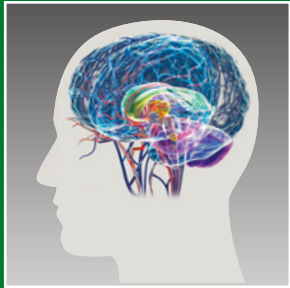


ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



**Б. КОЛБ
И. К. УИШОУ
ДЖ. К. ТЕСКИ**

МОЗГ И ПОВЕДЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Deborah Muirhead



Брайан Колб получил докторскую степень в Университете штата Пенсильвания в 1973 г., затем приступил к работе в Университете Западного Онтарио и Монреальском неврологическом институте. В 1976 г. он перешел в Летбриджский университет, где ныне занимает пост профессора нейронауки и председателя Управляющего совета по нейронауке. Сейчас д-р Колб занят исследованиями изменений нейронов коры больших полушарий в связи с воздействием различных факторов, таких как гормоны, психоактивные препараты, нейротрофины, пережитый опыт и травмы, а также связи таких изменений с поведением на примере нормального и пораженного мозга. За выдающийся вклад в преподавание д-р Колб награжден медалью Летбриджского университета. Он является членом Королевского общества Канады, Канадской психологической ассоциации (СПА), Американской психологической ассоциации и Ассоциации психологических наук. Д-ру Колбу, лауреату премии Хебба Канадской психологической ассоциации, Канадское общество изучения мозга, поведения и когнитивистики присудило четыре почетные докторские степени. Он стал старшим научным сотрудником проекта «Развитие мозга и поведения на основе опыта» Канадского института перспективных исследований, а в 2017 г. был удостоен ордена Канады. Д-р Колб с супругой тренируют лошадей для участия в соревнованиях по верховой езде в ковбойском стиле.

David Benard



Иэн К. Уишоу получил докторскую степень в Университете Западного Онтарио, ныне он занимает пост профессора нейробиологии в Летбриджском Университете. Он читал лекции в Техасском университете в Остине, Мичиганском университете, Кембриджском университете и Университете Страсбурга. Д-р Уишоу — член Клэр Холл в Кембридже, Канадской психологической ассоциации, Американской психологической ассоциации и Королевского общества Канады. Он был удостоен бронзовой медали «За храбрость» Канадского гуманистического общества, золотой медали Ингрид Спикер за исследовательскую работу, премии Летбриджского университета за выдающийся вклад в преподавание и премии ASTech за вклад в науку. Д-р Уишоу получил ключи от города Летбридж, а также почетные докторские степени Университета Томпсон Риверс и Летбриджского университета. Область его научных интересов — изучение нейронной основы точных движений и заболеваний мозга.

Институт научной информации включил его в список наиболее цитируемых нейробиологов. В свободное время д-р Уишоу тренирует лошадей для вестерн-шоу.

Tannis Teskey



Дж. Кэмпбелл Тески получил докторскую степень в Университете Западного Онтарио в 1990 г., затем приступил к работе в Университете Макмастера. В 1992 г. он перешел в Университет Калгари, где ныне занимает пост профессора кафедры клеточной биологии и анатомии Института мозга Хотчкисса. Сейчас д-р Тески занят исследованием развития, организации и пластичности моторной коры, а также влияния судорог на кровообращение, функции мозга и поведение. За вклад в преподавание д-р Тески удостоен множества наград, он разработал новые учебные курсы, создал программу бакалавриата по специальности «Нейронаука», занимал пост проректора по учебной работе в Институте мозга Хотчкисса и председателя комитета по образованию Campus Alberta Neuroscience. Д-р Тески увлекается пешим туризмом, велосипедным спортом, каякингом, лыжами и не носит ковбойские шляпы.

ПОСВЯЩЕНИЕ

Мы хотим посвятить эту книгу нашему давнему соавтору и другу Тимоти Шеллерту, профессору психологии Техасского университета в Остине, скончавшемуся 30 мая 2018 г. от болезни Паркинсона. Тим любил играть в бейсбол и футбол с нами и со своими детьми. И еще он любил изучать поведение. Тим был талантливым поведенческим аналитиком и лучшим переводчиком с языка крыс. Он мог посмотреть на животное, остававшееся неподвижным, и спросить: «Почему?» И позднее находил ответ на этот вопрос. Тим объехал весь мир, сотрудничая как с неврологами, так и с нейробиологами, обучая других, как правильно анализировать поведение. Его исследования болезни Паркинсона на крысах способствовали появлению множества новых наблюдений и открытий. У Тима было потрясающее чувство юмора, и всем нам, нейробиологам, очень его не хватает.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|-----|
| ПРЕДИСЛОВИЕ | 8 |
| Глава 1 Каково происхождение мозга и поведения | 17 |
| Глава 2 Что такое функциональная анатомия нервной системы | 53 |
| Глава 3 Каковы функциональные единицы нервной системы | 99 |
| Глава 4 Как нейроны используют электрические сигналы для передачи информации | 135 |
| Глава 5 Как нейроны общаются между собой и адаптируются | 169 |
| Глава 6 Как психоактивные препараты и гормоны влияют на мозг и поведение | 207 |
| Глава 7 Как изучают строение и функции мозга | 249 |
| Глава 8 Как происходит развитие и адаптация нервной системы | 289 |
| Глава 9 Как мы чувствуем, воспринимаем и видим мир | 335 |
| Глава 10 Как мы слышим, говорим и создаем музыку | 379 |
| Глава 11 Как нервная система реагирует на стимуляцию и выполнение движений | 415 |
| Глава 12 Каковы причины эмоционального и мотивационного поведения | 463 |
| Глава 13 Почему мы спим и видим сны | 513 |
| Глава 14 Как мы учимся и запоминаем | 555 |
| Глава 15 Как мозг мыслит | 605 |
| Глава 16 Что случается, когда мозг выходит из строя | 653 |
| ОТВЕТЫ К РАЗДЕЛАМ «ЗАКРЕПЛЕНИЕ ИЗУЧЕННОГО» | 697 |
| ГЛОССАРИЙ | 708 |
| ЛИТЕРАТУРА | 726 |
| ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ | 751 |
| ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ | 755 |

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | | | |
|---|----|---|----|
| Об авторах | 5 | Функциональная организация нервной системы | 56 |
| Предисловие | 8 | Поверхность головного мозга | 58 |
| Глава 1. | | Основы. Путешествие по мозгу | 60 |
| Каково происхождение мозга | | Клинические аспекты 2-2. Менингит | |
| и поведения. | 17 | и энцефалит | 62 |
| Клинические аспекты 1-1. Жизнь после | | Внутреннее строение мозга | 64 |
| черепно-мозговой травмы | 18 | Клинические аспекты 2-3. Инсульт | 65 |
| 1-1 Мозг в XXI в. | 18 | 2-2 Консервативные механизмы раз- | |
| Зачем изучать мозг и поведение? | 18 | вития нервной системы. | 69 |
| Что такое мозг? | 19 | Эволюция мозга | 69 |
| Что такое поведение? | 22 | Нервная система и разумное поведение | 70 |
| 1-2 Взгляды на мозг и поведение | 23 | Эксперимент 2-1 | 71 |
| Аристотель и ментализм | 24 | 2-3 Центральная нервная система: | |
| Декарт и дуализм | 24 | управление поведением | 71 |
| Дарвин и материализм | 25 | Спинной мозг | 72 |
| Для сравнения 1-2. Говорящий мозг | 26 | Ствол головного мозга | 72 |
| Эксперимент 1-1 | 28 | Передний мозг | 76 |
| Современные взгляды на мозг и поведение | 29 | Кора больших полушарий | 76 |
| 1-3 Эволюция мозга и поведения | 30 | Базальные ядра | 80 |
| Происхождение нервных клеток и мозга | 31 | 2-4 Соматическая нервная система: | |
| Эволюция нервной системы животных | 31 | передача информации. | 82 |
| Основы. Классификация живых организмов | 32 | Черепно-мозговые нервы | 82 |
| Нервная система хордовых | 34 | Спинномозговые нервы | 83 |
| 1-4 Эволюция мозга и поведения че- | | Организация соматической нервной системы. | 84 |
| ловека | 35 | Клинические аспекты 2-4. Паралич Белла | 85 |
| Человек — представитель отряда приматов | 36 | Интеграция функций спинного мозга | 86 |
| Австралопитек — далекий предок человека | 36 | 2-5 Вегетативная и энтеральная нерв- | |
| Древнейшие люди | 37 | ная система: висцеральные спле- | |
| Связь между размерами мозга и поведением. | 39 | тения и узлы. | 86 |
| Для сравнения 1-3. Мозг слона | 41 | ВНС: регуляция функций внутренних органов | 86 |
| Почему увеличился мозг гоминид | 42 | ЭНС: регуляция работы кишечника | 88 |
| 1-5 Размеры мозга человека совре- | | 2-6 Десять принципов функциониро- | |
| менного типа и интеллект | 46 | вания нервной системы. | 89 |
| Сравнение размеров человеческого мозга | | Принцип 1. Нервная система генерирует | |
| и значение размера мозга | 46 | движение в ответ на созданную мозгом | |
| Появление культуры | 48 | субъективную картину мира | 89 |
| Резюме | 48 | Принцип 2. Нейропластичность — | |
| Основные термины | 50 | отличительный признак функционирования | |
| | | нервной системы | 90 |
| | | Принцип 3. Многие проводящие пути мозга | |
| | | перекрещиваются | 90 |
| | | Принцип 4. Процессы в ЦНС носят | |
| | | многоуровневый характер | 91 |
| | | Принцип 5. Мозг одновременно симметричен | |
| | | и асимметричен | 91 |
| | | Принцип 6. Системы мозга организованы | |
| | | иерархично, а также параллельно | 91 |
| | | Принцип 7. Все отделы нервной системы | |
| | | содержат структуры с сенсорными | |
| | | и двигательными функциями | 92 |



| | |
|--|----|
| Принцип 8. Мозг разделяет сенсорную информацию для распознавания и перемещения объектов | 93 |
| Принцип 9. Мозговые функции одновременно локализованы и распределены в коре больших полушарий | 94 |
| Принцип 10. Нервная система функционирует благодаря чередованию процессов возбуждения и торможения | 94 |
| Резюме | 95 |
| Основные термины | 96 |

Глава 3.

