращается при достижении организмом результата, который *на уровне отдельного нейрона* выступает как получение последним потребных метаболитов из его микросреды. Новый подход к пониманию функционирования нейрона требует и нового подхода к исследованию нейронных механизмов обучения и памяти [6].

3. Формирование системной структуры поведения

Наряду с идеей системности к основным идеям, лежащим в истоках ТФС, относится идея развития, воплощенная в концепции *системогенеза*, в соответствии с которой утверждается, что гетерохронии в закладах и темпах формирования отдельных морфологических компонентов организма на ранних этапах индивидуального развития связаны с необходимостью образования «общеорганизменных» целостных функциональных систем, которые требуют вовлечения множества разных элементов из самых разных органов и тканей [17].

В рамках ТФС уже довольно давно [47, 51] было обосновано представление о том, что системогенез имеет место и у взрослых, т. к. формирование нового поведенческого акта есть формирование новой системы, а также о том, что принципиальным для понимания различий роли отдельных нейронов в обеспечении поведения является *учет истории его формирования* [2], т. е. истории последовательных системогенезов, и разработаны системно-эволюционная теория и системно-селекционная концепция научения [53, 138]. Этой

концепции созвучны идеи Дж. Эдельмана [91] о селективном (отбор из множества клеток мозга нейронов с определенными свойствами), а не инструктивном (изменение свойств, «инструктирование» клеток соответствующими сигналами) принципе, лежащем в основе формирования нейронных объединений.

По Эдельману, селекция имеет место уже при созревании мозга в раннем онтогенезе, в процессе которого множество нейронов гибнет. Отобранные же клетки составляют *первичный ассортимент*. *Вторичный ассортимент* формируется в результате второго этапа селекции, происходящей при научении в процессе поведенческого взаимодействия со средой.

С системных позиций *формирование новой системы рассматривается как формирование нового элемента индивидуального (субъективного) опыта в процессе научения*. В основе формирования новых функциональных систем при научении лежит селекция нейронов из «резерва» (предположительно низкоактивных или «молчащих» клеток). Эти нейроны могут быть сопоставлены с первичным ассортиментом и обозначены как *преспециализированные* клетки. Из набора этих клеток в процессе научения отбираются те, которые *специализируются* относительно системы формируемого поведенческого акта. Селекция нейронов зависит от особенностей их метаболических «потребностей». Эти нейроны могут быть сопоставлены со вторичным ассортиментом по Эдельману. Специализация нейронов относительно вновь формируемых систем — системная специализация — постоянна. Таким образом, новая система оказывается «добавкой» к ранее сформированным, «наслаиваясь» на них.

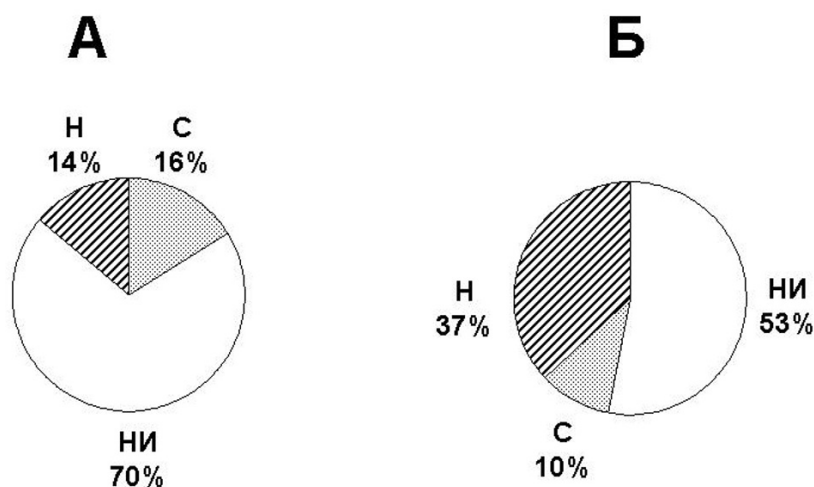


Рис. 1. Паттерны специализации нейронов цингулярной коры мозга крыс после обучения первому (А) и второму (Б) пищедобывательным циклам. Н – «новые» нейроны – клетки, специализированные относительно систем актов инструментального пищедобывательного поведения, выученных в экспериментальной камере. С – «старые» нейроны – клетки, специализированные на этапах индивидуального развития, предшествующих обучению упомянутому поведению. НИ – нейроны, специализация которых не была идентифицирована; активность этих клеток не была связана с реализуемым в камере выученным поведением. Приведены процентные доли от общего числа зарегистрированных нейронов в серии экспериментов А и Б

В пользу высказанных соображений свидетельствуют как ранее полученные данные о том, что число активных клеток цингулярной коры мозга кролика, выявляемое при прохождении микроэлектрода через толщу коры, достоверно увеличивается после обучения новому поведению [24], так и результаты недавних экспериментов Е. А. Кузиной, в которых сравнивался паттерн специализации нейронов цингулярной коры (характеризующий разнообразие специализаций нейронов данной области мозга и численное соотношение нейронов разной специализации) крыс, выявленный после обучения нажатия на педаль и получению пищи из кормушки у одной стороны экспериментальной клетки, с паттерном, полученным после дополнительного обучения крыс совершать такое же инструментальное пищедобывательное поведение и у противоположной стороны клетки (рис. 1). Оказалось, что после обучения нажатия на вторую педаль из 196 клеток относительно актов выученного поведения были специализированы 37 %, что достоверно отличается от доли «новых» нейронов (14 % из 179 клеток) после обучения одной педали (точный критерий Фишера, $p < 0,0001$). Итак, после обучения второй педали число нейронов цингулярной коры, специфически связанных с новым поведением, более чем в два раза превышает число клеток этой группы после обучения только одной педали.

То, что при научении происходит скорее вовлечение новых нейронов, чем «переобучение» ранее «обученных», согласуется с данными, полученными в работах ряда лабораторий [78, 98, 180, 145, 148, 154, 156],

о наличии в мозге животных разных видов большого числа «молчащих» клеток, об увеличении количества активных клеток при обучении, а также о том, что вновь сформированные специализации нейронов остаются неизменными (в эксперименте — в течение всего периода **хронической** регистрации: недели и даже месяцы).

К настоящему времени накоплены убедительные доказательства наличия неонейрогенеза у взрослых птиц и млекопитающих [79, 120], а также в пользу связи нейрогенеза с обучением. Так показано, что развертывание научения способствует не только выживанию вновь появившихся нейронов (принцип «используй или потеряешь»; [108]), но и интенсификации пролиферации [125]), а искусственное угнетение нейрогенеза нарушает формирование памяти [137]. Эти и другие сходные с ними данные позволяют предполагать, что неонейрогенез вносит вклад в процессы системогенеза (рис. 2). Сходную точку зрения высказывал Е. Н. Соколов [46]. Итак, по-видимому, наряду с рекрутированием клеток «резерва» и вновь появившиеся нейроны специализируются относительно новых систем.

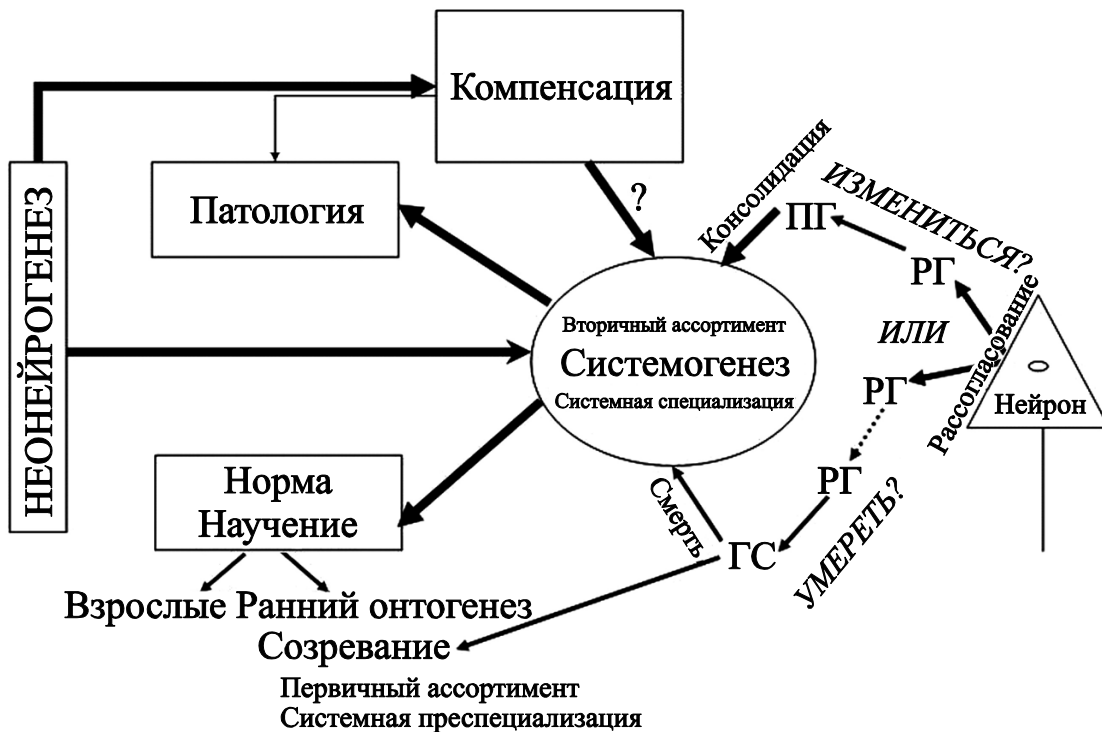


Рис. 2. Умереть или измениться? Теоретическая схема. РГ – «ранние» гены, ПГ – «поздние» гены, ГС – гены «смерти». Пояснения см. в тексте

Неонейрогенез может иметь значение и для пополнения наборов нейронов первичного и/или вторичного ассортиментов в условиях патологии [159] (рис. 2). Пополнение, компенсирующее гибель нейронов, в том числе преспециализированных клеток, может происходить и в норме (о гибели нейронов в норме — см. ниже). Высокая степень гипотетичности последнего предположения подчеркивается знаком вопроса на рис. 2.

Традиционное представление о консолидации памяти

Проблема формирования и консолидации памяти решается с применением самых современных методов и базируется на современных концептуальных схемах, хотя в основе большинства этих схем и исследований — идея Декарта, сформулированная им *более трехсот лет назад: «следы» существуют потому, что поры в мозгу, через которые дух проходил раньше, становятся все более проходимыми, когда дух проходит через них снова. И дух легче проходит именно через эти поры.* В соответствии с этой идеей важно выяснить, каковы механизмы увеличения проходимости пор, в каких мозговых структурах больше подобных пор, все ли поры обладают свойством изменчивости, сколь долго сохраняется повышенная проходимость пор и т. д. Если перевести эти вопросы с языка XVII в. на современный, заменив поры на синапсы, а дух на импульсацию, то содержание вопросов менять не потребуется. Они, как это ни печально, вполне современные: при всем

разнообразии подходов к пониманию консолидации в качестве наиболее базовой ее закономерности рассматривается долгосрочное усиление синаптического проведения в дуге (дугах) рефлекса, нейросетях и пр.

Консолидация с системной точки зрения

С системных позиций нейрон не рассматривается как *проводник* возбуждения. Поэтому проблема механизмов увеличения эффективности *проведения* не возникает и формирование новой памяти не рассматривается как проторение путей и образование «следов», осуществляемое за счет увеличения эффективности синаптической связи между вовлеченными нейронами. Оно представляет собой *формирование новой системы совместно активирующихся клеток организма, в том числе и нейронов, расположенных в самых разных структурах мозга, не обязательно связанных прямыми влияниями*.

Указанная позиция задается теоретическими положениями системного подхода. Однако экспериментальный материал приводит к сходным заключениям и авторов, стоящих на других теоретических позициях. Г. Хорн отмечает, что его результаты не подтверждают представления о том, что при научении происходит усиление связей между нейронами, как это должно было бы быть при образовании «хеббовских ансамблей». «Скорее, — заключает автор, — нейроны формируют набор параллельно [организованных], в значительной степени прямо не связанных элементов, что обеспечивает большую эффективность в сохранении [памяти], чем система непосредственно связанных элементов» [102, с. 121].

Системное описание процесса консолидации включает две группы неразрывно связанных процессов. Первая — процессы *системной специализации*: морфологическая и функциональная модификация нейронов, связанная с их вовлечением в обеспечение вновь формируемой системы.

Для того чтобы ввести вторую группу процессов, необходимо принять во внимание, что сформированная память не является неизменной, она постоянно модифицируется. В настоящее время обнаружены молекулярно-биологические закономерности реконсолидации памяти, лежащие в основе ее модификации после повторной актуализации [129]. Активация памяти, как и ее формирование, требует синтеза белка для реконсолидационных процессов, которые сходны с консолидационными (хотя и не идентичны им [74]). Таким образом, протеинзависимые консолидационные процессы связаны не с «новой», а шире — с «активной» памятью [115].

Представления о реконсолидационных модификациях не вступают в противоречие с приведенным выше положением о постоянстве системной специализации нейронов. Реконсолидация не отменяет модификаций, обусловивших формирование долговременной памяти [116].

И. П. Павлов отмечал, что прибавление новых условных рефлексов при обучении сейчас же отзывается на состоянии прежних [37]. Мы рассматриваем научение как специализацию новой группы нейронов относительно формируемой системы и «добавление» последней к ранее сформированным системам. Логично полагать, что это добавление требует взаимного согласования нового элемента с ранее сформированными и приводит к реконсолидационной модификации последних.

Ранее нами были приведены данные, свидетельствующие в пользу того, что нейроны, принадлежащие данной системе и вовлекающиеся в обеспечение одного поведения, при включении этой системы в обеспечение другого поведения не меняют системной специализации, но перестраивают свою активность [2]. Позже, в экспериментах с острой [61] и хронической регистрацией нейронной активности (опыты А. Г. Горкина, в которых активность данного нейрона цингулярной коры мозга крыс регистрировалась до, во время и после формирования нового поведения; см. [12]), а также в экспериментах с картированием активности мозга путем анализа экспрессии «ранних» генов при обучении [43] были получены данные, свидетельствующие в пользу предположения о реорганизации ранее сформированной системы поведенческого акта после обучения следующему акту. Реконсолидационная модификация, претерпеваемая ранее сформированной, «старой» системой при появлении связанной с ней новой системы, была названа нами *«аккомодационной»* (приспособительной) реконсолидацией [61].

Итак, вторая группа — процессы *аккомодационной реконсолидации*, обусловленные включением формируемой системы в существующую структуру индивидуального опыта: морфологическая и функциональная модификация нейронов (не меняющая их системную специализацию), принадлежащих к ранее сформированным системам.

В литературе содержится обоснованное положение, в соответствии с которым считается, что перестройка памяти может происходить как за счет ее «рутинной» реорганизации (перестройка отношений между компонентами имеющейся памяти), так и за счет «эвристического» акта, включающего формирование нового компонента и модификации уже имеющихся [124]. Упомянутые выше процессы системной специализации и аккомодационной реконсолидации описывают второй тип перестроек. Что касается первого, процессы морфо-

логической и функциональной модификации нейронов, наблюдающиеся при научении без формирования новой системы, могут быть названы «реорганизационной» реконсолидацией. Вероятно, что одним из показателей подобного научения может быть медленное нарастание эффективности поведения, а не резкий переход от периода проб к периоду эффективного поведения, имеющий место, например, при обучении инструментальным актам пищедобывательного поведения, когда, как мы знаем, формируются новые элементы опыта, связанные с обучением этим актам. Подобное медленное улучшение поведения выявляется как при математическом моделировании научения [33], так и в поведенческих экспериментах на животных (эксперименты А. Г. Горкина).

Существенно подчеркнуть *необходимость различения процессов системной специализации и реконсолидации*. Обнаруживаемые в нейрофизиологических, морфологических, молекулярно-биологических и других исследованиях модификации нейронов, сопутствующие научению, могут быть связаны как с первой, так и со второй группой процессов. Дифференцированный подход к модификациям первой и второй группы станет существенным шагом вперед на пути к пониманию закономерностей формирования памяти.

В начале формирования памяти — рассогласование

Начальным звеном каскада молекулярно-биологических процессов, обуславливающих морфологические модификации нейронов, как в процессе морфогенеза (ранний онтогенез), так и при консолидации памяти у взрослых, является экспрессия «ранних» генов — кратковременный процесс, сменяемый второй волной — экспрессией «поздних» генов, имеющих непосредственное отношение к морфологическим модификациям нейрона. В настоящее время связь экспрессии «ранних» генов с процессами научения, которая отмечалась уже довольно давно [13], становится все более очевидной [102].

С развиваемых здесь позиций логичным представляется предположение о том, что экспрессия «ранних» генов и формирование специализаций связаны между собой. Действительно, нами совместно с отделом системогенеза НИИИФ им. П. К. Анохина получены данные, свидетельствующие в пользу того, что экспрессия «ранних» генов лежит в основе формирования специализаций нейронов. В тех мозговых структурах, в которых после обучения обнаруживается достоверно больше вновь специализированных нейронов, достоверно более выражена и экспрессия [144].

Активация «ранних» генов у взрослого имеет место не только при научении, но и при голоде, стрессе, интоксикации, поражении нервной системы, ишемии мозга [42]. Показано также, что искусственное изменение микросреды нейронов обуславливает появление активности у ранее молчавших клеток [155] и экспрессию ранних генов [142]. Поэтому, имея в виду сказанное выше о детерминации активности нейрона рассогласованием между его «потребностями» и притоком метаболитов, а также возможность рассмотреть экспрессию ранних генов как специфическое проявление активности клетки [81], возникающей в ситуации *новизны* [14], логично предполагать, что общим для всех перечисленных выше ситуаций, включая научение, является *рассогласование*. Оно возникает вследствие того, что ранее сформированные способы согласования метаболических «потребностей» нейронов *в рамках существующей структуры опыта* оказываются неэффективными в условиях стойкого изменения микросреды нейронов.

Нейрон, как отмечалось выше, может обеспечить «потребности» своего метаболизма, объединяясь с другими элементами организма в функциональную систему, извлекаемую из памяти. Достижение результата системы устраняет рассогласование между «потребностями» и состоянием микросреды нейронов. *Подобная динамика характеризует ситуацию сформированного дефинитивного поведения*.

Ситуация научения в норме и восстановления при патологии² (например, после инсультов, травматических поражений мозга) специфична тем, что проблему согласования «потребностей» нельзя решить с использованием имеющихся у индивида способов согласования (т. е. в рамках имеющегося у индивида опыта).

² Поиск новых путей устранения рассогласования включает как модификации на уровне поведенческих адаптаций, так и молекулярно-генетические и морфологические перестройки. Подобные модификации имеют место как в *норме*, так и *при патологии*. В «обыденной науке» (folk science) они мыслятся как принципиально различные состояния. В собственно же науке обосновано представление о том, что процессы, называемые патологическими, являются не дезорганизацией или хаосом, а своеобразным, выработанным в ходе *эволюции* приспособлением к условиям существования. Нет ни одного патологического процесса, который не имел бы своего прототипа в норме. Верной оказывается не дизъюнкция «норма-патология», а представление о континууме состояний: от называемых «нормальными» к «патологическим» [20, 27, 95, 113]. Адаптационные изменения, возникающие в условиях патологии, могут быть, как и в норме, рассмотрены в качестве системного процесса, захватывающего весь организм, направленного на достижение положительных результатов и включающего перестройки, имеющие место при формировании долговременной памяти в норме [15, 65, 68, 95, 117]. В связи с только что отмеченным сходством, а также при учете сходства молекулярно-биологических механизмов, лежащих в основе созревания и научения, неудивительно, что реовенилизация (реактивация у взрослого механизмов, активированных в раннем онтогенезе) имеет место не только при научении в норме, но и при патологии [83]. Для последующего обсуждения важно подчеркнуть, что к механизмам, реактивируемым в условиях патологии у взрослого, относят и апоптотическую гибель клеток [161].

Рассогласование в данной ситуации отличается от того, которое имеет место в дефинитивном поведении: оно устраняется не извлечением из памяти имеющегося материала, а поиском и фиксацией в памяти новых вариантов объединения элементов, *развертыванием процессов системогенеза*.

От рассогласования через согласование к консолидации

В случае если процессы системогенеза протекают успешно, формируются новые системы, реализация которых обеспечивает достижение требуемого результата системы, а также согласование и удовлетворение метаболических «потребностей» нейронов. Однако сформированная вновь интеграция не остается неизменной. Показано, что суммарная активность мозга человека изменяется не только в процессе обучения навыку, но и через часы (и дни) после того, как по поведенческому критерию испытуемый уже обучился [107]. В экспериментах на животных также показано, что как характеристики активаций нейронов, так и число активирующихся клеток меняются от первых реализаций поведения в течение последующих часов и дней [93, 104, 125].

Данные, полученные О. Е. Сварник [42], показывают, что число клеток мозга, в которых наблюдается экспрессия «ранних» генов, во много раз превышает число нейронов данной области, у которых обнаруживается специализация относительно системы формируемого поведения. Мы предполагаем, что часть из множества генетически активированных клеток — это нейроны, специализированные относительно систем ранее сформированных актов, и экспрессия в них отражает начало процесса аккомодационной реконсолидации. Другие являются преспециализированными, и их генетическая активация — предпосылка перехода клеток в состояние готовности для селекции в процессе проб.

Именно в процессе проб из активированных (как генетически, так, вероятно, и импульсно) клеток *отбираются* те, которые перейдут далее в разряд специализированных относительно формируемой системы³. Отражением протекания описанной селекции и изменений, происходящих в нейронном обеспечении вновь сформированного поведения, является обнаруженное в экспериментах Е. А. Кузиной и др. [36] увеличение числа нейронов, у которых активация появляется в 100 % случаев (т. е. при каждой реализации специфического для данной клетки акта) по мере консолидации памяти. По-видимому, уменьшение вариативности активности может быть связано с завершением селекции и стабилизацией состава нейронов, вовлекающихся во вновь сформированное поведение.

Показано, что некоторые клетки активируются лишь на начальных стадиях обучения, а когда поведение стабилизируется, их активность прекращается и больше не возникает [135, 158]. Часть из этих клеток, вероятно, принадлежит к активированным в пробах преспециализированным нейронам. При последовательном обучении ряду сходных актов (нажатие на педали, находящиеся в разных углах экспериментальной камеры) их активность в первом акте, предшествующем в последовательности обучения тому (второму), в отношении системы которого нейрон специализируется, может выглядеть как вариативная неспецифическая активность [69, рис. 13]. Кроме того, как показывают эксперименты Е. А. Кузиной, изменение состава активирующихся клеток происходит за счет клеток, специализированных относительно первого акта, которые активируются в начале формирования второго, исключаясь затем из его обеспечения (см. также данные Н. А. Швырковой, [54]). Активность последних двух групп клеток (а также модификацию «резервных» клеток; см. сноску 4) можно рассмотреть в качестве нейронной основы феномена *переноса навыка* — ускорения обучения данному акту после предшествующего обучения сходному поведению.

Наконец, можно предположить, что первые пробные акты осуществляются за счет коактивации не только переменных составов ранее специализированных и преспециализированных нейронов, но и так называемых нейронов «новизны» (возможно, специализированных относительно исследовательского поведения; подробнее см. в [6]). Коактивация обеспечивает как совершение проб, так и *достижение при обучении первых положительных результатов*. После стабилизации поведения нейроны «новизны», как и ряд других, ранее специализированных, прекращают активность. Это означает серьезную реорганизацию нейронного обеспечения актуализации материала памяти.

³ Возможно, неотобранные клетки, возвращающиеся в «резерв», также претерпевают изменения, набор их степеней свободы модифицируется (скорее всего, ограничивается). Таким образом, резервные клетки постоянно дифференцируются при каждом их вовлечении в процесс селекции на протяжении индивидуального развития. Подобная модификация, с одной стороны, подготавливает клетки к следующему эпизоду селекции. Во всяком случае, к научению поведению, родственному ранее сформированному. С другой стороны, последовательные ограничения степеней свободы резервных клеток на протяжении развития, наряду с уменьшением числа резервных клеток, могли бы объяснить известные изменения в эффективности обучения, происходящие с возрастом.

«Альтруистический суицид»

Итак, как уже говорилось, в случае отсутствия у организма опыта удовлетворения метаболических «потребностей» клеток в данной ситуации, когда повторные импульсации коактивированных нейронов не приводят к достижению результата, возникает экспрессия «ранних» генов. Эта экспрессия может быть рассмотрена не только как начало каскада процессов, ведущих к консолидации, но и как предпосылка для активации других транскрипционных компонентов — основы принимаемого клеткой «решения жить или умирать» [110, p. 2736]. Если рассогласование между «потребностями» нейронов и их микросредой *затягивается*, нейроны гиперактивны, одна волна экспрессии «ранних» генов сменяет другую. В этих случаях в нейронах могут экспрессироваться гены «смерти», активация которых ведет к гибели нервных клеток (рис. 2). Следовательно, при невозможности устранить рассогласование между «потребностями» нейрона и его микросредой в рамках имеющегося опыта, как в норме (в раннем онтогенезе и у взрослого), так и при патологии у клетки имеется следующая альтернатива: измениться, вовлекаясь в системогенез (формирование новой системы, затем консолидируемой), или умереть (рис. 2) (подробнее см. в [4]). Вовлечение может носить характер системной специализации, аккомодационной или реорганизационной реконсолидации.