Каковы функциональные единицы нервной системы.

| | |
|---|-----|
| Исследование 3-1. Генетическая диагностика | 100 |
| 3-1 Клетки нервной системы | 100 |
| Нейроны: обработка информации | 102 |
| Пять типов глиальных клеток | 105 |
| Эксперимент 3-1 | 106 |
| Клинические аспекты 3-2. Опухоли мозга | 108 |
| 3-2 Внутреннее строение клетки | 112 |
| Клетка как фабрика | 112 |
| Клеточная мембрана — барьер и привратник | 113 |
| Основы. Введение в химию | 114 |
| Ядро и синтез белков | 116 |
| Эндоплазматический ретикулум и производство белков | 117 |
| Белки — продукция клетки | 119 |
| Аппарат Гольджи и микротрубочки: упаковка и транспортировка белков | 120 |
| Мембранный транспорт: каналы, каналы с воротным механизмом и насосы | 120 |
| 3-3 Гены, клетки и поведение. | 122 |
| Менделевская генетика и генетический код | 122 |
| Применение законов Менделя | 124 |
| Клинические аспекты 3-3. Болезнь Гентингтона | 126 |
| Генная инженерия | 127 |
| Фенотипическая пластичность и эпигенетический код | 129 |
| Резюме | 132 |
| Основные термины | 133 |

Глава 4.

Как нейроны используют электрические сигналы для передачи информации

| | |
|---|-----|
| Клинические аспекты 4-1. Эпилепсия | 136 |
|---|-----|

4-1 Поиск источников электрической активности в нервной системе.

| | |
|---|-----|
| Первые доказательства связи электричества с нейронной активностью | 137 |
| Основы. Электричество и электростимуляция | 139 |
| Способы измерения электрической активности нейронов | 140 |
| Ионы и электрические заряды | 142 |

4-2 Мембранный потенциал

| | |
|---|-----|
| Потенциал покоя | 145 |
| Поддержание потенциала покоя | 146 |
| Градуальные потенциалы | 147 |
| Потенциал действия | 149 |
| Нервный импульс | 152 |
| Рефрактерные периоды и функционирование нервных волокон | 153 |
| Сальтаторное проведение и миелиновая оболочка | 153 |

| | |
|--|-----|
| Клинические аспекты 4-2. Рассеянный склероз | 155 |
|--|-----|

4-3 Как нейроны интегрируют информацию

| | |
|---|-----|
| Возбуждающие и тормозные постсинаптические потенциалы | 156 |
| Суммация | 157 |
| Эксперимент 4-1 | 158 |
| Потенциалзависимые ионные каналы и потенциал действия | 159 |
| Универсальность нейрона | 160 |
| Исследование 4-3. Оптигенетика и светочувствительные ионные каналы | 161 |

4-4 Доставка информации в нервную систему и обратно

| | |
|---|-----|
| Как сенсорные стимулы создают потенциалы действия | 162 |
| Как нервные импульсы создают движение | 163 |
| Клинические аспекты 4-4. Боковой амиотрофический склероз (БАС) | 164 |
| Резюме | 166 |
| Основные термины | 167 |

Глава 5.

Как нейроны общаются между собой и адаптируются

| | |
|---|-----|
| Исследование 5-1. Общение между нейронами и сердечный ритм | 170 |
|---|-----|

5-1 Химическая передача информации

| | |
|--|-----|
| Эксперимент 5-1 | 171 |
| Структура синапса | 172 |
| Клинические аспекты 5-2. Болезнь Паркинсона | 174 |

| | | | |
|---|-----|---|-----|
| Этапы синаптической передачи | 175 | ГАМКергические препараты | 220 |
| Типы синапсов | 177 | Глутаматергические препараты | 222 |
| Возбуждающие и тормозные сигналы | 179 | Дофаминергические препараты | 222 |
| Эволюция сложных систем синаптической передачи | 180 | Клинические аспекты 6-2. Фетальный алкогольный спектр нарушений | 223 |
| 5-2 Нейромедиаторы и их рецепторы | 181 | Серотонинергические препараты | 226 |
| Критерии отнесения к нейромедиаторам | 181 | Опиоидергические препараты | 227 |
| Классы нейромедиаторов | 183 | Клинические аспекты 6-3. Большое де- прессивное расстройство | 228 |
| Клинические аспекты 5-3. Пробуждение с L-ДОФА | 185 | Каннабиноидные препараты | 229 |
| Типы рецепторов | 188 | 6-3 Факторы, определяющие индиви- дуальную реакцию на препарат | 230 |
| 5-3 Нейромедиаторные системы и по- ведение | 190 | Поведение под воздействием препаратов | 231 |
| Синаптическая передача в соматической нервной системе (СНС) | 191 | Аддикция, или зависимость | 232 |
| Две системы регуляции вегетативной нервной системы (ВНС) | 191 | Факторы риска развития зависимости | 233 |
| Автономия энтеральной нервной системы (ЭНС) | 192 | 6-4 Причины зависимости от психоак- тивных веществ и ее лечение. | 234 |
| Четыре системы регуляции центральной нервной системы | 192 | Теория «желания» и «удовольствия» | 234 |
| Клинические аспекты 5-4. Случай за- стывшего наркомана | 196 | Почему зависимость от психоактивных веществ развивается не у всех? | 236 |
| 5-4 Роль синапсов в обучении и памяти | 197 | Лечение зависимости от психоактивных веществ | 236 |
| Привыкание | 198 | Могут ли психоактивные вещества вызывать повреждение мозга? | 237 |
| Эксперимент 5-2 | 199 | Клинические аспекты 6-4. Психотическое состояние, вызванное злоупотреблением психоактивными веществами | 239 |
| Сенситизация | 199 | 6-5 Гормоны. | 240 |
| Эксперимент 5-3 | 200 | Иерархия гормонов | 241 |
| Обучение как изменение числа синапсов | 201 | Классы гормонов и их функции | 241 |
| Исследование 5-5. Дендритные шипики: маленькие, но мощные | 202 | Гормоны гомеостаза | 242 |
| Резюме | 203 | Анаболично-андрогенные стероиды | 243 |
| Основные термины | 205 | Глюкокортикоиды и стресс | 243 |
| Глава 6. | | Резюме | 246 |
| Как психоактивные препараты и гормоны влияют на мозг и поведение | 207 | Основные термины | 247 |
| Клинические аспекты 6-1. Возможно ли улучшить когнитивные процессы? | 208 | Глава 7. | |
| 6-1 Введение в психофармакологию | 209 | Как изучают строение и функции мозга | 249 |
| Как препараты попадают в нервную систему? | 209 | Исследование 7-1. Настройка на речь | 250 |
| Действие препаратов на синапсы: агонисты и антагонисты | 212 | 7-1 Исследования и воздействие на мозг и поведение | 251 |
| Холинергический синапс: примеры действия препаратов | 213 | У истоков поведенческой нейронауки | 252 |
| Толерантность | 214 | Исследование 7-2. Брэйнбоу — радуж- ные нейроны | 253 |
| Эксперимент 6-1 | 215 | Методы исследования, применяемые в поведенческой нейронауке | 254 |
| Сенситизация | 216 | Эксперимент 7-1 | 255 |
| Эксперимент 6-2 | 216 | Воздействие на мозг и поведение | 259 |
| 6-2 Психоактивные препараты. | 218 | 7-2 Измерение электрической актив- ности мозга | 264 |
| Аденозинергические препараты | 219 | Регистрация электрической активности отдельных клеток | 264 |
| Холинергические препараты | 220 | | |



| | |
|---|------|
| ЭЭГ: регистрация градуальных потенциалов тысяч клеток. | .266 |
| Картирование функций головного мозга с использованием потенциалов, связанных с событиями. | .267 |
| Клинические аспекты 7-3. Легкие травмы головы и депрессия | .268 |
| Магнитоэнцефалография | .269 |
| 7-3 Визуализация внутренних структур мозга: КТ и МРТ | .270 |
| 7-4 Функциональная нейровизуализация 273 | |
| Функциональная магнитно-резонансная томография | .273 |
| Оптическая томография | .274 |
| Позитронно-эмиссионная томография | .275 |
| 7-5 Биохимические и генетические методы исследования мозга и по- ведения | .277 |
| Измерение биохимических показателей | .278 |
| Исследование генетических аспектов мозговой деятельности и поведения. | .279 |
| Исследование 7-4. Синдром дефицита внимания и гиперактивности | .280 |
| Эпигенетика: измерение экспрессии генов | .280 |
| 7-6 Сравнение применяемых в нейро- биологии методов исследования. | .282 |
| 7-7 Использование животных для ис- следования мозга и поведения | .283 |
| Преимущества моделей заболеваний на животных. | .284 |
| Благополучие животных и научные эксперименты | .284 |
| Резюме | .286 |
| Основные термины | .287 |

Глава 8.

Как происходит развитие и адаптация нервной системы

Исследование 8-1. Связь социально-
го и экономического статуса человека
с уровнем развития коры больших полу-
шарий.

8-1 Три подхода к изучению процессов развития мозга

Изучение взаимосвязи между развитием
структур мозга и появлением новых форм
поведения

Взаимосвязь новых видов поведения
с процессами созревания нервной системы.

Факторы, влияющие на функционирование
мозга и поведение

8-2 Нейробиология развития.

Развитие нервной системы человека

Происхождение нейронов и глии

Рост и развитие нейронов.

Клинические аспекты 8-2. Расстройства
 аутистического спектра

Развитие глии.

Уникальные особенности развития лобных
долей мозга

8-3 Новые формы поведения как мар- керы зрелости нервной системы

Двигательное поведение

Развитие речи

Развитие способности решать разные задачи

Эксперимент 8-1

Предупреждение о прямом
сопоставлении корреляции и причинно-
следственной связи.

8-4 Развитие мозга и окружающая среда 313

Опыт и корковая организация

Исследование 8-3. Сочинение музыки
 продлевает молодость мозга

Опыт и нейронные связи

Критические периоды для опыта и развития
мозга

Гормоны и развитие мозга

Кишечная флора и развитие мозга

8-5 Нестандартный опыт и развитие мозга

События в раннем периоде жизни и развитие
мозга

Клинические аспекты 8-4. Румынские
 сироты

Повреждение мозга и его развитие

Лекарственные препараты и развитие мозга

Другие причины аномального развития мозга

Расстройства развития

Клинические аспекты 8-5. Шизофрения.

У какого числа людей мозг в итоге развит
нормально?