Гибель клеток часто наблюдается при созревании в раннем онтогенезе, а также в условиях патологии, когда непригоден имеющийся у индивида опыт согласования метаболизмов клеток организма. Но не только в этих случаях. Имеются данные, свидетельствующие в пользу наличия апоптоза в мозге здоровых взрослых индивидов. Предполагается, что апоптоз необходим для нормального функционирования организма животных ([111] и др.) и растений [41]. Эти данные при учете представления о том, что системогенетические закономерности являются общим принципом реализации процессов созревания, научения на любом этапе онтогенеза, адаптации и восстановления при патологии позволили предположить, что альтернатива «измениться или умереть» существует и в норме [4]. В лаборатории В. В. Шерстнева были получены данные [56], свидетельствующие в пользу того, что элиминация нейронов как один из исходов нейроселекции в раннем онтогенезе, значение которой для формирования поведенческого репертуара не вызывает сомнений, вносит вклад и в системогенез у взрослого (рис. 2).

Формулируемая позиция, таким образом, сводится не к альтернативе «системогенез или смерть», а к двум взаимосвязанным путям обеспечения системогенеза: модификация нейрона или его гибель. Можно предположить, что фатальный для отдельных клеток исход — гибель — это неизбежная «плата» за возможность осуществления успешного системогенеза на протяжении всего индивидуального развития в тех ситуациях, когда метаболические «потребности» каких-либо клеток вступают в неустранимое противоречие с новыми способами согласования «потребностей» клеток индивида.

Принцип активности распространяется на весь период и на все аспекты существования нейрона, включая и процессы, связанные с реализацией альтернативы: измениться или умереть. Каждый из этапов элиминации клетки является активным [127] и, таким образом, элиминация — есть *суицид* [111]. Этот *суицид альтруистичен* в том смысле, что клетка включает программу самоэлиминации для того, чтобы таким путем устранить метаболическое противоречие и обеспечить выживание других клеток, принадлежащих к тому же клону. Ранее другими авторами уже приводились аргументы в пользу существования «альтруистического клеточного суицида» в нервной системе [72] и у одноклеточных [143].

Долговременная потенция

Долговременная потенция (ДП, LTP) считается претендентом на роль физиологического механизма долговременной памяти и рассматривается в качестве экспериментальной модели пластичности, зависимой от активности. Исследования ДП рассматриваются в течение ряда лет как наиболее важные и приоритетные в первую очередь потому, что данный феномен хорошо укладывается в традиционную схему, описывающую формирование памяти как повышение синаптической эффективности в рефлекторных дугах.

С системных позиций феномен ДП может быть рассмотрен как электрофизиологическое описание процесса рассогласования. Исходя из представления об активности нейрона как детерминированной рассогласованием, можно полагать, что искусственная электрическая (или химическая) стимуляция, которая вызывает получение притока, не согласованного с предшествующей активностью нейронов и не обусловленного ею, служит мощным фактором рассогласования. И повышенная возбудимость клетки, сохраняющаяся при тестировании, — отражение данного рассогласования. Такое понимание ДП, возникающей в подобных экспериментальных условиях, заставляет рассматривать рассогласование, лежащее в основе ДП, как имеющее артефактную природу.

В пользу связывания ДП с процессом рассогласования свидетельствуют кроме теоретических соображений и данные, указывающие на соответствие ДП тем процессам, которые имеют место в патологии при стойких отклонениях свойств метаболической среды [113, 152].

Итак, хотя экспериментаторы, **тетанизируя**^{II}, не планируют вызвать рассогласование, именно его они вызывают. А рассогласование есть, как аргументировалось выше, начальный этап научения, формирования новой памяти. Тогда можно рассмотреть ДП как феномен, который, несмотря на артефактную природу, *может быть*, имеет отношение к механизмам научения и памяти, моделируя начальный этап научения, в основе которого — рассогласование. Однако неизвестно, обладает ли получаемое при экспериментальной индукции ДП рассогласование теми свойствами, которые присущи естественному рассогласованию при научении.

Заметим, что несоответствие между традиционным пониманием ДП и данными, накопившимися при изучении этого феномена, заставляет предлагать альтернативы этому пониманию даже тех авторов, которые не сомневаются в том, что усиление синаптических связей между нейронами — основа формирования памяти. Дж. К. МакИчерн и К. А. Шоу считают, что за счет механизмов регуляции рецепторов нейроны пытаются предотвратить длительные изменения их синаптической возбудимости, которые вредны для нейрона. ДП (как и депрессия), действующая против этой регуляции, — не основа памяти, а явление, инициирующее каскад процессов, ведущих к реорганизации активности групп нейронов [113]. Т. Дж. Шорс и Л. Д. Мэтцел [136] также пришли к заключению о несоответствии свойств ДП, в частности ее длительности, тем, которые должны были бы быть, если бы ДП обеспечивала многолетнее или даже пожизненное сохранение долговременной памяти. Они считают, что ДП — механизм, имеющий отношение не к поддержанию долговременной памяти, но к *начальному* периоду ее формирования. В пользу этого заключения свидетельствуют и данные И. Н. Кудряшовой [35], которая показала, что «эффективность синаптической передачи» снижается при достижении критерия обучения по сравнению с таковой в начале обучения.

Исходя из предположения о ДП как электрофизиологическом описании процесса рассогласования на начальном этапе научения, можно допустить, что хотя длительность ДП недостаточна для рассмотрения ДП в качестве основы долговременной памяти, она может все же быть достаточной для того, чтобы рассмотреть ее как *электрофизиологическое проявление затянутого рассогласования*, ведущего к гибели нейронов. Проще говоря, логика предлагаемых здесь представлений предполагает возможность связи ДП с гибелью нейронов. Имеются данные, свидетельствующие в пользу существования такой связи [73, 112, 113].

Итак, феномен долговременной потенциации — артефакт, который по не предусмотренным его исследователями причинам может иметь отношение к механизмам научения и памяти, моделируя рассогласование, свойственное начальным этапам научения.

Индивидуальное развитие как последовательность системогенезов

В основе процесса специализации нейрона при научении находится экспрессия «ранних» и затем «поздних» генов, ведущая к изменению структуры нейрона и его метаболических «потребностей» (см. выше). Если принять, что при формировании новой (отличной от ранее сформированных) специализации нейронов в процессе научения используется очередной вариант реализации индивидуального генома, то с позиций высказанных соображений *индивидуальное развитие может быть представлено как последовательность системогенезов и связанная с ними «актуализация» генома*.

Становление системной специализации нейрона в процессе научения было сопоставлено с формированием вторичного ассортимента, а формирование первичного ассортимента рассмотрено как образование преспециализаций нейронов в процессе раннего онтогенеза. Тогда научение — это «расходование» сформированных преспециализаций путем перевода их в конкретные специализации относительно вновь формируемых систем. Возможно, это расходование — один из факторов, определяющих феномен понижения уровня экспрессии «ранних» генов с возрастом [110, 150].

По-видимому, преспециализация нейронов, предназначенных для систем видоспецифических актов, сравнительно жестко (хотя и не однозначно [99, 123]) определяет, относительно системы какого акта они будут специализированы при научении. Менее ясно, на каком «языке» «написана» преспециализация нейронов, предназначенных для формирования индивидуально-специфического поведения. Алфавит, используемый для «наименования» преспециализаций, конечно, задан (ограничен) филогенетическим опытом. Однако у человека, например, могут сформироваться специализации относительно систем таких актов, обучение которым стало возможным благодаря изменениям культурной среды, произошедшим во время взрослой жизни

этого человека⁴. Итак, преспециализация нейронов не «написана» на языке конкретных актов. По-видимому, отдельные *группы преспециализаций* предназначаются для *последовательных стадий индивидуального развития* на протяжении всей жизни. И *язык преспециализаций*, предназначенных для индивидуально-специфических актов, *есть язык стадий*, отвлеченный от их конкретного индивидуально-специфического содержания. Это содержание может быть описано через уникальный набор актов, формируемых данным индивидом в специфических условиях его существования. Язык преспециализаций становится языком конкретного акта в результате обучения этому акту и формирования специализаций нейронов в отношении системы этого акта.

«Вписать» вновь формируемую систему в структуру, содержащую на данном этапе индивидуального развития n взаимосвязанных систем, и в более сложную структуру, содержащую на более позднем этапе $100n$ систем — разные задачи. Скорее всего, для этого нужны нейроны с разными свойствами (разными преспециализациями), с разными морфологическими связями. Эти различия свойств и связей могут быть одним из ключевых факторов, обуславливающих различия мозгового обеспечения «одного и того же» поведения, формируемого на ранних и поздних стадиях индивидуального развития [88, 147].

Весьма вероятно, что преспециализации нейронов, сформированные в раннем онтогенезе, не остаются неизменными в течение всей жизни до момента формирования специализации этих нейронов. Логично полагать, что описанная выше процедура селекции при научении, затрагивающая множество клеток (существенно большее число, чем окажется специализированным после этого научения), не проходит бесследно и для тех нейронов, которые *не отбираются* для формирования специализации в отношении системы, образуемой в процессе данного научения. Иначе говоря, возможно, процедура научения модифицирует и нейроны «резерва», приводя их характеристики в соответствие с произошедшими изменениями памяти. Если это так, то подобная модификация могла бы быть рассмотрена в качестве еще одного из факторов, обуславливающих феномен переноса.

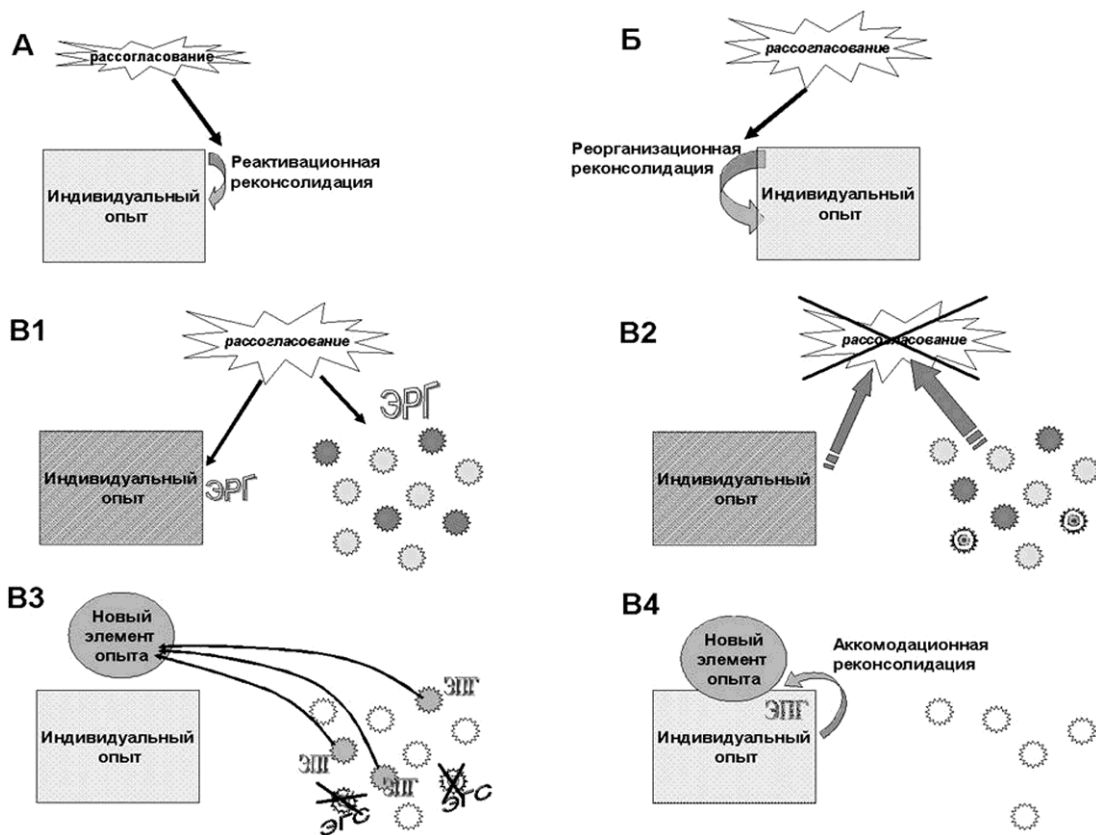


Рис. 3. Варианты и этапы модификации структуры индивидуального опыта. Пояснения см. в тексте

⁴ Правда, изменения культурной среды не случайны, а связаны с геномом человека (как и преспециализации его нейронов) в рамках ген-культурной коэволюции [7, 9, 61, 86].