Резюме

Основные термины

Глава 9.

Как мы чувствуем, воспринимаем и видим мир

Клинические аспекты 9-1. Мигрени
 и случаи слепого зрения

9-1 Природа чувств и восприятия

Рецепторы.

Нейронные переключения



| | |
|---|-----|
| Кодирование и воспроизведение сенсорной информации | 340 |
| Восприятие | 341 |
| 9-2 Функциональная анатомия зрительной системы | 342 |
| Строение сетчатки | 342 |
| Основы. Видимый свет и строение глаза. | 344 |
| Фоторецепторы | 346 |
| Клинические аспекты 9-2. Освещенность и острота зрения | 347 |
| Типы нейронов сетчатки | 348 |
| Зрительные пути. | 349 |
| Клинические аспекты 9-3. Глаукома | 350 |
| Дорсальный и вентральный зрительные пути | 353 |
| 9-3 Зрительное восприятие положения в пространстве | 357 |
| Кодирование местоположения в сетчатке | 358 |
| Местоположение в ядрах латерального колленчатого тела и в зоне V1 | 358 |
| Зрительное мозолистое тело. | 360 |
| 9-4 Нейронная активность | 361 |
| Восприятие формы | 361 |
| Восприятие цвета | 367 |
| Исследование 9-4. Нарушения цветового зрения | 369 |
| Нейронная активность дорсального пути | 371 |
| 9-5 Зрительная система мозга в действии | 372 |
| Повреждение зрительных путей, ведущих к коре головного мозга. | 372 |
| Повреждение пути «что». | 373 |
| Повреждение пути «как». | 375 |
| Резюме | 376 |
| Основные термины | 377 |

Глава 10.

Как мы слышим, говорим

и создаем музыку 379

Исследование 10-1. Эволюция речи и музыки 380

10-1 Звуковые волны: слуховой стимул 381

Физические характеристики звуковых волн 381

Клинические аспекты 10-2. Тиннитус. 384

Восприятие звука 385

Звуковые характеристики устной речи и музыки 386

10-2 Функциональная анатомия слуховой системы. 388

Строение уха 388

Слуховые рецепторы 391

Слуховые проводящие пути 392

Исследование 10-3. Отоакустическая эмиссия 393

Исследование 10-4. Видеть с помощью звука 395

Слуховая кора 395

10-3 Нейронная активность и слуховое восприятие 396

Определение высоты звука 396

Определение громкости. 398

Определение источника звука 398

Распознавание звуковых элементов 400

10-4 Анатомия речи и музыки 401

Обработка речи 401

Клинические аспекты 10-5. Дисфункция левого полушария головного мозга. 406

Обработка музыки. 407

Исследование 10-6. Мозг и музыка 408

10-5 Звуковое общение у других видов животных 409

Песни птиц 409

Песни китов 411

Резюме 412

Основные термины 413

Глава 11.

Как нервная система реагирует

на стимуляцию и выполнение

движений 415

Исследование 11-1. Нейропротезирование. 416

11-1 Иерархия и параллельные процессы в системе управления движением 417

Основы. Взаимодействие между соматосенсорной и двигательной системами. 418

Передний мозг: инициация движения 420

Экспериментальные доказательства иерархического и параллельного управления движением 421

Ствол мозга: видоспецифичные движения. 422

Эксперимент 11-1. 423

Клинические аспекты 11-2. Детский церебральный паралич. 424

Спинальный мозг: выполнение движения 425

Клинические аспекты 11-3. Травмы спинного мозга. 426

11-2 Организация двигательной системы 427

Моторная кора 427

Картирование моторной коры и моделирование движения 430

Эксперимент 11-2. 430

Пластичность моторной коры 431



| | |
|--|-----|
| Эксперимент 11-3. | 432 |
| Кортикоспинальные (пирамидные) тракты | 432 |
| Мотонейроны | 433 |
| Управление мышцами | 434 |
| 11-3 Базальные ядра, мозжечок и движение. | 436 |
| Базальные ядра и сила движения | 436 |
| Клинические аспекты 11-4. Синдром Туретта | 438 |
| Мозжечок и двигательные навыки | 439 |
| Эксперимент 11-4. | 441 |
| 11-4 Рецепторы и проводящие пути соматосенсорной системы. | 442 |
| Соматосенсорные рецепторы и ощущения | 443 |
| Нейроны спинального ганглия | 445 |
| Восходящие пути соматосенсорной системы | 446 |
| Спинномозговые рефлексы | 448 |
| Болевые ощущения и лечение боли | 449 |
| Исследование 11-5. Фантомная боль | 450 |
| Вестибулярная система и равновесие | 453 |
| 11-5 Исследование соматосенсорной коры. | 454 |
| Соматосенсорный гомункулус | 455 |
| Вторичная соматосенсорная кора | 456 |
| Исследование 11-6. Щекотка | 457 |
| Последствия повреждения соматосенсорной коры | 458 |
| Соматосенсорная кора и сложные движения | 459 |
| Резюме. | 460 |
| Основные термины | 461 |

Глава 12.

Каковы причины

эмоционального

и мотивационного поведения

Исследование 12-1. Отвергнутый человек испытывает боль 464

12-1 Определение причин поведения

Поведение как поддержание жизнедеятельности мозга 466
 Нейронные сети и поведение 466
 Влияние эволюционных процессов на поведение 467
 Влияние факторов внешней среды на поведение 469

12-2 Химические чувства

Обонятельная чувствительность 471
 Вкусовая чувствительность 474

12-3 Нейроанатомический субстрат мотивационного поведения

Регуляторное и нерегуляторное поведение 476
 Функции гипоталамуса 477

12-4 Управление регуляторным поведением. 482

Управление пищевым поведением 482
Клинические аспекты 12-2. Диеты и биоритмы 483
Эксперимент 12-1. 485
 Регуляция потребления жидкости 486

12-5 Половые различия и половое поведение

Половая дифференциация головного мозга 488
 Воздействие половых гормонов на мозг 489
Клинические аспекты 12-3. Синдром нечувствительности к андрогенам и андрогенитальный синдром 490
 Нервная регуляция полового поведения 491
 Сексуальная ориентация, половая идентичность и организация мозга 492
 Влияние когнитивных процессов на половое поведение 493

12-6 Нервная регуляция эмоций

Теории эмоций 495
 Эмоции и лимбическая система 496
Клинические аспекты 12-4. Агенезия лобных долей 502
 Эмоциональные расстройства 503
Клинические аспекты 12-5. Тревожные расстройства 504

12-7 Подкрепление (вознаграждение). 505

Система вознаграждения 506
 Центры удовольствия в головном мозге 507
 Удовольствие можно стимулировать? 508
Резюме. 509
Основные термины 510

Глава 13.

Почему мы спим и видим сны

Клинические аспекты 13-1. Делаем правильные вещи в правильное время 514

13-1 Часы на все времена

Биологические ритмы 514
 Происхождение биоритмов 515
Эксперимент 13-1. 516
 Свободно текущие ритмы 517
 Цайтгеберы 518

Клинические аспекты 13-2. Сезонное аффективное расстройство 520

13-2 Супрахиазматическое ядро и биологические часы

Ритмы, генерируемые супрахиазматическим ядром 522
 Подстройка часов 522



| | | | |
|---|-----|--|-----|
| Пейсмейкеры циркадных ритмов | 524 | 14-2 Диссоциация систем памяти | 565 |
| Исследование 13-3. Синхронизация био- ритмов на молекулярном уровне | 525 | Отключение эксплицитной памяти | 566 |
| Пейсмейкеры цирканнуальных ритмов | 526 | Клинические аспекты 14-2. Амнезия у па- циента по имени Босуэлл | 567 |
| Хронотипы | 527 | Отключение имплицитной памяти | 568 |
| Ритмичность когнитивного и эмоционального поведения | 527 | 14-3 Нейронные системы, отвечающие за эксплицитные и имплицитные воспоминания | 569 |
| 13-3 Стадии сна и сновидения | 529 | Нейронная сеть, отвечающая за эксплицитные воспоминания | 569 |
| Измерение продолжительности сна | 529 | Клинические аспекты 14-3. Болезнь Альцгеймера | 572 |
| Измерение сна | 529 | Консолидация эксплицитных воспоминаний | 575 |
| Стадии бодрствования и сна | 529 | Нейронная сеть, отвечающая за имплицитные воспоминания | 576 |
| Нормальный ночной сон | 532 | Нейронная сеть, отвечающая за эмоциональные (аффективные) воспоминания | 577 |
| Различия между медленным и быстрым сном | 532 | Клинические аспекты 14-4. Синдром Корсакова | 578 |
| Сновидения | 533 | Эволюция систем памяти | 579 |
| Клинические аспекты 13-4. Синдром бес- покойных ног | 534 | 14-4 Структурные основы нейропла- стичности | 580 |
| Что мы видим во сне | 535 | Долговременная потенция | 581 |
| 13-4 Для чего нужен сон | 537 | Оценка синаптических изменений | 583 |
| Сон как биологическая адаптация | 537 | Обогащенная среда и пластичность | 585 |
| Сон как восстановительный процесс | 539 | Развитие сенсорных и моторных функций и пластичность | 586 |
| Сон и сохранение воспоминаний | 540 | Эксперимент 14-2. | 587 |
| 13-5 Нейронные механизмы сна | 543 | Исследование 14-5. Движение, научение и нейропластичность | 589 |
| Ретикулярная активирующая система и сон | 544 | Эпигенетика памяти | 591 |
| Нейронные механизмы связанных с бодрствованием изменений ритма ЭЭГ | 545 | Пластичность, гормоны, нейротрофические факторы и психоактивные препараты | 591 |
| Нейронные механизмы быстрого сна | 546 | Эксперимент 14-3. | 594 |
| 13-6 Расстройства сна | 547 | Основные принципы нейропластичности | 595 |
| Неспособность спать | 547 | 14-5 Восстановление после черепно- мозговой травмы | 597 |
| Неспособность бодрствовать | 548 | Донна и ее черепно-мозговая травма | 597 |
| Нарколепсия | 548 | Эксперимент 14-4. | 599 |
| Клинические аспекты 13-5. Сонное апноэ | 549 | Резюме | 601 |
| Поведенческие расстройства фазы быстрого сна | 550 | Основные термины | 602 |
| 13-7 Что сон может рассказать о со- знании | 551 | Глава 15. | |
| Резюме | 552 | Как мозг мыслит | 605 |
| Основные термины | 553 | Исследование 15-1. Расщепленный мозг | 606 |
| Глава 14. | | 15-1 Природа мысли | 607 |
| Как мы учимся и запоминаем | 555 | Особенности человеческой мысли | 607 |
| Клинические аспекты 14-1. Коррекция дислексии | 556 | Элементарные единицы мышления | 609 |
| 14-1 Связь между обучением и памятью | 557 | Для сравнения 15-2. Интеллект животных | 610 |
| Изучение научения и памяти в лабораторных условиях | 557 | Эксперимент 15-1. | 611 |
| Эксперимент 14-1. | 559 | | |
| Два типа памяти | 560 | | |
| Какова природа различий между эксплицитной и имплицитной памятью? | 562 | | |
| Каковы особенности личных воспоминаний? | 564 | | |



| | |
|--|-----|
| 15-2 Познание и ассоциативная кора . . . | 612 |
| Знания об объектах | 613 |
| Мультисенсорная интеграция | 614 |
| Пространственное познание | 615 |
| Внимание | 617 |
| Планирование | 619 |
| Имитация и понимание | 620 |
| 15-3 Расширение границ когнитивной нейронауки | 621 |
| Картирование головного мозга | 622 |
| Клинические аспекты 15-3. | |
| Нейропсихологическая диагностика | 623 |
| Познание и мозжечок. | 625 |
| Социальная нейронаука | 625 |
| Нейроэкономика. | 627 |
| 15-4 Асимметрия головного мозга и мышление | 628 |
| Структурная асимметрия | 628 |
| Функциональная асимметрия у пациентов с неврологическими заболеваниями. | 629 |
| Функциональная асимметрия здорового мозга. | 630 |
| Функциональная асимметрия расщепленного мозга | 632 |
| Эксперимент 15-2. | 633 |
| Эксперимент 15-3. | 634 |
| Объяснение возникновения межполушарной асимметрии. | 635 |
| Левое полушарие, речь и мышление. | 635 |
| 15-5 Варианты организации когнитив- ной деятельности. | 636 |
| Половые различия в организации когнитивной деятельности | 636 |
| Предпочитаемая рука и организация когнитивной деятельности | 640 |
| Синестезия | 641 |
| Клинические аспекты 15-4. Амиталовый тест | 642 |
| 15-6 Интеллект | 643 |
| Понятие общего интеллекта | 643 |
| Дивергентное и конвергентное мышление | 644 |
| Интеллект, наследственность, эпигенетика и синапсы | 645 |
| Особенности головного мозга умного человека | 645 |
| 15-7 Сознание | 647 |
| Как можно объяснить сознание? | 647 |
| Эксперимент 15-4. | 648 |
| Каковы нейронные механизмы сознания? | 648 |
| Резюме | 650 |
| Основные термины | 652 |

Глава 16.

Что случается, когда мозг

| | |
|---|-----|
| ВЫХОДИТ ИЗ СТРОЯ | 653 |
| Исследование 16-1. Посттравматическое стрессовое расстройство. | 654 |
| 16-1 Мультидисциплинарный подход к изучению мозга и поведения | 655 |
| Клиническая нейронаука | 656 |
| Поведенческие расстройства | 656 |
| 16-2 Психические заболевания | 663 |
| Расстройства шизофренического спектра и другие психотические состояния | 663 |
| Аффективные расстройства | 666 |
| Исследование 16-2. Действие антиде- прессантов и восстановление мозга | 668 |
| 16-3 Неврологические заболевания | 669 |
| Черепно-мозговые травмы | 669 |
| Клинические аспекты 16-3. Сотрясение мозга | 672 |
| Инсульт | 673 |
| Клинические аспекты 16-4. | |
| Церебральные аневризмы | 673 |
| Эпилепсия. | 675 |
| Рассеянный склероз | 677 |
| Нейрокогнитивные расстройства | 678 |
| Лечение нейрокогнитивных расстройств | 687 |
| Исследование 16-5. Лечение поведенче- ских расстройств с помощью транскра- ниальной магнитной стимуляции | 689 |
| 16-4 Проблемы исследований | 691 |
| Организационная сложность. | 691 |
| Системная сложность | 691 |
| Нейропластичность. | 691 |
| Компенсаторные механизмы. | 692 |
| Разрешающая способность метода | 692 |
| Простота моделирования | 692 |
| Ограничения моделирования | 692 |
| 16-5 Всегда ли поведенческие нару- шения вредны? | 693 |
| Резюме | 693 |
| Основные термины | 695 |
| Ответы к разделам «Закрепление изученного» | 697 |
| Глоссарий | 708 |
| Литература | 726 |
| Именной указатель | 751 |
| Предметный указатель | 755 |

Как и предыдущие издания, шестое издание «Мозга и поведения» содержит сведения о новейших исследованиях и технологических достижениях, позволяющих студентам познакомиться с основами современной поведенческой нейронауки. В это издание вошли новые материалы по генетике и эпигенетике, генетическим мутациям, коннектомике, методам нейровизуализации, геной инженерии и трансгенным технологиям. Кроме того, новое издание содержит авторский вариант классификации заболеваний мозга, описания которых приведены в тексте книги.

В дополнение к перечисленным выше обновлениям мы внесли существенные изменения в некоторые разделы, чтобы отразить современное понимание ряда концепций и сделать приведенную в книге информацию более доступной для студентов. Например, мы отредактировали и расширили описание аллокортекса в разд. 2-3. Было расширено описание нейромедиаторов в разд. 5-2 — в него добавили параграфы, посвященные пуринам и ионным нейромедиаторам. Мы изменили разд. 6-2, который рассказывает о психоактивных препаратах, чтобы подчеркнуть значимость нейромедиаторных систем, на которые воздействуют указанные препараты. Описание иерархической организации нервной системы в разд. 11-1 было отредактировано — теперь оно содержит сведения о параллельных системах. Глава 12 была пересмотрена, с целью сделать более понятным описание мотивированного, контролируемого, неконтролируемого, полового, связанного с подкреплением и эмоционального поведения. В обновленной версии гл. 13 можно найти новую номенклатуру и современную трактовку сна. Глава 16 также претерпела существенные изменения: теперь помимо описания психических и неврологических заболеваний и способов их лечения она содержит экскурс в клиническую нейробиологию, а также системы классификации DSM и RDoC.

Перечень всех обновлений по главам представлен на полях настоящего раздела — он позволит вам оценить их масштабы. Однако эти изменения не сделали текст более объемным. Чтобы студенты не теряли концентрацию, многие фрагменты были сокращены — это позволило компенсировать объем нового материала.

Изменения, появившиеся в каждом из новых изданий, призваны сохранить стиль изложения, который обеспечил успех книге «Мозг и поведение». В шестом издании использованы те же инструменты и элементы, что и в более ранних изданиях. Вдохновленные отзывами читателей, мы снова включили в каждый из крупных разделов книги вопросы для закрепления изученного. Эти вопросы помогут студентам по-

нять, насколько хорошо они усвоили материал. Ответы на вопросы тестов можно найти в конце книги.

Мы увеличили число заметок, которые заключены в специальные рамки по ходу прочтения книги. Такие заметки содержат полезные дополнения к тексту, облегчают поиск информации — особенно в тех случаях, когда определенное понятие упоминается в тексте, а затем раскрывается в последующих главах. Читатели могут быстро вернуться к предыдущему описанию, чтобы освежить свои знания, или забежать вперед, чтобы узнать больше. Заметки также облегчают преподавателям поиск требуемых разделов.

В настоящем издании мы внесли в рамки перечисленные в гл. 2 десять принципов функционирования нервной системы — в тех фрагментах, где они отражают содержание текста. Хотя этого, безусловно, недостаточно, повторение указанных принципов с привязкой к соответствующим ключевым фрагментам книги поможет студентам лучше понять изложенные принципы и соответствующие процессы в нервной системе.

Богато иллюстрированные разделы, обозначенные как «Эксперимент», одни из наиболее популярных элементов книги, показывают читателям, как ученые экспериментально демонстрируют подход к изучению взаимосвязи между мозгом и поведением. Разделы «Основы» позволяют студентам освежить знания или получить новые знания в фундаментальных областях — такие знания необходимы, чтобы продолжить изучение поведенческой нейробиологии.

Мы существенно изменили текст, однако большая его часть уже знакома читателю. В процессе переработки текста книги мы сконцентрировались на описании нервной системы с привязкой к ее функциям, а также на том, как связаны поведение и мозг, продолжая задавать себе фундаментальные вопросы, которые обычно задают студенты и нейробиологи:

- Зачем нам мозг?
- Какова организация нервной системы, как функциональная, так и анатомическая?
- Как лекарственные препараты и гормоны влияют на наше поведение?
- Как мозг учится?
- Как мозг мыслит?
- Почему мы спим и видим сны?

Центральный вопрос каждой главы подчеркивает взаимосвязь между мозгом и поведением. Например, впервые описывая нейронную коммуникацию в гл. 5, мы пишем о том, что синаптическая пластичность лежит в основе обучения. Позднее, в разд. 14-4, мы раскрываем понятие «пластичность», рассказывая об обучении и памяти.



Как и в первом издании, цель, которую мы преследуем в новом, состоит в том, чтобы помочь студентам понять общую картину. Задавая вопросы фундаментального характера о мозге, мы пытаемся пробудить в студентах интерес и заставить их присоединиться к нам в увлекательном путешествии к открытиям, которые составляют науку о мозге.

Объем научных знаний о мозге и поведении человека продолжает экспоненциально расти.

Ключевые понятия

Чтобы познакомить читателя с современным пониманием основ нейробиологии, мы включили в текст книги сведения об эволюции, генетике и эпигенетике, психофармакологии, нейропластичности и функциональных связях, а также о взаимодействии между ЦНС (центральной нервной системой) и ЭНС (энтеральной нервной системой).

ЭВОЛЮЦИЯ Обсуждение нейробиологии в контексте эволюции можно найти практически во всех главах. Сосредоточившись на описании поведения и сравнительной анатомии, мы подробно обсуждаем эволюцию нервной системы в гл. 1 и 2, эволюцию синапса в разд. 5-1, а эволюцию зрительных путей — в разд. 9-2. Мы рассказываем о том, как эволюция могла повлиять на связанное с агрессией и выбором партнера поведение, в разд. 12-1. Теории в отношении эволюции сна и сновидений представлены в разд. 13-4, а происхождение памяти рассмотрено в разд. 14-3. Описание половых различий при ориентации в пространстве и в речи приведено в разд. 15-5, а сформировавшиеся в процессе эволюции реакции на стресс и тревожные расстройства описаны в разд. 16-2.