На рис. 3 показаны варианты и этапы модификации структуры индивидуального опыта, где А — *реактивация* памяти в дефинитивном поведении. Реактивация памяти может быть связана с модификацией структуры индивидуального опыта за счет *реактивационной* реконсолидации. Б — модификация структуры индивидуального опыта в новой ситуации, ограничивающаяся *реорганизацией* ранее сформированных отношений между системами — элементами индивидуального опыта. Формирование нового элемента опыта не происходит. Данная модификация происходит за счет *реорганизационной* реконсолидации. В — рассогласование, которое не может быть устранено посредством актуализации имеющейся памяти (А) или реорганизации межсистемных отношений (Б), а устраняется формированием новой системы. В1 — экспрессия «ранних» генов (ЭРГ) на первых этапах формирования затрагивает, возможно, как преспециализированные клетки (на этом и других фрагментах В — кружки), так и клетки, принадлежащие к системам имеющегося у индивида опыта (набор этих систем обозначен прямоугольником). В2 — в процессе проб осуществляется селекция: из множества активировавшихся преспециализированных клеток, в том числе и появившихся вследствие неогенеза, отбирается соответствующая совокупность (темные кружки). В3 — при развертывании селекции нейрон оказывается перед выбором: измениться, вовлекаясь в формирование новой системы, затем консолидируемой (экспрессия «поздних» генов — ЭПГ), или умереть (перечеркнутые кружки; экспрессия «генов смерти» — ЭГС). В4 — аккомодационная модификация клеток, специализированных относительно ранее сформированных систем (прямоугольник), обусловленная включением вновь сформированной системы в структуру индивидуального опыта индивида.

Суммируем проведенное обсуждение формирования системной структуры поведения как следующую предположительную последовательность процессов формирования и функционирования памяти. Научение начинается с рассогласования между потребностями индивида и теми возможностями их удовлетворения, которые предоставляет ему сформированная к данному моменту память. Это рассогласование проявляется на клеточном уровне в несоответствии метаболических «потребностей» клетки и метаболического притока, ею получаемого. В знакомой ситуации оно может быть устранено совершением дефинитивного поведения (рис. 3, А). В ряде случаев, когда имеющийся у индивида опыт совершения поведения в новой ситуации оказывается недостаточным, может происходить модификация структуры опыта, ограничивающаяся перестройкой межсистемных отношений — связей между ранее сформированными его элементами (рис. 3, Б). Рассогласование, которое не может быть устранено посредством актуализации имеющейся памяти (рис. 3, А) или реорганизации межсистемных отношений (рис. 3, Б), обуславливает формирование нового элемента опыта (рис. 3, В1–4). Формирование новой интеграции, которой предшествует «внутреннее» тестирование и отбор гипотез [5], выражается в пробах. На клеточном уровне эти пробы означают пробные объединения активизирующихся клеток; успешное объединение обеспечивает достижение результата и устраняет рассогласование (рис. 3, В2). Эта успешность достигается модификацией одних клеток и элиминацией других (рис. 3, В3). После достижения первых результатов клетки, специализированные относительно исследовательского поведения, и некоторые нейроны других актов ранее сформированного поведения постепенно уменьшают и прекращают активность. Это может проявляться как во временном изменении внешнего поведения, казалось бы, уже сформированного, так и в новом изменении состава активизирующихся преспециализированных клеток. Постепенная стабилизация состава активизирующихся нейронов выражается в более стабильном соотношении активаций нейронов и поведения. Экспрессия «поздних» генов обеспечивает реорганизацию отобранных клеток, превращение их в специализированные относительно вновь сформированной системы. Она же в процессе аккомодационной реконсолидации модифицирует ранее специализированные клетки (рис. 3, В4). Таким образом, стабильность специализаций не означает, что сформированная память неизменна.

4. Актуализация систем при реализации поведения

Показано, что осуществление дефинитивного поведения обеспечивается реализацией не только новых систем, сформированных при обучении актам, составляющим это поведение, но и *одновременной* реализацией множества более старых систем, сформированных на предыдущих этапах индивидуального развития [2, 53, 64]. Следовательно, *реализация поведения есть*, так сказать, *реализация истории формирования поведения (как фило-, так и онтогенетической)*, т. е. множества систем, каждая из которых фиксирует этап становления данного поведения.

Из данного утверждения следует, что системная организация внешне одинаковых действий различается, если различна история их формирования. Действительно, было показано, что характеристики активности нейронов цингулярной коры мозга кроликов, специализированных относительно актов сложного инструмен-

тального поведения, демонстрируют достоверные различия при сравнении групп животных, выучивающих акты этого поведения в разном порядке [25].

Не только характеристики активаций, но и число вовлеченных в обеспечение поведения нейронов может отражать историю формирования поведения. Мы проверяли гипотезу о связи между числом нейронов, специализированных относительно вновь сформированного поведения, и числом стадий обучения этому поведению. В основе выдвижения гипотезы была следующая логика. Нами показано, что в разных областях мозга имеются нейроны, неизменно активирующиеся при реализации дефинитивных актов этого поведения, которые были этапами обучения животных реализации данного поведения: подход к кормушке, поворот от кормушки в сторону педали, подход к педали, нажатие на педаль. Специализация нейронов относительно систем этих актов устанавливается в процессе обучения. Происходящая таким образом *трансформация этапов обучения в акты выученного поведения* делает правомерным предположение о том, что количество нейронов, специализированных относительно выученного поведения, должно положительно коррелировать с числом этапов обучения этому поведению. Для проверки этого предположения мы сопоставляли паттерны специализации нейронов задней цингулярной коры мозга крыс, обученных внешне одному и тому же поведению, но сформированному в обучении, включающем разное число этапов: одноэтапно (крыса путем проб и ошибок обучалась нажимать на педаль для получения пищи из кормушки, причем пища подавалась при обучении только после нажатия на педаль) или поэтапно (животных последовательно обучали подходить к кормушке, отходить от кормушки, подходить к педали и нажимать на нее, причем пищей подкреплялось достижение каждого из упомянутых результатов). В группе крыс с поэтапным обучением 37 % нейронов были специфически связаны с реализацией «новых» актов (приобретенных в результате обучения в экспериментальной клетке), тогда как в группе животных, которые обучались одноэтапно, специфическую связь с выполнением «новых» актов продемонстрировали только 9,7 % ($\chi^2 = 17,2$; $p = 0,00003$). Таким образом, наблюдается *положительная взаимосвязь между количеством стадий обучения и числом специализированных относительно вновь сформированного поведения нейронов* [23, 63].

5. Единая концепция сознания и эмоций

Выше мы отмечали, что физиологическое и психологическое — два разных описания единых системных процессов. Причем описывали их «снизу» — через организацию мозговой активности. Рассмотрим на примере проблемы сознания и эмоций, как системные процессы могут быть описаны психологически, т. е. «сверху».

В решении этой проблемы превалирующим остается дизъюнктивный подход, который включает следующие положения:

- существуют гетерогенные когнитивные и аффективные психические процессы;
- эти процессы обеспечиваются разными структурами мозга, разными нейронами;
- будучи отдельными механизмами, когнитивные и аффективные процессы могут «влиять» друг на друга, «согласовываться» друг с другом и т. п.

В системной психофизиологии сформулирована *единая концепция сознания и эмоций* [3, 59, 60], которая использует недизъюнктивный подход к пониманию сознания и эмоций. Она основана на рассмотрении проблемы аффективного и когнитивного в контексте фило- и онтогенетического развития.

Центральная идея концепции состоит в том, что в процессе развития осуществляется недизъюнктивный переход от формирования систем, которые *обладают характеристиками «эмоций»*, к формированию систем, реализация которых *характеризуется как проявление «сознания»*. Причем вторые *не заменяют* первые. Поэтому поведение всегда обладает *обеими этими характеристиками*.

Уровни сознания

Анализ работ многих авторов [28, 92, 107, 106] приводит к заключению о том, что наиболее общим для них является вывод о связи сознания с процессами сличения характеристик текущих изменений среды и организма с характеристиками сформированных моделей, параметров ожидаемых и реальных стимулов. Предлагаемое в настоящей концепции понимание сознания в принципе не противоречит этому выводу. Однако большинство авторов в развитии своих представлений основываются на положениях более или менее модернизированного подхода «стимул — реакция». А данный подход неизменно приводит их к тому пониманию сознания, основную идею которого Д. Деннетт [89] определил как идею *«картезианского театра»*. В

соответствии с этой идеей считается, что «перцептивные системы посылают „входную“ информацию к центральной мыслящей арене, которая посылает „приказы“ периферическим системам, управляющим движениями тела. Подобные модели... базируются на предположении, что... существует картезианский театр — место, в котором „вся информация суммируется“ и возникает сознание». «Хотя эта идея неверна, — заключает Деннетт, — картезианский театр будет и дальше преследовать нас, если мы не предложим альтернативу, прочно связанную с экспериментальной научной базой» [89, с. 39, 227]. С моей точки зрения, единая концепция сознания и эмоций, связанная с экспериментальной базой ТФС и системной психофизиологии, может рассматриваться как подобная альтернатива.

Имея в виду сказанное выше о системной структуре поведенческого континуума, можно полагать, что рассматриваемые в литературе в качестве механизмов сознания процессы «сличения ожидаемых и реальных параметров» имеют место *на всем протяжении поведенческого континуума*: как во время реализации поведенческого акта, так и при его завершении. Причем *предвидятся и сличаются параметры не стимулов, а результатов*, конечного и этапных. Проведенный анализ делает возможным сопоставление стадий развертывания поведенческого континуума с «потокосознанием» [105] и приводит к следующему определению сознания. *Сознание может быть сопоставлено с оценкой субъектом этапных и конечного результатов своего поведения, осуществляемой, соответственно, в процессе реализации поведения (как «внешнего», так и «внутреннего») и при его завершении; эта оценка определяется содержанием субъективного опыта и ведет к его реорганизации.*

В рамках такого понимания и учитывая аргументированную позицию многих авторов [84, 89, 157] о необходимости выделения уровней сознания, может быть дано следующее описание «потока сознания». *Сличение реальных параметров этапных результатов с ожидаемыми во время реализации поведенческого акта соответствует Первому уровню сознания. Сличение реальных параметров конечного результата поведенческого акта с ожидаемыми (с целью) во время переходных процессов (от одного акта к другому) соответствует Второму (высшему) уровню сознания.*

В нашей лаборатории было показано, что изменения медленных потенциалов, соответствующие оценке этапного результата — завершение временного интервала, — достоверно различаются в зависимости от того, осведомлены ли испытуемые об этом завершении или нет [19]. Эти данные свидетельствуют в пользу того, что внутри Первого уровня могут быть выделены подуровни. В случае осведомленности осознанность выше и подуровень может быть соотнесен с «предсознанием» в отличие как от «полного» осознания [87], сопоставимого с оценкой конечного результата, так и от неосознавания. Если это предположение справедливо, полученные данные могут быть рассмотрены в качестве свидетельства в пользу представления о множественности уровней сознания [133], подразумевающего, что *каждый из двух выделенных выше уровней сознания (первый и второй) объединяют, в действительности, группы различающихся уровней.*

Сознание и эмоции

Формирование новых систем в процессе индивидуального развития обуславливает прогрессивное *увеличение дифференцированности* в соотношении организма и среды [2, 50, 149, 153]. Системы, формирующиеся на *самых ранних стадиях онтогенеза*, обеспечивают *минимальный уровень дифференциации*: хорошо — плохо, approach — withdrawal; соотношение со средой на этом уровне дифференциации может быть описано в терминах «эмоций» [3, 18, 38, 52, 59, 77, 85, 119, 131, 162]. Эти рано формирующиеся системы не являются «положительными» или «отрицательными». *Все системы направлены на достижение положительных адаптивных результатов.*

Рассматривая системную структуру поведения как фиксированную историю ее формирования, можно привести положение, *ключевое для единой концепции сознания и эмоций: сознание и эмоции являются характеристиками разных, одновременно актуализируемых уровней системной организации поведения, представляющих собой трансформированные этапы развития и соответствующих различным уровням системной дифференциации.* В развитии нет критического момента появления сознания или исчезновения эмоции. На каждом этапе развития, на каждом уровне системной дифференциации поведение может быть охарактеризовано с применением обеих характеристик (с- и э-). Однако на каждом уровне соотношение этих характеристик различно.