ГЕНЕТИКА И ЭПИГЕНЕТИКА Введение в генетику и эпигенетику приведено в разд. 1-3 и 2-1, а его продолжение можно найти в разд. 3-3. Глава 5 содержит описание метаболитных рецепторов и ДНК, а также обучения и генов. Воздействие препаратов на гены рассмотрено в гл. 6, а метилирование генов и роль генов в развитии — в гл. 8. Глава 9-4 рассказывает о генетических основах цветового зрения, а генетике расстройств сна по-

Мы хотим поделиться с читателями нашим восторгом по поводу последних достижений в науке о мозге, а также нашим собственным опытом, который накоплен более чем за 125 лет изучения мозга и поведения. Мы надеемся сделать более доступными основные концепции и последние открытия в этой области, а также привлечь внимание неопытных студентов к изучению психофизиологии.

священ разд. 13-6. Раздел 14-4 описывает роль эпигенетических механизмов памяти. Раздел 16-3 рассказывает о роли генетических факторов и прионов в развитии поведенческих расстройств.

ПСИХОФАРМАКОЛОГИЯ Глава 6 посвящена влиянию лекарственных препаратов и гормонов на поведение — к этой теме на страницах книги мы будем возвращаться часто. Влияние препаратов на передачу информации рассмотрено в разд. 4-3, а влияние препаратов на клеточную коммуникацию — в разд. 5-3. Описанию синтетической биологии посвящен разд. 7-1. Раздел 12-6 рассказывает о влиянии лекарственных препаратов на эмоциональное поведение, разд. 13-6 — о влиянии препаратов на расстройства сна, а разд. 14-4 — об изменениях нейронов под воздействием препаратов. Раздел 16-3 посвящен обсуждению перспектив применения липосом для доставки препаратов. Разделы 16-2 и 16-3 содержат описания лекарственных препаратов, применяемых для лечения различных поведенческих расстройств.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ В этой книге мы уделили особое внимание нейропластичности. Концепция нейропластичности упомянута в разд. 1-1, а ее описание приведено в разд. 2-1, 2-6 и др. В разделе 14-4 мы приводим семь основных принципов нейропластичности. Раздел 1-4 содержит экскурс в коннектомику, более подробное описание которой приведено в главе 15. Разделы 2-5 и 12-4 посвящены обсуждению нового направления — психобиотиков, кишечной микробиоты и ее влияния на ЭНС и ЦНС.

Представленная научная база

Мы описываем открытия в области нейронауки таким образом, чтобы студентам, которые только начали изучать мозг и поведение, было легче их понять. Студенты также могут использовать приведенные нами клинические примеры, чтобы узнать, насколько указанные открытия примени-

мы к реальной жизни. Такой подход позволяет получить базовые знания в области науки о мозге. Множество богато иллюстрированных разделов «Эксперимент» в тринадцати главах представляет собой визуализацию научных методов и научного мышления. Разделы «Основы», которые присут-



ствуют в шести главах, показывают, что для изучения мозговых функций необходимы базовые знания в области фундаментальных наук.

Это может удивить и даже шокировать тех студентов, которые начинают курс, не имея необходимой подготовки. Разделы «Основы» гл. 1 и 2 содержат базовую информацию об эволюции и анатомии. В главе 3 разд. «Основы» представляет собой введение в химию, которое предваряет описание химической активности мозга. Раздел «Основы» в гл. 4, посвященный электричеству, предшествует описанию электрической активности мозга.

Читатели, уже обладающие необходимыми знаниями, могут пропустить эти разделы; менее образованным читателям следует ознакомиться с этими разделами, чтобы применить полученные знания к изучению нейронауки. Студенты, обладающие такими знаниями, чувствуют себя более уверенными в процессе знакомства с нейронаукой. Аналогичным образом, в расчете на студентов, не обладающих базовыми знаниями в области психологии, мы включили в книгу обзор этапов развития поведения (гл. 8), а также различных форм обучения и памяти (гл. 14).

Студенты, специализирующиеся на общественных науках, часто говорят о том, что в книге много биологии и химии, а студенты-биологи — о том, что в книге слишком много психологии. Тем не менее более половины студентов, поступивших на программу бакалавриата по нейронауке Летбриджского университета, благодаря этому курсу успешно освоили основы биохимии и психологии. Похоже, что мы все делаем правильно!

Клинические аспекты

Нейронаука — это наука о человеке. Все изложенное в этой книге применимо к нашей жизни, а все происходящее в нашей жизни является предметом изучения нейронауки. Нейронаука помогает нам понять, как мы учимся, как мы развиваемся, а также как мы можем помочь людям с заболеваниями мозга и поведенческими расстройствами. Знания о том, как мы учимся и развиваемся, а также знание симптомов заболеваний мозга и поведенческих расстройств позволяют получить некое представление о нейронауке.

Клинические данные, представленные в нейробиологии, особенно полезны для студентов, которые собираются выбрать профессию психолога, социального работника или другую профессию, имеющую отношение к психическому здоровью, а также для студентов-биологов. Клинические данные можно найти в разделах «Клинические аспекты» и гл. 16.

В «Мозге и поведении» приведено описание ряда новых, отличных от традиционных мето-

В главе 7 описаны методы, с помощью которых специалисты в области поведенческой нейробиологии изучают мозг и поведение, а также методы воздействия на них. В этой главе описаны как традиционные, так и инновационные методы — в том числе оптогенетика, оптическая томография, фМРТ в состоянии покоя, хемогенетика, DREADD и CRISPR. Развернутые описания отдельных методов распределены по всему тексту — в частности, их можно найти в разделах «Исследование» («Исследование 4-3: Оптогенетика и светочувствительные ионные каналы», «Исследование 7-2: Брэйнбоу — радужные нейроны» и «Исследование 16-1: Посттравматическое стрессовое расстройство»). В последнем описан способ лечения, основанный на применении виртуальной реальности.

Поскольку прогресс в науке невозможен без критического мышления, в книге приведены обсуждения актуальных вопросов. Раздел 1-2 описывает взаимоотношения между наукой и религией. В разделе 15-3 описаны взлет и падение теории зеркальных нейронов — этот раздел наглядно демонстрирует, что СМИ (и даже научное сообщество) могут не ставить под сомнение достоверность результатов исследований. Раздел 12-5 рассказывает о том, что гендерная идентичность — это нечто большее, чем бинарная гендерная система, которая делит общество на мужчин и женщин. В разделе 7-7 затронут вопрос жестокого обращения с животными в процессе проведения научных исследований, а также вопрос использования модельных животных для изучения неврологических и психических заболеваний человека.

Краткие описания заболеваний мозга были включены в разделы, посвященные соответствующим процессам. Например, болезнь Паркинсона рассмотрена в гл. 5 «Как нейроны общаются между собой и адаптируются?». Такая стратегия помогает студентам-новичкам осознать связь между изучаемым материалом и возникающими в реальной жизни проблемами.

Чтобы обеспечить единообразие номенклатуры заболеваний, в шестом издании мы применили систему, используемую Всемирной организацией здравоохранения для заболеваний, названных в честь их предполагаемых первооткрывателей. Например, термин «синдром Дауна» в значительной степени заменил термин «болезнь Дауна» в популярной и научной литературе. Все вышесказанное также верно в отношении болезни Паркинсона, болезни Альцгеймера и других заболеваний и расстройств.

Примерно 150 заболеваний, которые упомянуты в тексте, включены в Указатель заболеваний



в начале книги. В главе 16 рассмотрены характер нейробиологических исследований и мультидисциплинарный подход к лечению описанных в предшествующих главах неврологических и психических заболеваний.

Мы акцентируем внимание на вопросах, связанных с биологическими основами поведения. Для нас самым волнующим в нейробиологии яв-

ляется понимание того, как мозг руководит нашим поведением, когда мы разговариваем, спим, что-то наблюдаем или учимся. Поведению посвящено не меньше иллюстраций, чем мозгу. Такой акцент на объяснении биологической основы поведения — еще одна причина того, почему мы включили в текст разделы «Клинические аспекты», «Исследование» и «Для сравнения».

Наглядность изложения материала

Основываясь на достижениях современной педагогики, мы включили в главы книги множество наглядных материалов — каждую главу открывают разделы «Клинические аспекты» или «Исследование», которые призваны привлечь внимание студентов к теме главы. Такие разделы есть в каждой главе — они позволяют связать знания о мозге и поведении с соответствующими клиническими данными или результатами научных исследований. Заметки по ходу текста, выполненные цветным шрифтом, позволяют проследить связь между темами, а при-

веденные в конце каждого раздела вопросы для самопроверки позволяют студентам узнать, насколько хорошо они усвоили материал.

В конце каждой главы приведены разделы «Обзор» (такие разделы иногда содержат таблицы и иллюстрации, позволяющие студентам визуализировать или пересмотреть изученные концепции), а также «Основные термины», расположенные в алфавитном порядке с определениями и указанием страниц, на которых упоминаются соответствующие термины.

Превосходное визуальное сопровождение

Важнейшие учебные пособия можно найти на каждой странице книги — это обширный и, по нашему мнению, исчерпывающий набор иллюстраций. Подавляющее большинство читателей согласится с тем, что схемы являются лучшим средством для описания нервной системы. Важные анатомические иллюстрации имеют большой формат — это облегчает их изучение. Мы выбрали актуальные и интересные фотографии, которые оживляют повествование — от танцевального класса для пациентов с болезнью Паркинсона в разд. 5-1 до взорвавшего социальные сети платья, изображение которо-

го дополняет описание цветовой константности, в разд. 9-4 и изображения играющих в бридж пожилых людей, которое можно найти в посвященном стимулирующим когнитивные функции видам активности разд. 16-3.

Иллюстрации дополняют текст каждой главы. На схемах и рисунках цветом выделены отдельные особенности нейронов, структуры мозга и отделы нервной системы. Мы включили в текст множество микрофотографий, чтобы показать, как определенные нейронные структуры выглядят на самом деле.

Обучение с использованием метафор, примеров и принципов

Если учебник скучный, с его помощью вряд ли получится чему-то научиться. Чтобы студентам было интересно, мы включили в текст множество метафор и примеров. Студенты читают о пациентах, чьи повреждения мозга помогли изучить мозговые функции, а мы с той же целью исследуем автомобильные двигатели, роботов и доисторические флейты. Богато иллюстрированные описания экспериментов и элементы сравнительного анализа помогают студентам понять, как много общего человек имеет с такими непохожими на него суще-

ствами, как морской заяц, и такими похожими, как шимпанзе.

Чтобы упростить процесс обучения, мы подчеркиваем ключевые моменты и выделяем принципы функционирования мозга, чтобы заставить студентов думать в определенном направлении. Так, в разд. 2-6 можно найти 10 основных принципов, объясняющих, как функционирует нервная система. В разд. 14-4 перечислены семь принципов нейропластичности. На указанных принципах построено обсуждение многих рассмотренных в книге тем.



О необходимости вспомнить какой-либо из этих принципов читателю напоминают заметки с восклицательным знаком, которые также содержат

информацию о том, где можно подробнее ознакомиться с каждым из приведенных в данном тексте принципов.

Акцент на общую картину

Главная проблема при подготовке вводного курса по любой теме — понять, какую информацию включить, а какую исключить. Обсуждения необходимы, чтобы привлечь внимание к общей картине — в качестве примера можно привести 10 принципов функционирования нервной системы, представленных в разд. 2-6 и повторяемых на протяжении всей книги. Чтобы помочь студентам изучить активность мозга, можно использовать любой набор принципов.

В главе 8-1 рассмотрены более общие аспекты поведения, чем в большинстве современных книг. Например, в гл. 12 мы обращаемся к экспериментам и идеям 1960-х гг., чтобы объяснить поведение животных, а затем рассматриваем виды эмоционального и мотивированного поведения человека — от пищевого поведения до приступов тревоги. В главе 14 представлены более общие аспекты обучения и памяти, а также обсуждение восстановления после черепно-мозговой травмы.

Такой подход помогает студентам увидеть общую картину, которую рисует поведенческая нейробиология. Несмотря на то что данный подход заставляет нас опустить некоторые подробности,

опыт использования студентами и преподавателями более ранних изданий книги показывает, что студентам, в особенности новичкам в этой области, интереснее обсуждать более серьезные проблемы, связанные с исследованием мозга, и более общие аспекты изучения мозга и поведения, чем множество вырванных из контекста деталей.

Как и в предшествующих изданиях, мы придерживаемся избирательного подхода к цитированию литературных источников о мозге и поведении, поскольку слишком большое число ссылок может делать текст неудобочитаемым и отвлекать студентов от основной задачи — усвоения базовых концепций. Мы приводим ссылки на классические работы, указывая в тексте имена исследователей и места, где были проведены исследования. Если речь идет о спорных вопросах или прорывных открытиях, мы приводим ссылки на статьи, опубликованные в 2013–2018 гг. Приведенный в конце книги раздел «Литература» содержит список всех использованных при создании книги литературных источников по главам. К списку литературы добавлены новые ссылки, а ссылки на устаревшие литературные источники исключены из списка.

ОСНОВНЫЕ ОБНОВЛЕНИЯ В ШЕСТОМ ИЗДАНИИ

ГЛАВА 1

ПЕРЕРАБОТАНО: разд. 1-1, посвященный устойчивому вегетативному состоянию и состоянию минимального сознания, дополнен обсуждением работ Эдриана Оуэна.

ИСПРАВЛЕНО: обсуждение экспериментов Менделя и разд. «Эксперимент 1-1».

НОВОЕ: фрагмент о связях клеток мозга и введение в контекст в разд. 1-4.

РАСШИРЕНО: обсуждение генома гоминоид в разд. 1-4.

НОВОЕ: обсуждение роли числа клеток и размеров мозга в управлении поведением.

ГЛАВА 2

РАСШИРЕНО: описание спинномозговой жидкости в разд. 2-1.

ИСПРАВЛЕНО и **РАСШИРЕНО:** описание аллокортекса в разд. 2-3

ДОПОЛНЕНО: Клинические аспекты 2-2: Менингит и энцефалит; Клинические аспекты 2-3: Инсульт; Клинические аспекты 2-4: Паралич Белла.

ДОПОЛНЕНО: описание Принципа 9. Мозговые функции одновременно локализованы и распределены в коре больших полушарий.

ГЛАВА 3

ПЕРЕРАБОТАНО: описание клеток нервной системы в разд. 3-1.

НОВОЕ: фрагмент о приобретенных генетических мутациях в разд. 3-3.

ДОПОЛНЕНО: описание трансгенных технологий. **НОВОЕ:** фрагмент о геномной модификации и CRISPR в разд. 3-3.

ГЛАВА 4

ДОПОЛНЕНО: Клинические аспекты 4-2: Рассеянный склероз.

НОВОЕ: обсуждение применения методов оптогенетики на мышах — «Исследование 4-3: Оп-



тогенетика и светочувствительные ионные каналы

ИСПРАВЛЕНО: Клинические аспекты 4-4: БАС — боковой амиотрофический склероз.

ГЛАВА 5

ИСПРАВЛЕНО и **ДОПОЛНЕНО:** описание электрических синапсов (щелевых контактов) в разд. 5-1.

ИСПРАВЛЕНО и **ДОПОЛНЕНО:** описание нейромедиаторов. **НОВОЕ:** описание пуринов и ионных нейромедиаторов в разд. 5-2.

ИСПРАВЛЕНО: описание привыкания в разд. 5-4.

ГЛАВА 6

ПЕРЕРАБОТАНО: классификация. **НОВОЕ, ИСПРАВЛЕНО** и **ДОПОЛНЕНО:** информация о применяемых в увеселительных и медицинских целях психоактивных препаратов в разд. 6-2.

НОВОЕ: фрагмент о факторах риска развития зависимости в разд. 6-3.

ИСПРАВЛЕНО: Клинические аспекты 6-4: Психотическое состояние, вызванное злоупотреблением психоактивных веществ.

ИСПРАВЛЕНО: описание гормонов в разд. 6-5.

ГЛАВА 7

ДОПОЛНЕНО: описание методов воздействия на мозг, в том числе описание CRISPR, фокусированного ультразвука высокой интенсивности, минископов и устройств с сенсорным экраном для грызунов в разд. 7-1.

ДОПОЛНЕНО: Исследование 7-2: Брэйнбоу — радужные нейроны (раздел перемещен из гл. 3).

ГЛАВА 8

ДОПОЛНЕНО: описание астроцитов в разд. 8-2.

НОВОЕ: Исследование 8-3: Сочинение музыки продлевает молодость мозга.

ДОПОЛНЕНО: Клинические аспекты 8-5: Шизофрения.

НОВОЕ: фрагмент о мозге подростков и критическом периоде в разд. 8-4.

ДОПОЛНЕНО: обсуждение пренатального опыта и введение в зародышевый путь в разд. 8-5.

ГЛАВА 9

ИСПРАВЛЕНО: описание нейронных переключателей в разд. 9-1.

НОВОЕ: описание новейших исследований цветового восприятия в разд. 9-4.

НОВОЕ: описание новейших исследований роли дорсального потока зрительного восприятия в разд. 9-5.

НОВОЕ: Клинические аспекты 9-3: Глаукома.

ГЛАВА 10

НОВОЕ: Клинические аспекты 10-2: Тиннитус.

ПЕРЕРАБОТАНО: разд. 10-5. **НОВОЕ:** фрагмент о песнях китов.

ГЛАВА 11

ИСПРАВЛЕНО: описание иерархической организации. **НОВОЕ:** описание параллельных систем в разд. 11-1.

НОВОЕ: описание теории позиции и точки в разд. 11-2.

НОВОЕ: фрагмент о вторичной соматосенсорной коре в разд. 11-5.

ГЛАВА 12

НОВОЕ: раздел 12-1: Определение причин поведения — создан путем объединения разд. 12-1 и 12-3.

ПЕРЕРАБОТАНО: описания мотивированного, контролируемого, неконтролируемого, полового и эмоционального поведения в разд. 12-3, 12-4, и 12-5.

НОВОЕ: Клинические аспекты 12-2: Диеты и биоритмы.

РАСШИРЕНО: описание гормонов и их влияние на когнитивные функции в разд. 12-5.

НОВОЕ: описание центра удовольствия и его стимуляции в разд. 12-7.

ГЛАВА 13

ДОПОЛНЕНО: подача материала. **НОВОЕ:** фрагмент о хронотипах в разд. 13-2.

ИСПРАВЛЕНО: описание этапов пробуждения и засыпания. **НОВОЕ:** классификация стадий сна и бодрствования в разд. 13-3.

ДОПОЛНЕНО: описание сна и сохранения воспоминаний в разд. 13-4. **НОВОЕ:** фрагмент о гипотезе синаптического гомеостаза.

ИСПРАВЛЕНО и **ПЕРЕРАБОТАНО:** описание расстройств сна в разд. 13-6.

ГЛАВА 14

ДОПОЛНЕНО: Клинические аспекты 14-1: Коррекция дислексии.

НОВОЕ: описание проведенных Биндером исследований семантической памяти в разд. 14-1.



РАСШИРЕНО: описание автобиографической памяти и гиппокампа в разд. 14-1.

НОВОЕ: фрагмент об эволюции систем памяти в разд. 14-3.

ГЛАВА 15

ДОПОЛНЕНО: описание зеркальных нейронов в разд. 15-2.

ДОПОЛНЕНО: описание интеллекта. **НОВОЕ:** описание отвечающих за интеллект мозговых структур в разд. 15-5.

ПЕРЕРАБОТАНО: описание сознания в разд. 15-7.

ГЛАВА 16

ПЕРЕРАБОТАНО: разд. 16-1. **РАСШИРЕНО:** обсуждение клинической нейробиологии. **НОВОЕ:** обсуждение DSM и RDoC.

ПЕРЕРАБОТАНО и **ДОПОЛНЕНО:** описание психических и неврологических заболеваний, а также способов их лечения в разд. 16-2 и 16-3.

ИСПРАВЛЕНО: Клинические аспекты 16-4: Церебральные аневризмы (раздел перемещен из гл. 10).

ПЕРЕРАБОТАНО: описание исследовательских задач в разд. 16-4.

Мы выражаем глубокую признательность всем, кто внес свой вклад в создание этой книги. Редактировать книгу вместе с великолепной командой *Worth Publishers* было истинным удовольствием.