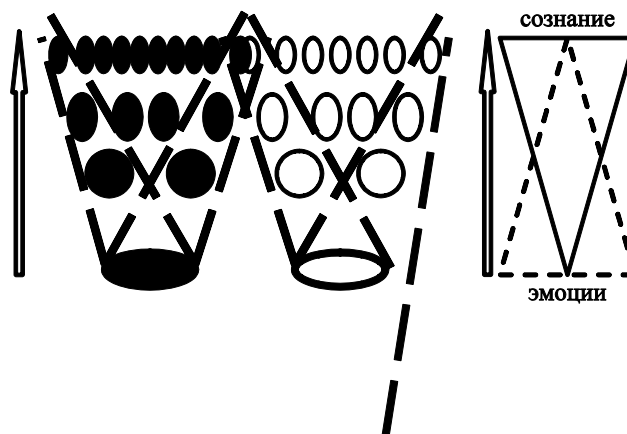


Рис. 4. Сознание и эмоции на последовательных стадиях дифференциации поведения. Пояснения см. в тексте

На рис. 4 большие овалы внизу обозначают системы наименьшей дифференциации, сформированные на самых ранних этапах онтогенеза и обеспечивающие реализацию поведенческих актов приближения — «approach» (положительные эмоции, белые овалы) и избегания — «withdrawal» (отрицательные эмоции, черные овалы). В процессе развития дифференциация нарастает; поведенческие акты начинают обеспечиваться актуализацией все большего числа систем. Пунктирные линии отграничивают наборы систем разного возраста и дифференциации, одновременная актуализация которых обеспечивает достижение результатов поведенческих актов, соответствующих тому или иному набору. Большее число черных овалов иллюстрирует эмпирически подкрепленную идею о большей дифференциации домена избегания по сравнению с доменом приближения, а перекрытие черного и белого овалов — идею о том, что внешне одинаковые акты, направленные на достижение разных целей (приближения или избегания), обеспечиваются активностью, хотя и частично перекрывающихся, но существенно различных наборов нейронов [69, 70]. Треугольники иллюстрируют идею о том, что сознание (треугольник обращен вершиной вниз, сплошная линия) и эмоция (треугольник обращен вершиной вверх, пунктирная линия) являются разными характеристиками одной и той же многоуровневой системной организации, уровни которой представляют собой трансформированные в процессе научения (системогенеза) этапы индивидуального развития. При этом выраженность одной характеристики (сознание) нарастает, а второй (эмоция) — падает при возрастании степени дифференцированности систем.

Эмоции характеризуют реализацию систем, формирующихся на самых ранних этапах онтогенеза и обеспечивающих минимальный уровень дифференциации («хорошо — плохо»). Сознание характеризует реализацию систем, формирование которых на более поздних этапах развития обуславливает прогрессивное увеличение дифференцированности в соотношении организма и среды.

У любого индивида можно выделить системы минимальной и максимальной дифференцированности. Таким образом, с позиций единой концепции сознания и эмоций поведение любого индивида обладает как с-, так и э-характеристикой. Также как и сознание, понятие эмоций приложимо ко всем живым существам.

Из концепции следует, что чем выше пропорция активных в реализующемся поведении элементов, принадлежащих низко дифференцированным системам, тем выше интенсивность эмоций, т. е. выраженность э-характеристики поведения в сравнении с с-характеристикой, связанной с активностью элементов, принадлежащих к высоко дифференцированным системам. Тогда подавление активности элементов, принадлежащих к высоко дифференцированным системам, должно вести к усилению э-характеристики. Такое избирательное подавление может, как выяснилось, быть экспериментально вызвано острым введением алкоголя (этанола). Введение алкоголя вызывает обратимое уменьшение числа активных в поведении нейронов, принадлежащих к наиболее новым и дифференцированным системам [58, 65].

В экспериментах с участием испытуемых было обнаружено, что острое введение алкоголя в большей степени уменьшает амплитуду ЭЭГ-потенциалов, связанных с категоризацией слов иностранного языка, чем потенциалов, связанных с категоризацией слов родного языка, усвоенного на значительно более ранних этапах индивидуального развития. При этом наблюдается выраженное усиление э-характеристики — эйфория и, одновременно, увеличение числа ошибок поведения категоризации [71]. Обнаружено также, что острое введение алкоголя отражается на результатах психологического тестирования: когда участники принимали алкоголь в той же дозе, что и в описанных выше экспериментах, их эмоциональность статистически значимо усиливалась [21]. Таким образом, полученные результаты подтверждают, что соотношение с- и э-

характеристик поведения зависит от относительного «веса» активированных новых и старых систем. Блокирование элементов, принадлежащих к первым, сдвигает соотношение от сознания к эмоциям.

В постнатальном периоде последовательно формируется поведение, основанное на обонятельном, тактильном, слуховом и зрительном «контактах» со средой [95]. Из единой концепции сознания и эмоций следует предположение о том, что появление новой модальности и, следовательно, возможности формировать более дифференцированные системы, усиливает с-характеристику поведения индивида, а также, что поведение, основанное на модальностях, появившихся раньше (например, на обонянии), более эмоционально, чем основанное на модальностях, появившихся позднее (например, на зрении). Оценивая результаты своего поведения, человек смотрит на себя «глазами общества» и «отчитывается» ему, используя специальный видоспецифический инструмент отчета — речь (в том числе внутреннюю). Имеются данные о том, что обогащение речи при развитии ребенка соответствует нарастанию дифференцированности его поведения [32]. Учитывая все это, можно полагать, что указанная выше последовательность формирования модальностей и связанная с ней разная дифференцированность поведения, опирающегося на разные модальности, является важным фактором, обуславливающим тот факт, что в разных языках (от английского до японского и зулу) две трети или даже три четверти всех слов, описывающих сенсорные впечатления, относятся к слуху и зрению и лишь оставшаяся меньшая часть слов распределена среди других чувств [155]. Сходное соотношение было обнаружено и для русского языка в наших экспериментах [29, 30]. Мы определяли эмоциональность оценки испытуемыми прилагательных, адресующихся к опыту с разной модальной отнесенностью. Результаты подтвердили высказанное предположение: высоко эмоциональные оценки достоверно чаще даются прилагательным, связанным со вкусом и обонянием, чем связанным со зрением и слухом.

Наши данные находятся в хорошем соответствии с идеями И. М. Сеченова, который, говоря о дифференцированности поведения, связанного с разными органами чувств, отмечает, что «глазных реакций насчитывается *семь* и столько же категорий признаков (цвет, плоскостная форма, величина, удаление, направление, телесность и движение)», а «организация обонятельных и вкусовых снарядов у человека, сравнительно со зрением... очень низка, и соответственно этому вкусовые и обонятельные ощущения расчленены в чрезвычайно слабой степени» [44, с. 473].

Белые овалы на рис. 4 обозначают системы, актуализируемые в поведении приближения (approach), которое характеризуется положительными эмоциями — «положительный» домен опыта. Черные — системы поведения избегания (withdrawal), которое характеризуется отрицательными эмоциями — «отрицательный» домен опыта⁵. Имеются экспериментальные аргументы в пользу того, что организация упомянутых выше доменов асимметрична. Нами было показано, что даже в том случае, если параметры стимуляции рецептивных полей нейронов соматосенсорной коры неизменны, не только характеристики активаций нейронов, но и состав активирующихся нейронов, зависят от того, в каком поведении происходит эта стимуляция — в поведении приближения или избегания [2]. Поведение избегания для своего обеспечения требует более детального анализа среды, чем поведение приближения [58, 109].

Ранее было высказано предположение, что *домен избегания более дифференцирован и к нему принадлежит больше систем, чем к домену приближения* [70]. Мы проверяли, проявляются ли упомянутые различия между доменами в закономерностях актуализации систем, принадлежащих к этим доменам, и в закономерностях научения, ведущего к пополнению одного или другого домена. Выясняли, различается ли активация слуховой коры мозга человека при дискриминации слуховых сигналов, различающихся по частоте (стандартный и отклоняющийся), в зависимости от валентности эмоций [69]. Испытуемые совершали внешне идентичные акты дискриминации с целью получения награды или избегания наказания. Если домен избегания более дифференцирован и включает больше систем, предполагали мы, то в ситуации предъявления идентичных слуховых сигналов можно ожидать более сильную активацию слуховой коры в реализациях поведения избегания, чем в реализациях поведения приближения. Амплитуда компонентов N100, связанных с событиями суммарных потенциалов мозга, была достоверно большей в реализациях поведения избегания, чем в таковых поведения приближения. Возможно, большая амплитуда N100 связана с актуализацией большего числа систем и, следовательно, с активацией большего числа нейронов в реализациях поведения избегания. Это предположение соответствует данным, полученным ранее при регистрации активности отдельных нейронов. Обнаружено, что на предъявление идентичной по физическим свойствам вспышки света в первичной зрительной коре мозга животных активируется достоверно больше нейронов, когда эта вспышка сигнализи-

⁵ Употребляя термины «положительный» и «отрицательный» домены индивидуального опыта, мы понимаем под ними наборы систем, объединенных (соответственно) общностью результатов, достижения желательных объектов-целей, приближения к ним (домен приближения) и избегания нежелательных объектов и воздействий (домен избегания).

рует о необходимости реализовать поведение избегания, чем когда она же является сигналом поведения приближения [139].

Предположение о большей дифференцированности домена избегания находится в соответствии с выводами ряда авторов о том, что действия в отрицательном эмоциональном состоянии характеризуются большей скрупулезностью, тщательностью и сосредоточенностью, чем в положительном состоянии (см., например, [94, 121, 132]). По-видимому, большая системная дифференциация актуализированного в отрицательном эмоциональном состоянии домена избегания связана с необходимостью быть более внимательным, тщательным при решении задач, тратить на них больше времени и даже использовать специфические когнитивные стили (ориентированные на детали) постольку, поскольку выбор систем, требуемых для обеспечения подлежащего реализации поведения, производится из большего набора, чем в положительном эмоциональном состоянии (актуализация домена приближения).

Что касается динамики научения в негативном и позитивном эмоциональном контекстах, нами также были обнаружены различия. Мы выявили тренд при анализе времени выбора при слуховой дискриминации в первой половине по сравнению со второй половиной эксперимента и высоко достоверный эффект при анализе амплитуды N100. Эффект научения, состоящий в уменьшении амплитуды N100 и ускорении времени выбора, был более выражен в отрицательной, чем в положительной эмоциональной ситуации [69].

Исследуя зависимость процесса научения от того, какой из доменов пополняется в результате научения, мы также сопоставляли связь эффектов переноса с валентностью эмоциональной ситуации, в которой перенос осуществляется. Эксперименты проводили при участии школьников (средний возраст — 12 лет) университетской школы г. Оулу, Финляндия [69, 141], которые с пятиминутным интервалом обучались двум задачам зрительной дискриминации в позитивной (получение награды) и негативной (избегание наказания) ситуациях. Проактивный эффект обучения (одной задачи на обучение другой) был связан с валентностью эмоций: интерференция выявлялась в отрицательной (актуализация систем домена избегания), но не в положительной (актуализация систем домена приближения) эмоциональной ситуации.

6. Системное рассмотрение культуры

Культура с системных позиций может быть рассмотрена как *структура, представленная набором элементов (систем) и единиц, которые символизируют пути достижения коллективных результатов в данном сообществе на данном этапе его развития* (подробно см. в [7, 9]). Между системными структурами субъективного опыта и культуры могут быть обнаружены аналогии. Например: а) новые, все более дифференцированные элементы культуры и опыта, формируясь, не заменяют предшествующие, а наслаиваются на них (рис. 5); б) механизм формирования в обоих случаях — селекция; в) актуализация единиц культуры и субъективного опыта обеспечивается за счет одновременной активации элементов, сформированных на последовательных стадиях развития индивида/сообщества.