Мы благодарим программного директора Даниэля Де Бониса, которого великолепно дополняла Анна Монро, старшего менеджера контент-проекта Вивьен Вайс, старшего менеджера проекта по оптимизации процессов Пола Ролоффа; менеджеров проекта Андреа Сефанович и Мисба Ансари, а также команду дизайнеров *Lutina*. Эндрю Сильвестр заменил долгое время сотрудничавшего с нами редактора-консультанта Барбару Брукс, и ему пришлось очень постараться, чтобы оправдать наши ожидания. Он отлично справился, предложив нам новый взгляд на это издание.

Мы благодарим дизайнера Джона Каллахана за отличную обложку и дизайн-менеджера Наташу Вольф за свежий, привлекательный и доступный дизайн внутренних элементов книги. Мы также выражаем благодарность Сесилии Варас, координировавшей поиск фотографий, и Ричарду Фоксу, который нашел те фотографии и другие иллюстративные материалы, которые мы были не в состоянии найти сами. Мы в неоплатном долгу перед арт-менеджером Мэттом Макадамсом и иллюстратором Эли Энзором за их прекрасную работу по созданию новых иллюстраций.

Наши коллеги также очень помогли нам в процессе подготовки нового издания. Мы хотим выразить свою благодарность нашим коллегам и студентам за их вклад в создание книги — Майку Энтлу, Джейдип Бейнс, Николь Бурма, Тиму Буссею, Ричарду Дику, Джонатану Эппу, Паоло Фелерико, Ричарду Фрейну, Мэтью Хиллу, Лайзе Сиксида, Саймону Спэнсвику, Питеру Стизу, Кэтрин Томас, Роджеру Томпсону, Туану Трангу и Алисии Замбуш.

За помощь в подготовке шестого издания мы хотим выразить нашу благодарность рецензентам, предоставившим ценные замечания к отдельным главам и иллюстрациям — Карен Аткинсон-Лидбитер, *Университет Маунт Ройал*, Ричарду Брауну, *Колледж Лагардия Коммьюнити*, Ричарду Конти, *Университет Кин*, Кэрол ДеВольдер, *Университет Сейнт Амброз*, Бенджамину ДеВоре, *Политехнический университет Виргинии*, Франсин Долин, *Мичиганский университет в Дирборне*, Эвелин Филд, *Университет Маунт-Ройал*, Мераджи Хейн, *Политехнический университет штата Виргиния и Университет штата Виргиния*, Брэдди Гранеру, *Колледж южной Невады*, Сандре Хэллоуэй, *Университет Сент-Джозефа*, Адаму Хатчисону, *Колледж Джорджии Гвиннетт*, Эрику Джексону, *Университет Нью-Мексико*, Дэниэлу Кею, *Университет Бригама Янга*, Лайзе

Лайонс, *Университет штата Флорида*, Винсенту Марковски, *Университет в Дженесео*, Майклу Надорффу, *Университет штата Миссисипи*, Майклу Нилону, *Университет Северной Каролины в Эшвилле*, Карлосу Родригесу, *Университет Нью-Мексико*, Нилу Сассу, *Гейдельбергский университет*, Андре Смит, *Оттавский университет* и Ричарду Штраубу, *Мичиганский университет в Дирборне*.

Мы также хотим поблагодарить наших коллег, предоставивших свои комментарии в процессе подготовки пятого издания — Нэнси Блум, *Университет штата Калифорния* в Нортридже, Келли Борднер, *Университет Южного Коннектикута*, Бенджамина Кларка, *Университет Нью-Мексико*, Рослин Финч, *Коннектикутский университет*, Тревора Гилберта, *Университет Калгари*, Николаса Грэма, *Университет Пердью* в Индианаполисе, Кеннета Троя Харкера, *Университет Нью-Брансуика*, Джейсона Иванова, *Университет Сейнт Мэри*, Дуайта Кравица, *Университет Джорджа Вашингтона*, Ральфа Лайдика, *Университет Теннесси* в Ноксвилле, Пола Мейера, *Университет штата Нью-Йорк в Буффало*, Хайме Олаваррия, *Вашингтонский университет*, Кристофера Робинсона, *Университет штата Флорида*, Клэр Скавуццо, *Альбертский университет*, Сару Шок, *Оттавский университет*, Роберта Стакмана, *Флоридский Атлантический университет*, Сандру Трафалис, *Университет штата Калифорния в Сан-Хосе*, Дугласа Уоллиса, *Университет Северного Иллинойса*, Мэтью Уилла, *Университет Миссури — Колумбия* и Харриса Филипа Зиглера, *Колледж Хантер*.

Мы выражаем свою благодарность рецензентам, которые внесли свой вклад в подготовку четвертого издания — Марку Бэшаму, *Университет Регис*, Пэм Коста, *Общественный колледж Такомы*, Россу Коста, *Вестминстерский колледж*, Рене Кантримэн, *Колледж Остина*, Кристин Д'Анси, *Салемский государственный университет*, Тревору Джеймсу Гамильтону, *Университет Гранта МакЭвана*, Кристиану Харту, *Техасский женский университет*, Мэтью Холахану, *Карлтонский университет*, Крису Джонсу, *Колледж Дезерт*, Джою Каннаркату, *Норфолкский государственный университет*, Дженнифер Кунц, *Колледж Ориндж-Кост*, Кейт Макерек, *Университет Уильяма Патерсона*, Дэниэлу Монтойя, *Государственный университет Фейетвилля*, Барбаре Освальд, *Университет Майами в Огайо*, Гэбриэлу Радвански, *Университет Нотр-Дам*, Джеки Роуз, *Университет Западного Вашингтона*, Стивену Шандлеру, *Университет Чепмена*, Махарджу Сингху, *Университет Маркетт* и Манде Уиллиамсон, *Университет Небраски* в Линкольне.

Мы хотели бы поблагодарить рецензентов, которые поделились с нами своими идеями в процес-



се работы над третьим изданием — Чану Акинс, *Университет Кентукки*, Майкла Анча, *Университет Сент Луиса*, Мауру Митрушину, *Университет штата Калифорния* в Нортридже, Пола Уэллмана, *Техасский университет А&М* и Ильсун Уайт, *Государственный университет Морхед*. Глава о методах впервые появилась в третьем издании — мы поставили себе задачу сделать текст легким для восприятия и достаточно увлекательным. В связи с этим мы хотели бы выразить свою огромную признательность Маргарет Г. Рудди, *Колледж Нью-Джерси* и Энн Вурхиз, *Вашигтонский университет* за рекомендации по составлению первоначальной версии главы 7.

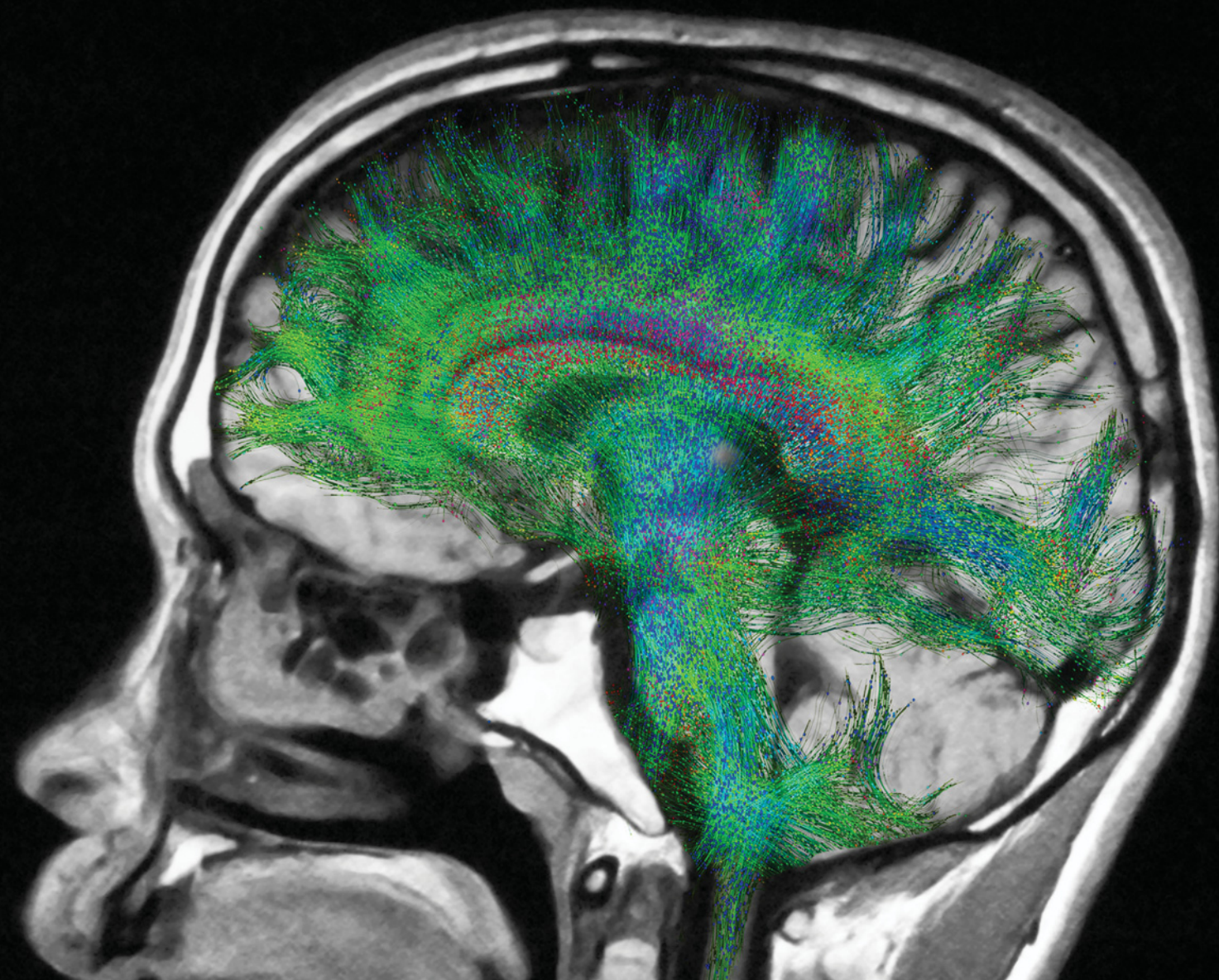
Мы также благодарим рецензентов, которые помогли нам в работе над вторым изданием — Барри Энтона, *Университет Пьюджет-Саунда*, Р. Брюса Болстера, *Университет Виннипега*, Джеймса Кэнфилда, *Вашигтонский университет*, Эдварда Кастанеду, *Университет Нью-Мексико*, Даррага П. Дивайна, *Университет Флориды*, Кеннета Грина, *Университет штата Калифорния*, Лонг-Бич, Эрика Джексона, *Университет Нью-Мексико*, Майкла

Нельсона, *Миссурийский университет науки и технологий*, Джошуа С. Родефера, *Университет Айовы*, Шарлин Уэйджис, *Университет Фрэнсис Марион*, Дуга Уоллиса, *Университет Северного Иллинойса*, Патрисию Уоллис, *Университет Северного Иллинойса* и Эди Вудса, *Университет Мадонны*. Мы хотели бы выразить особую признательность Шери Мицумори, *Вашигтонский университет*, которая проверила всю рукопись на предмет ошибок и неточностей и дала нам бесценные рекомендации.