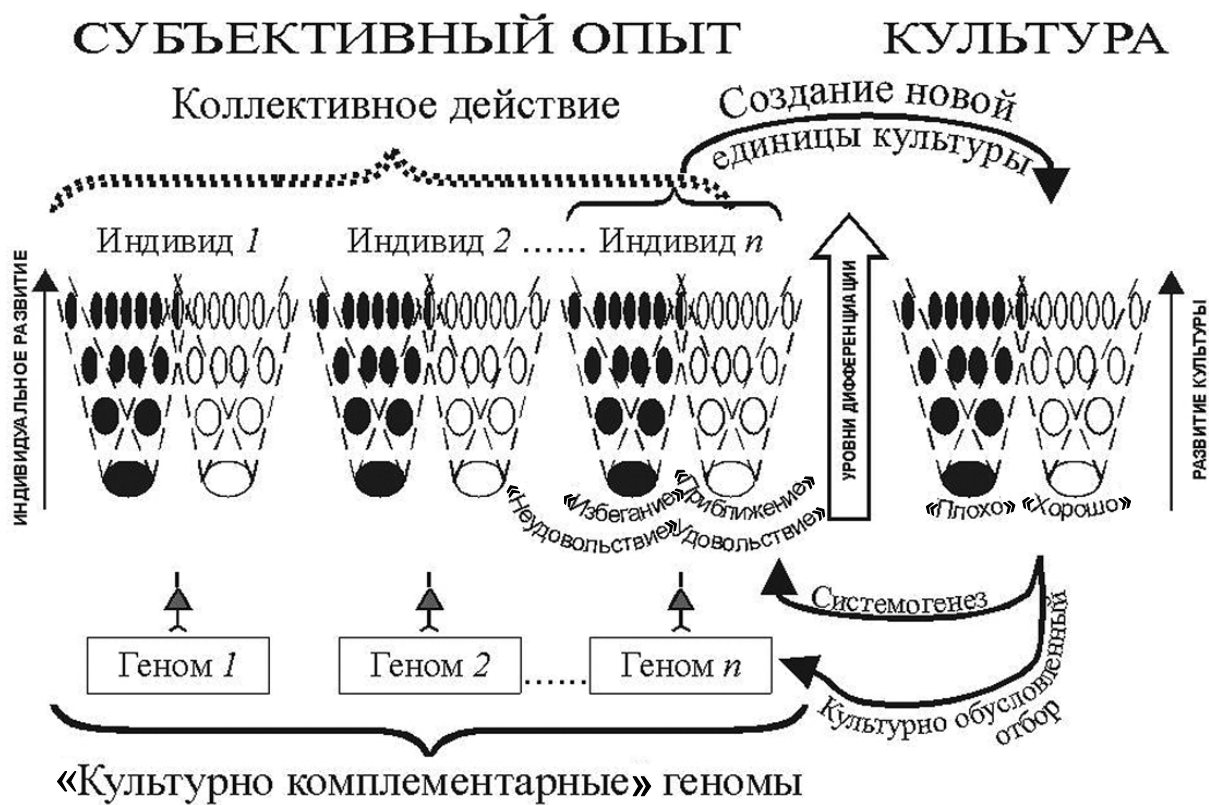


Рис. 5. Структуры субъективного опыта и культуры. Пояснения см. в тексте

На рис. 5 стрелка «уровни дифференциации» обозначает возрастание уровня дифференциации сравниваемых структур по мере их развития. Большие овалы внизу обозначают системы субъективного опыта и культуры наименьшей дифференциации. По мере развития число систем и уровень их дифференциации увеличиваются. «Белые системы» субъективного опыта обеспечивают реализацию поведенческих актов приближения (положительные эмоции), черные — избегания (отрицательные эмоции). В структуре культуры белые и черные овалы символизируют элементы культуры, задающие формирование в процессе системогенеза разрешенного, поощряемого и запретного, не одобряемого поведений, соответственно. Пунктирные линии на фрагментах слева отграничивают наборы систем разного возраста и дифференциации, одновременная актуализация которых обеспечивает достижение результатов поведенческих актов, соответствующих тому или иному набору; справа — наборы систем — элементов культуры разного возраста и степени дифференциации, входящих в единицу культуры. Пересечение черных и белых овалов обозначает: слева — внешне одинаковые акты поведения, направленные на достижение разных целей (достижения, избегания); справа — возможность использования в разных ситуациях разных единиц культуры, принадлежащих к поощряемому или запретному поведению для формирования внешне одинаковых групп действий. Стрелка «культурно обусловленный отбор» иллюстрирует идею ген-культурной коэволюции, а «системогенез» — идею о том, что формирование элементов опыта происходит в культуре. Между прямоугольником «геном» и овалами, символизирующими элементы — системы субъективного опыта, расположено схематическое изображение нейрона, указывающее на то, что реализация генома в данной культурной среде, выражающаяся в формировании систем субъективного опыта в процессе индивидуального развития, опосредствована селекцией и специализацией нейронов в отношении этих вновь формирующихся систем. «Культурная специализация» индивидов может быть рассмотрена как формирование такой структуры субъективного опыта в данной культуре, которая комплементарна структурам других индивидов. В данном контексте «культурная комплементарность» означает, что генетические predispositions и связанные с ними «культурные специализации» индивидов согласованы и взаимодополнительны внутри данного сообщества.

Формирование элементов субъективного опыта — систем в процессе системогенеза, зависит от того, в какой культуре научение происходит. «Нет информации без интерпретации» [104, р. 458] и селекции [48, с. 74], а селекция и интерпретация — культурно- (и, в частности, языко- [26, 45, 49, 39]) зависимы. Показано, что особенности перцептивной активности и мышления культурно обусловлены [31, 75, 76, 100, 103, 118,

122, 146, 157, 160]. Учет этой обусловленности необходим для того, чтобы избежать довольно распространенный в физиологии и психологии «когнитивный солипсизм», выражающийся в рассмотрении когнитивных процессов в связи с мозгом, но в отрыве от культуры [90] (см. также [134]).

Мы сравнивали закономерности формирования опыта решения двух задач зрительной дискриминации у учеников российской и финской школ. Для обеих групп обнаружено, что влияние освоения первой задачи на последующее освоение второй определяется тем, на каком эмоциональном фоне происходит обучение: положительном или отрицательном. Однако эффект проактивной интерференции на выборке финских школьников был выявлен только в негативной эмоциональной ситуации, а на выборке российских вообще выявлен не был. Эффект же положительного переноса на выборке финских школьников был выявлен в обеих ситуациях, а на выборке российских школьников — только в позитивной эмоциональной ситуации [140].

Конечно, особенности формируемого опыта зависят и от характеристик имеющихся у индивида нейронов, специфика преспециализаций которых обусловлена особенностями индивидуального генома. Но и геном в определенной степени зависит от культуры. Культура не только определяет характер формируемых элементов субъективного опыта, но и влияет на отбор геномов («ген-культурная коэволюция» [101, 114, 128] и др.), обуславливая, в частности, «культурную комплементарность геномов» [61,62] в сообществе.

Заключение

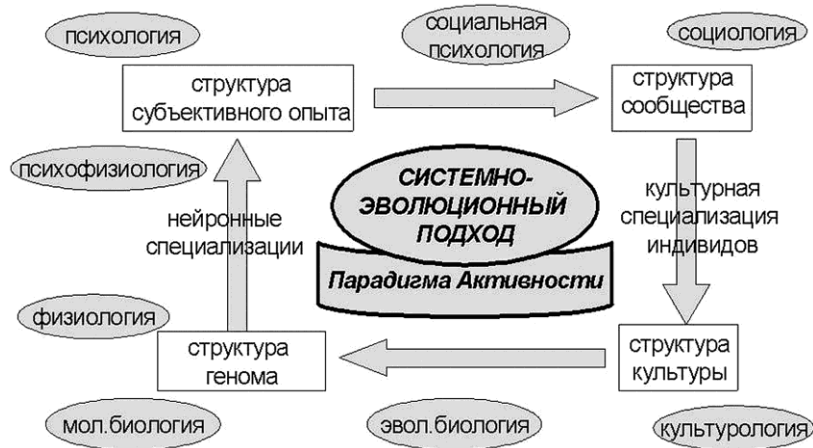


Рис. 6. Соотношение предметных полей отдельных дисциплин. Пояснения см. в тексте

В рамках изложенных выше представлений, развитых в системной психофизиологии, оказывается, что молекулярная биология, физиология, психофизиология, психология, социология, культурология и другие дисциплины рассматривают закономерности, характеризующие разные звенья и стороны единого цикла: от структуры субъективного опыта к структуре сообщества; затем через совместную деятельность и достижение совместных результатов к структуре культуры; от нее через набор геномов и индивидуальные геномы к нейронным специализациям, и от последних к структуре субъективного опыта. При этом в качестве междисциплинарной методологии, междисциплинарного языка для этих взаимосвязанных и взаимозависимых дисциплин может быть использована методология системной психофизиологии, в частности, системно-эволюционный подход (рис. 6) [34].

Литература

1. Абульханова К. А., Александров Ю. И., Брушлинский А. В. Комплексное изучение человека. Вестник РГНФ. № 3. 1996. С. 11–19.
2. Александров Ю. И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
3. Александров Ю. И. Сознание и эмоции // Теория деятельности и социальная практика. 3-й международный конгресс. М.: Физкультура, образование, наука. 1995. С. 5–6.
4. Александров Ю. И. Системогенез и смерть нейронов. Нейрохимия. 2004а; 11, № 1. С. 5–14.

5. Александров Ю. И. Введение в системную психофизиологию // Психология XXI века / Под ред. В. Н. Дружинина, Н. Л. Александрова. М.: Пер Се, 2004б. С. 39–85.
6. Александров Ю. И. Научение и память: традиционный и системный подходы // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 2005. 55, № 6. С. 842–860.
7. Александров Ю. И., Александрова Н. Л. Субъективный опыт и культура. Структура и динамика. Психология // Журнал Высшей школы экономики. 2007. 4, № 1. С. 3–46.
8. Александров Ю. И. Активный нейрон // Соколов Е. Н., Черноризов А. М., изд. Нейрон. Обработка сигналов. Пластичность. Моделирование. Фундаментальное руководство. М.: Изд-во Тюменского Государственного Университета. 2008. С. 33–58.
9. Александров Ю. И., Александрова Н. Л. Субъективный опыт, культура и социальные представления. М.: Изд-во Института психологии РАН. 2009.
10. Александров Ю. И., Брушлинский А. В., Судаков К. В., Умрюхин Е. А. Системные аспекты психической деятельности. М.: URSS, 1999.
11. Александров Ю. И., Дружинин В. Н. Теория функциональных систем в психологии // Психологический журнал. 1998. 19; № 6. С. 4–19.
12. Александров Ю. И., Созинов А. А., Аверкин Р. Г., Лаукка С. Феномен проактивной интерференции: связь с эмоциями и возможные мозговые основы // Труды научного совета по экспериментальной и прикладной физиологии. Т. 14. Морфофункциональные основы системной деятельности. М., 2007. С. 150–166.
13. Анохин К. В. Обучение и память в молекулярно-генетической перспективе // Двенадцатые сеченовские чтения. М.: Диалог-МГУ. 1996. С. 23–47.
14. Анохин К. В., Судаков К. В. Системная организация поведения: новизна как ведущий фактор экспрессии ранних генов в мозге при обучении // Успехи физиологических наук. 1993. 24, № 3. С. 53–70.
15. Анохин П. К. Проблема компенсации нарушенных функций и ее значение для клинической медицины. Сообщение I. Хирургия. 1954. № 10. С. 758–769.
16. Анохин П. К. Теория отражения и современная наука о мозге. М.: Знание, 1970.
17. Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975.
18. Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978.
19. Безденежных Б. Н., Мединцев А. А., Александров Ю. И. Системная организация поведения, связанного с произвольной и непроизвольной оценкой интервалов времени разной длительности // Экспериментальная психология. 2009. 2. В печати.^{III}
20. Бернар К. Лекции по экспериментальной патологии. М.; Л.: Биомедгиз, 1871/1937.
21. Бодунов М. В., Безденежных Б. Н., Александров Ю. И. Изменения шкальных оценок тестовых психодиагностических методик при воздействии алкоголя // Психологический журнал. 1997. 18, № 5. С. 97–101.
22. Бунге М. Причинность. Место принципа причинности в современной науке. М.: Издательство иностранной литературы, 1962.
23. Гаврилов В. В., Арутюнова К. Р., Камышова О. Н., Кузина Е. А., Александров Ю. И. Особенности структуры индивидуального опыта при научении одному и тому же поведению разными способами // Материалы IV Всероссийского съезда Российского психологического общества. М.; Ростов н/Д.: Кредо, 2007. Т. 1. С. 224.
24. Горкин А. Г. Специализация нейронов в обучении. Автореф. дис. на соискание степени канд. психол. наук. М.: Изд-во Института психологии РАН, 1988.
25. Горкин А. Г., Шевченко Д. Г. Различия в активности нейронов лимбической коры при разных стратегиях обучения // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 1995. 45, № 1. С. 90–100.
26. фон Гумбольдт В. Язык и философия культуры. Гулыга А. В., Рамшвили Г. В.^{IV} М.: Прогресс, 1985.
27. Давыдовский И. В. Общая патология человека. М.: Медицина, 1969.
28. Иваницкий А. М. Психофизиология сознания / Под ред. Ю. И. Александрова. Психофизиология. СПб.: Питер, 2001. С. 200–217.
29. Колбенева М. Г., Александров Ю. И. Пять чувств, эмоции и прилагательные русского языка. Лингво-психологический словарь. М.: Языки славянских культур, 2010.
30. Колбенева М. Г., Петренко В. Ф., Безденежных Б. Н., Александров Ю. И. Связь между эмоциональностью и модальной отнесенностью прилагательных русского языка // Обработка текста и когнитивные технологии. Соловьев В., Голдберг В., Поляков В. Казань: КГУ, 2006. № 11. С. 378–387.
31. Коул М. Культурно-историческая психология. Наука будущего. М.: Когито-Центр, 1997.
32. Кошелев А. Д. В поисках универсальной схемы развития // Теории развития. Дифференциально-интеграционная парадигма. М.: Языки славянских культур, 2009. С. 57–77.
33. Крылов А. К. Психофизиологический анализ рефлекторного взаимодействия со средой. Автореф. дис. на соискание степени канд. психол. наук. М.: Изд-во Института психологии РАН, 2007.

34. *Крылов А. К., Александров Ю. И.* Парадигма активности: от методологии эксперимента к системному описанию сознания и культуры // *Величковский Б. М., Соловьев В. Д.*, ред. Компьютеры, мозга, познание: успехи когнитивных наук. М.: Наука, 2008. С. 133–160.
35. *Кудряшова И. Н.* Нейрохимическая регуляция межклеточных взаимодействий при обучении. Автореф. дис. д-ра биол. наук. М.: Институт ВНД и НФ РАН, 2004.
36. *Кузина Е. А., Горкин А. Г., Александров Ю. И.* Динамика связи активности отдельных нейронов цингулярной коры с поведением на последовательных этапах консолидации памяти // *Российский физиологический журнал.* 2004. 90. № 8. С. 113–114.
37. *Павлов И. П.* Избранные произведения. М.: Изд-во АН СССР, 1949.
38. *Петренко В. Ф.* Лекции по психосемантике. Самара: 1997.
39. *Петренко В. Ф.* Что есть истина? (или наш ответ лорду Чемберлену). Психология // *Журнал Высшей школы экономики.* 2005. № 1. С. 93–101.
40. *Полани М.* Личностное знание. На пути к посткритической философии. Благовещенск: БГК им. И. А. Бодуэна де Куртенэ, 1998.
41. *Самуилов В. Д.* Программируемая клеточная смерть у растений // *Соросовский образовательный журнал.* 2001. 7. №10. С. 12–17.
42. *Сварник О. Е.* Формирование индивидуального опыта и его нейрогенетическое обеспечение: экспрессия гена *c-fos*. Дис. канд. психол. наук. М.: Институт психологии РАН, 2003.
43. *Сварник О. Е., Фадеева Т. А., Александров Ю. И.* Психофизиологические особенности процессов научения при поэтапном приобретении навыка // *Материалы IV Всероссийского съезда РПО.* М.; Ростов н/Д.: Кредо, 2007. Т. 3. С. 149.
44. *Сеченов И. М.* Избранные философские и психологические произведения. М.: Государственное Издательство Политической Литературы, 1947.
45. *Слобин Д.* Психолингвистика // *Леонтьева А. А.* ред. *Слобин Д.* Психолингвистика. Д. Грин Психолингвистика. Хомский и психология. М.: URSS, 2009. Изд. 5-е. С. 26–215.
46. *Соколов Е. Н.* Нейроны сознания. Психология // *Журнал Высшей школы экономики.* 2004. 1. № 2. С. 3–15.
47. *Судаков К. В.* Системогенез поведенческого акта // *Механизмы деятельности мозга.* М.: Госнацтехиздат, 1979. С. 88–89.
48. *Уайтхед А. Н.* Избранные работы по философии. М.: Прогресс, 1990.
49. *Уорф Б. Л.* Отношение норм поведения и мышления к языку // *Новое в лингвистике.* Вып. 1. М.: Иностранная литература, 1960. С. 58–92.
50. *Чуприкова Н. И.* Психология умственного развития: принцип дифференциации. М.: Столетие, 1997.
51. *Швырков В. Б.* Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта // *Механизмы системной деятельности мозга.* Горький: 1978. С. 147.
52. *Швырков В. Б.* Психофизиология поведения и эмоции // *Материалы международной Советско-Американской Павловской конференции, посвященной П. К. Анохину «Эмоции и поведение: системный подход».* М., 1984. С. 317–319.
53. *Швырков В. Б.* Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. Избранные труды / Под ред. Ю. И. Александра. М.: Изд-во Института психологии РАН, 2006.
54. *Швыркова Н. А.* Активность нейронов коры и гиппокампа в обучении // *Нейроны в поведении: системные аспекты* / Под ред. В. Б. Швыркова. М.: Наука, 1986. С. 253–269.
55. *Шерстнев В. В.* Нейрохимическая характеристика «молчащих» нейронов коры мозга. Доклады АН СССР. 1972. 202, № 6. С. 1473–1476.
56. *Шерстнев В. В., Юрасов В. В., Сторожева З. И., Грудень М. А., Яковлева Н. Е.* Биохимические маркеры апоптоза в различных отделах мозга при обучении // *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова.* 2005. 55, № 6. С. 729–733.
57. *Ярошевский М. Я.* Наука о поведении: русский путь. М.; Воронеж: Модэк, 1996.
58. *Alexandrov L. I., Alexandrov Yu. I.* Changes of auditory-evoked potentials in response to behaviorally meaningful tones induced by acute ethanol intake in altricial nestlings at the stage of formation of natural behavior. *Alcohol.* 1993; 10: 213–217.
59. *Alexandrov Yu. I.* Psychophysiological regularities of the dynamics of individual experience and the «stream of consciousness» // *Teddei-Ferretti C., Musio C. eds.* Neuronal bases and psychological aspects of consciousness. Singapour, N. Y., L., Hong-Kong: World Scientific. 1999a: 201–219.
60. *Alexandrov Yu. I.* Comparative description of consciousness and emotions in the framework of systemic understanding of behavioral continuum and individual development // *Teddei-Ferretti C., Musio C. eds.* Neuronal bases and psychological aspects of consciousness. Singapour, N. Y., L., Hong-Kong: World Scientific. 1999b: 220–235.

61. *Alexandrov Yu. I.* On the way towards neuroculturology: From the neuronal specializations through the structure of subjective world to the structure of culture and back again // Proceeding of the International symposium «Perils and Prospects of the New Brain Sciences». Stockholm. 2001: 36–38.
62. *Alexandrov Yu. I.* Neuronal specializations, emotion and consciousness within culture // Toward a science of consciousness. Tucson 2002. Research Abstracts. Arizona: University of Arizona. 2002: 157–158.
63. *Alexandrov Yu. I.* How we fragment the world: the view from inside versus the view from outside. *Social Science Information*. 2008; 47: 419–457.
64. *Alexandrov Yu. I., Grechenko T. N., Gavrilov V. V. et al.* Formation and realization of individual experience: a psychophysiological approach // *Miller R., Ivanitsky A. M., Balaban P. V. eds.* Conceptual advances in brain research. Vol. 2. Conceptual advances in Russian neuroscience: Complex brain functions. Amsterdam: Harwood Academic Publishers, 2000: 181–200.
65. *Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Järvilehto T.* Change in the pattern of behavioral specialization of neurons in the motor cortex of the rabbit following lesion of the visual cortex. *Acta Physiologica Scandinavica*. 1990; 139: 371–385.
66. *Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S., Järvilehto T., Maz V. N., Korpusova A. V.* Effect of ethanol on hippocampal neurons depends on their behavioral specialization. *Acta Physiologica Scandinavica*. 1993; 149: 429–435.
67. *Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S., Järvilehto T., Maz V. N., Svetlaev I. A.* Acute effect of ethanol on the pattern of behavioral specialization of neurons in the limbic cortex of the freely moving rabbit. *Acta Physiologica Scandinavica*. 1990; 140: 257–268.
68. *Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Shevchenko D. G., Averkin R. G., Matz V. N., Laukka S., Korpusova A. V.* A subset of cingulate cortical neurons is specifically activated during alcohol-acquisition behaviour. *Acta Physiologica Scandinavica*. 2001, 171: 87–97.
69. *Alexandrov Yu. I., Klucharev V., Sams M.* Effect of emotional context in auditory-cortex processing. *International Journal of Psychophysiology*. 2007, 65: 261–271.
70. *Alexandrov Yu. I., Sams M. E.* Emotion and consciousness: Ends of a continuum. *Cognitive Brain Research*. 2005, 25: 387–405.
71. *Alexandrov Yu. I., Sams M., Lavikainen J., Naatanen R., Reinikainen K.* Differential effects of alcohol on the cortical processing of foreign and native language. *International Journal of Psychophysiology*. 1998, 28: 1–10.
72. *Allsopp T. E., Fazakerley J. K.* Altruistic cell suicide and the specialized case of the virus-infected nervous system. *Trends in Neuroscience*. 2000, 23: 284–290.
73. *Ambrogini P., Orsinia L., Mancinia C., Ferrib P., Ciaronib S., Cuppinia R.* Learning may reduce neurogenesis in adult rat dentate gyrus. *Neuroscience Letters*. 2004, 359: 13–16.
74. *Anokhin K. V., Tiunova A. A., Rose S. P. R.* Reminder effects — reconsolidation or retrieval deficit? Pharmacological dissection with protein synthesis inhibitors following reminder for a passive-avoidance task in young chicks. *European Journal of Neuroscience*. 2002, 15: 1759–1765.
75. *Baranski J. V., Petrusic W. M.* Realism of confidence in sensory discrimination. *Perception & Psychophysics*. 1999, 61: 1369–1383.
76. *Barrett L. F., Lindquist K. A., Gendron M.* Language as context for the perception of emotion. *Trends in Cognitive Sciences*. 2007; 11: 327–332.
77. *Berntson G. G., Boyesen S. T., Cacioppo J. H.* Neurobehavioral organisation and the cardinal principle of evaluative bivalence. *Annals of The N. Y. Academy of Sciences*. 1993; 702: 75–102.
78. *Brecht M., Schneider M., Manns I. D.* Silent neurons in Sensorimotor Cortices: Implication for Cortical Plasticity // *Ebner F. F. eds.* Neural plasticity in adult somatic sensory-motor systems. Boca Raton: Taylor & Francis Group, LLC; 2005: 1–19.
79. *Carleton A., Petreanu L. T., Lansford L., Lledo P.-M.* Becoming a new neuron in the adult olfactory bulb. *Nature Neuroscience*. 2003; 6: 507–518.
80. *Cisek P., Kalaska J. F.* Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices. *Annual Review of Neuroscience*. 2010; 33: 269–298.
81. *Clayton D. F.* The genomic action potential. *Neurobiology of Learning and Memory*. 2000; 74: 185–216.
82. *Cole M., Cole Sh.* Three giants of soviet psychology. *Psychology Today*. 1971; March: 43–99.
83. *Cramer S. C., Chopp M.* Recovery recapitulates ontogeny. *Trends in Neuroscience*. 2000; 23: 265–271.
84. *Damasio A. R.* The feeling of what happens. L.: Vintage; 2000.
85. *Davidson R. J., Ekman P., Friesen W. V., Saron C. D., Senulis J. A.* Approach-withdrawal and cerebral asymmetry: emotional expression and brain physiology. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1990; 58: 330–341.
86. *Day R. L., Laland K. N., Odling-Smee J.* Rethinking adaptation. The niche-construction perspective. *Perspectives in Biology and Medicine*. 2003; 46: 80–95.
87. *Dehaene S., Changeux J.-P., Naccache L., Sackur J., Sergent C.* Conscious, preconscious, and subliminal processing : a testable taxonomy. *Trends in Cognitive Sciences*. 2006; 10: 204–211.

88. *Della-Maggiorell V., Sekuler A. B., Gradyl L. G., Bennett P. J., Sekuler R., McIntosh R.* Corticolimbic interactions associated with performance on a short-term memory task modified by age. *Journal of Neuroscience*. 2000; 20: 8410–8416.
89. *Dennett D. C.* *Consciousness explained*. L.: Penguin Books; 1993.
90. *Donald M.* The central role of culture in cognitive evolution: a reflection on the myth of the «isolated mind» // *Nucci L. P., Saxe G., Turiel E. eds.* *Culture, thought, and development*. Mahwah: Lawrence Erlbaum Associates, Inc. 2000: 19–38.
91. *Edelman G. M.* *Neural Darwinism: The theory of neural group selection*. N. Y.: Basic Books; 1987.
92. *Edelman G. M.* *The remembered present. A biological theory of consciousness*. N. Y.: Basic Books; 1989.
93. *Erickson C. A., Desimone R.* Responses of macaque perirhinal neurons during and after visual stimulus association learning. *Journal of Neuroscience*. 1999; 19: 10404–10416.
94. *Erk S., Martin S., Walter H.* Emotional context during encoding of neutral items modulates brain activation not only during encoding but also during recognition. *NeuroImage*. 2005; 26: 829–838.
95. *Goldstein K.* *The organism*. N. Y.: American Book; 1933.
96. *Gottlieb G.* Ontogenesis of sensory function in birds and mammals // *Tobach E., Aronson LA, Shaw E. eds.* *The biopsychology of development*. N. Y., L.: Academic Press; 1971: 67–128.
97. *Gray J. A.* The content of consciousness: A neuropsychological conjecture. *Behavioral and Brain Sciences*. 1995; 18: 659–722.
98. *Greenberg P. A., Wilson F. A. W.* Functional stability of dorsolateral prefrontal neurons. *Journal of Neurophysiology*. 2004; 92: 1042–1055.
99. *Hall W. G., Bryan T. T.* The ontogeny feeding in rats. II. Independent ingestive behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1980; 94: 746–736.
100. *Hau D. B. M., Rapold C. J., Call J., Janzen G., Levinson S.* Cognitive cladistics and cultural override in Hominid spatial cognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006; 103: 17568–17573.
101. *Henrich J., McElreath R., Barr A., Ensminger J., Barrett C., Bolyanatz A., Cardenas J. C., Gurven M., Gwako E., Henrich N., Lesorogol K., Marlowe F., Tracer D., Ziker J.* Costly punishment across human societies. *Science*. 2006; 312: 1767–1770.
102. *Horn G.* Pathways of the past: The imprint of memory. *Nature Review of Neuroscience*. 2004 ; 5 : 108–121.
103. *Hsee C. K., Weber E. U.* Cross-national differences in risk preference and lay predictions. *Journal of Behavioral Decision Making*. 1999; 12: 165–179.
104. *Jablonka E., Lamb M. J.* The extended evolutionary synthesis — a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard. *Biology and Philosophy*. 2007; 22: 453–472.
105. *James W.* *Principles of psychology*. N. Y.: Holt; 1890.
106. *John E. R., Easton P., Isenhardt R.* Consciousness and cognition may be mediated by multiple independent coherent ensembles. *Conscious. and Cognition*. 1997; 6: 3–39.
107. *Karni A., Meyer G., Jezard P., Adams M. M., Turner R., Ungerleider L. G.* Functional MRI evidences for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*. 1995; 377: 155–158.
108. *Kempermann G., Kuhn G. H., Gage F. H.* Experience-induced neurogenesis in the senescent dentate gyrus. *Journal of Neuroscience*. 1998; 18: 3206–3212.
109. *Khayutin S. N., Dmitrieva L. P., Alexandrov L. I.* Maturation of the early species-specific behavior. The role of environmental factors. *Physiology and General Biology Reviews*. 1997; 12: 1–45.
110. *Lee Y., Park K. H., Baik S. H., Cha Ch. I.* Attenuation of c-Fos basal expression in the cerebral cortex of aged rat. *NeuroReport*. 1998; 9: 2733–2736.
111. *Leist M., Jaattela M.* Four deaths and a funeral: from caspases to alternative mechanisms. *Nature Reviews*. 2001; 2: 1–10.
112. *Manahan-Vaughan D., Behnisch T., Reymann K. G.* ACPD-mediated slow-onset potentiation is associated with cell death in the rat CA1 region in vivo. *Neuropharmacology*. 1999; 38: 487–494.
113. *McEachern J. C., Shaw Ch. A.* An alternative to the LTP orthodoxy: a plasticity-pathology continuum model. *Brain Research Reviews*. 1996; 22: 51–92.
114. *Mesoudi A., Whiten A., Laland K. N.* Toward a unified science of cultural evolution // *Behavioral and Brain Sciences*. 2006; 29: 329–383.
115. *Nader K.* Response to Arshavsky: Challenging the old views. *Trends in Neuroscience*. 2003; 26: 466–468.
116. *Nader K., Schafe G. E., Le Doux J. E.* Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval. *Nature*. 2000; 406: 722–726.
117. *Nestler E. J., Aghajanian G. K.* Molecular and cellular basis of addiction. *Science*. 1997; 278: 58–63.
118. *Nisbett R. E., Peng K., Choi I., Norenzayan A.* Culture and systems of thought. *Holistic versus analytic cognition*. *Psychological Review*. 2001; 108: 291–310.
119. *Panksepp J.* The neuro-evolutionary cusp between emotions and cognitions: Implications for understanding consciousness and the emergence of a unified mind science. *Consciousness & Emotion*, 2000; 1: 15–54.

120. *Paton J. A., Nottebohm F. N.* Neurons generated in the adult brain are recruited into functional circuits. *Science*. 1984; 225: 1046–1048.
121. *Peeters G., Czapinski J.* Positive-negative asymmetry in evaluations: the distinction between affective and informational negativity effects // *Stroebe W., Hewstone M. eds.* *European Review of Social Psychology*. Vol. 1. N. Y.: John Wiley and Sons Ltd. 1990: 34–60.
122. *Peng K., Ames D. A., Knowles E. D.* Culture and human inference: perspectives from three traditions // *Matsumoto D. eds.* *Handbook of cross-cultural psychology*. N. Y.: Oxford University Press. 2001: 243–263.
123. *Petitto L. A., Marentette P. F.* Babbling in the manual mode: evidence for the ontogeny of language. *Science*. 1991; 251: 1493–1496.
124. *Piaget J.* *Play, dreams, and imitation in childhood*. N. Y.: Norton; 1951.
125. *Prickaerts J., Koopmans G., Blokland A., Scheepens A.* Learning and adult neurogenesis: Survival with or without proliferation? *Neurobiology of Learning and Memory*. 2004; 81: 1–11.
126. *Ranganath C., Rainer G.* Neural mechanisms for detecting and remembering novel events. *Nature Review Neuroscience*. 2003; 4: 193–202.
127. *Raoul C., Pettmann B., Henderson C. E.* Active killing of neurons during development and following stress: a role for p75^{NTR} and Fas? *Current Opinion in Neurobiology*. 2000; 10: 111–117.
128. *Rendell L., Whitehead H.* Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*. 2001; 24: 309–382.
129. *Sara S. J.* Retrieval and reconsolidation: toward a neurobiology of remembering. *Learning and Memory*. 2000; 7: 73–84.
130. *Schmidt E. M., Bak M. J., McIntosh J. S.* Long-term chronic recordings from cortical neurons. *Experimental Neurology*. 1976; 52: 496–506.
131. *Schneirla T. C.* An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal // *Jones M. D. eds.* *Nebraska symposium on motivation*. Lincoln: University of Nebraska Press, Vol. 7. 1959: 1–42.
132. *Schwarz N.* Feelings as information. Informational and motivational functions of affective states // *Higgins E. T., Sorrentino R. M. eds.* *The Handbook of motivation and cognition: Foundations of social behavior*. Vol. 2. N. Y.: Guilford Press. 1990: 527–561.
133. *Searle J. R.* Consciousness. *Annual Review of Neuroscience*. 2000; 23: 557–578.
134. *Sebanz N., Bekkering H., Knoblich G.* Joint action: bodies and minds moving together // *Trends in Cognitive Neuroscience*. 2006; 10: 70–76.
135. *Shima K., Mushiaki H., Saito N., Tanji J.* Role for cells in the presupplementary motor area in updating motor plans *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1996; 93: 8694–8698.
136. *Shors T. J., Matzel L. D.* Long-term potentiation [LTP]: what's learning got to do with it? *Behavioral and Brain Sciences*. 1997; 20: 597–655.
137. *Shors T. J., Miesegaes G., Beylin A., Zhao M., Rydel T., Gould E.* Neurogenesis in the adult is involved in the formation of trace memories. *Nature*. 2001; 410: 372–376.
138. *Shvyrkov V. B.* Behavioral specialization of neurons and the system-selection hypothesis of learning // *Klix F., Hagedorf H., eds.* *Human memory and cognitive capabilities*. Amsterdam, Elsevier; 1986: 599–611.
139. *Shvyrkova N. A., Shvyrkov V. B.* Visual cortical unit activity during feeding and avoidance behavior. *Neurophysiology*. 1975; 7: 82–83.
140. *Sozinov A. A., Laukka S. J., Glavinskaya L. A., Moiseev I. A., Alexandrov Yu. I.* Cross-cultural difference of transfer effect during learning in approach and withdrawal situations // *Материалы конференции «Физиология развития человека», 22–24 июня, Москва. Новые исследования. Москва: Вердана. 2009; 2; 19. В печати. ✓*
141. *Sozinov A. A., Laukka S. J., Zaccagnini J. L., Tuominen-Eilola T., Siipo A., Noranen M., Alexandrov Yu. I.* Dynamics of learning and interference in approach and withdrawal conditions // *Вторая международная конференция по когнитивной науке. СПб.: 2006; Т. 1: 155–156.*
142. *Stone E. A., Zhang Y., John S., Filer D., Bing G.* Effect of locus coeruleus lesion on *c-fos* expression in the cerebral cortex caused by yohimbine injection or stress. *Brain Research*. 1993; 603: 181–185.
143. *Strassmann J. E., Zhu Y., Queller D. C.* Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. *Nature*. 2000; 408: 965–967.
144. *Svarnik O. E., Alexandrov Yu. I., Gavrillov V. V., Grinchenko Yu. V., Anokhin K. V.* Fos expression and task-related neuronal activity in rat cerebral cortex after instrumental learning. *Neuroscience*, 2005; 136: 33–42.
145. *Swadlow H. A., Hicks T. P.* Subthreshold receptive fields and baseline excitability of «silent» S1 callosal neurons in awake rabbits: contributions of AMPA/kainate and NMDA receptors. *Experimental Brain Research*. 1997; 115: 403–409.
146. *Tan L. H., Chan A. H. D., Kay P., Khong P., Yip L. K. C., Luke K-K.* Language affects patterns of brain activation associated with perceptual decision. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008; 105: 4004–4009.
147. *Tanila H., Shapiro M., Gallagher M., Eichenbaum H.* Brain aging: changes in the nature of information coding by the hippocampus. *Journal of Neuroscience*. 1997; 17: 5155–5166.

148. *Thompson L. T., Best P. J.* Long-term stability of the place-field activity of single units recorded from the dorsal hippocampus of freely behaving rats. *Brain Research.* 1990; 509: 299–308.
149. *Tononi G., Edelman G. M.* Consciousness and complexity. *Science.* 1998; 282: 1846–1851.
150. *Tulinova E. V., Svarnik O. E., Alexandrov Yu. I.* Effects of aging on learning-induced c-Fos expression and neuron density in the rat brain. *International Journal of Psychophysiology.* 2008; 69: 255–256.
151. *Tulving E.* Memory and consciousness. *Canadian Psychology.* 1985; 26: 1–12.
152. *Viknan K. S., Duggan A. W., Siddall P. J.* Increased ability to induce long-term potentiation of spinal dorsal horn neurons in monoarthritic rats. *Brain Research.* 2003; 990: 51–57.
153. *Werner H., Kaplan B.* The developmental approach to cognition: its relevance to the psychological interpretation of anthropological and ethnolinguistic data. *American Anthropologist.* 1956; 58: 866–880.
154. *Williams J. C., Rennaker R. L., Kipke D. R.* Stability of chronic multichannel eural recordings: implications for a long-term neural interface. *Neurocomputing.* 1999; 26: 1069–1076.
155. *Wilson E. O.* Consilience. The unity of knowledge. N. Y.: A. A. Knoff; 1998.
156. *Wilson M. A., McNaughton B. L.* Dynamics of the hippocampal ensemble code for space. *Science.* 1993; 261: 1055–1058.
157. *Winawer J., Witthoft N., Frank M. C., Wu L., Wade A. R., Boroditsky L.* Russian blues reveal effects of language on color discrimination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 2007; 104: 7780–7785.
158. *Wirth S., Yanike M., Frank L. M., Smith A. C., Brown E. N., Wendy A. S.* Single neurons in the monkey hippocampus and learning new associations. *Science.* 2003; 300: 1578–1581.
159. *Xue Z. M.* The studies on neurogenesis induced by brain injury in adult ring dove. *Cell Research.* 1998; 8: 151–162.
160. *Yates J. F., Lee J.-W., Shinotsuka H.* Beliefs about overconfidence, including its cross-national variation. *Organizational Behavior and Human Decision Processes.* 1996; 65: 138–147.
161. *Yuan J., Yankner B. A.* Apoptosis in the nervous system. *Nature.* 2000; 407: 802–809.
162. *Zajonc R. B.* Feeling and thinking. Preferences need no inferences. *American Psychologist.* 1980; 35: 151–175.

Александров Юрий Иосифович. Гл. н. с. ИСА РАН, заведующий лабораторией Института психологии РАН. Канд. мед. наук, д-р. психол. наук, профессор. Окончил в 1972 г. Московский медицинский институт им. И. М. Сеченова. Количество печатных работ: 328. Область научных интересов: психология, нейронаука, когнитивные науки. E-mail: yuraalexandrov@yandex.ru