И наконец, мы хотим поблагодарить наших терпеливых жен за то, что они мирились с внезапными изменениями в планах, когда редакторы и корректоры возвращали нам главы.

Мы также хотим выразить свою признательность нашему коллеге Робину Гиббу, который активно использует нашу книгу и предоставляет нам отзывы о ней, а также нашим студентам и аспирантам, техническим сотрудникам и докторантам, которые взяли на себя нашу научную работу на время редактирования книги.

Брайан Колб, Иэн К. Уишоу, Дж. Кэмпбелл Тески



Каково происхождение мозга и поведения

ГЛАВА

1

1-1 Мозг в XXI в.

КЛИНИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ 1-1 Жизнь после черепно-мозговой травмы

Зачем изучать мозг и поведение?

Что такое мозг?

Что такое поведение?

1-2 Взгляды на мозг и поведение

Аристотель и ментализм

Декарт и дуализм

Дарвин и материализм

ДЛЯ СРАВНЕНИЯ 1-2 Говорящий мозг

ЭКСПЕРИМЕНТ 1-1 Как происходит передача наследственных факторов от родителей потомству?

Современные взгляды на мозг и поведение

1-3 Эволюция мозга и поведения

Происхождение нервных клеток и мозга

Эволюция нервной системы животных

ОСНОВЫ: Классификация живых организмов

Нервная система хордовых

1-4 Эволюция мозга и поведения человека

Человек — представитель отряда приматов

Австралопитек — далекий предок человека

Древнейшие люди

Связь между размерами мозга и поведением

ДЛЯ СРАВНЕНИЯ 1-3 Мозг слона

Почему увеличился мозг гоминид

1-5 Размеры мозга человека современного типа и интеллект

Сравнение размеров человеческого мозга и значение размера мозга

Появление культуры



КЛИНИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ 1-1

Жизнь после черепно-мозговой травмы

Фред Линдж (Fred Linge), клинический психолог и специалист в области исследований мозга, написал это через 12 лет после травмы головы:

«За секунду, которой хватило для лобового столкновения, моя жизнь изменилась навсегда: я стал еще одним человеком, пополнившим статистику «тихой эпидемии».

В следующие месяцы моя семья и я многое поняли о том, каково это — жить с травмой головы. Было мучительно осознавать недостаток физических, психических и эмоциональных ресурсов. Я не чувствовал вкуса и запаха. Я был не в состоянии дочитать простейшее предложение, не забыв его начало. Я стал вспыльчивым и мог внезапно взорваться из-за пустяка...

Через два года после травмы я написал небольшую статью «Каково это, жить с поврежденным мозгом?» В этот период я начал общаться с другими людьми, также имевшими повреждения мозга. Я получал огромное количество писем и телефонных звонков, встречался с множеством людей лично. Все это продолжается и сейчас. Многие боролись так же, как и я, — без диагноза, без возможности что-либо планировать, без реабилитации и, что хуже всего, без надежды... Травма оказала поистине катастрофическое воздействие — я развалился на куски, собрал себя заново и стал совершенно другим человеком — с другими убеждениями, ценностями и жизненными целями» (Linge, 1990).

Ежегодно от 2 до 7 млн человек в США получают **черепно-мозговые травмы (ЧМТ)**, или **сотрясения**, — повреждения мозга вследствие удара по голове (Kisser et al., 2017). Большинство из этих людей так или иначе оказываются в описанной Линджем

ситуации — «без диагноза, без возможности что-либо планировать, без реабилитации и, что хуже всего, без надежды».

ЧМТ и многие другие заболевания мозга, о которых мы расскажем в этой книге (перечень заболеваний приведен на внутренней стороне обложки), представляют собой основную проблему, с которой сталкиваются специалисты в области нейробиологии и междисциплинарных исследований мозга. В рамках нейронауки изучают не только анатомическое строение мозга, но также химию, физику, процессы переработки информации, воздействие на психологическое состояние, влияние на социальные и экономические факторы, а также заболевания мозга.

Нейронаучные исследования помогают решать описанные Линджем проблемы, в том числе путем улучшения качества диагностики за счет визуализации анатомического строения, биохимических процессов и электрической активности мозга, а также путем реабилитации с применением компьютерного обучения и протезирования. Фреду Линджу пришлось пройти долгий путь. До автомобильной аварии он не задумывался о связи между деятельностью его мозга и поведением. После аварии направил все свои усилия на то, чтобы адаптироваться к повреждению мозга и нарушениям поведения.

Цель настоящей книги — направить читателя на путь понимания связи между мозговой деятельностью и поведением, а также механизмов, позволяющих мозгу управлять поведением. Знания, полученные в результате изучения мозга и поведения, меняют наше представление о самих себе, о том, как мы строим наше обучение и социальные связи, и о том, как можно помочь людям с травмами и заболеваниями мозга.

1-1 Мозг в XXI в.

Цель настоящей главы состоит в том, чтобы описать взаимосвязь мозга и поведения — то, каким образом морфологическая и функциональная организация мозга позволяет ему управлять поведением. Вначале мы рассмотрим идеи, которые легли в основу современного понимания роли мозга в формировании поведения. Затем мы расскажем об эволюции мозга и поведения у разных видов животных, в том числе у человека. В конце главы мы обсудим несомненную уникальность человеческого мозга.

Иллюстрированные разделы «Эксперимент» показывают, как нейробиологи проводят исследования. Первый из них — «Эксперимент 1-1» в разд. 1-2.

Зачем изучать мозг и поведение?

Мозг — это физический объект, живая ткань и орган тела. *Поведение* — это поддающиеся оценке мимолетные действия. Мозг и поведение сильно различаются, но между ними присутствует взаимосвязь. Они эволюционировали одновременно — эволюция мозга повлекла за собой эволюцию поведения и наоборот. Можно назвать три причины, почему изучение мозга неотделимо от изучения поведения.

1. *Вопрос о том, как мозг формирует поведение, остается одним из важнейших вопросов. Ученые*



и студенты изучают мозг, чтобы понять человеческую природу. Лучшее понимание функции мозга позволит улучшить многие аспекты нашей жизни, в том числе систему образования, экономическую и социальную системы.

2. Мозг — самый сложный орган на Земле, он есть у многих групп животных. Исследователи мозга предпринимают попытки понять его роль в биологической системе нашей планеты. В настоящей главе рассмотрены основные функции и эволюция мозга, прежде всего мозга человека.
3. Изучение мозга позволяет нам распознавать и лечить все больше поведенческих расстройств. Более 2000 заболеваний могут быть тем или иным образом связаны с аномалиями мозга. Перечень поведенческих расстройств приведен на внутренней стороне обложки, а описания связи между заболеваниями мозга и поведенческими расстройствами приведены в каждой главе, в разделах «Исследование» и «Клинические аспекты».

Никому из нас не дано предугадать, насколько полезными могут оказаться полученные нами знания о мозге и поведении. Бывший психолог написала нам, что записалась на этот курс, потому что не смогла зарегистрироваться на более ей подходящий. По ее мнению, хотя наш курс был ей интересен, это была «биология, а не психология». Устроившись, после выпуска, работать в социальную службу, она с удивлением обнаружила, что понимание связи между мозговой деятельностью и поведением позволяет ей лучше понимать природу заболеваний ее клиентов и подбирать подходящие методы лечения.

Что такое мозг?

Словом *мозг* называют ткани, расположенные внутри черепной коробки, которые составляют отдел нервной системы человека (рис. 1.1). Как и остальной организм, нервная система человека состоит из клеток. Примерно половину клеток мозга (87 млрд) составляют **нейроны** — они образуют соединения друг с другом, а также соединяются с мышцами и органами тела с помощью волокон, которые могут распространяться на большое расстояние. Другую половину клеток мозга (86 млрд) называют **глией** — такие клетки поддерживают функционирование нейронов. Благодаря связям нейроны могут обмениваться электрическими и химическими сигналами между собой, а также с сенсорными рецепторами, кожей, мышцами и внутренними органами. Большую часть связей между головным мозгом и телом осуществляет спинной мозг — тяж нервной ткани, идущий внутри наших позвонков. От спинного мозга, в свою очередь, отходят нервные волокна, которые иннер-

вируют мышцы и внутренние органы. К спинному мозгу также подходят нервные волокна, которые идут от расположенных в разных отделах организма сенсорных рецепторов.

Вместе головной мозг и спинной составляют **центральную нервную систему (ЦНС)** — окруженный костями отдел нервной системы. ЦНС назвали центральной, поскольку она одновременно является физическим центром нервной системы и играет главную роль в управлении поведением. Все элементы нервной системы, которые располагаются за пределами головного и спинного мозга, составляют **периферическую нервную систему (ПНС)**.

Как показано на рис. 1.2, головной мозг человека состоит из двух основных отделов. Представленный на рис. 1.2, **А большой мозг (передний мозг)** состоит из двух практически симметричных левого и правого отделов, называемых **полушариями**. Большой мозг отвечает за формирование большей части управляемых сознанием форм поведения. Под ним располагается **ствол мозга** (рис. 1.2, Б) — отдел, отвечающий за формирование большей части не контролируемых сознанием форм поведения. Одна из важнейших структур ствола мозга, **мозжечок**, специализируется на обучении и координации движений. Совместная эволюция большого мозга и мозжечка показывает, что мозжечок помогает большому мозгу в формировании многих форм поведения.

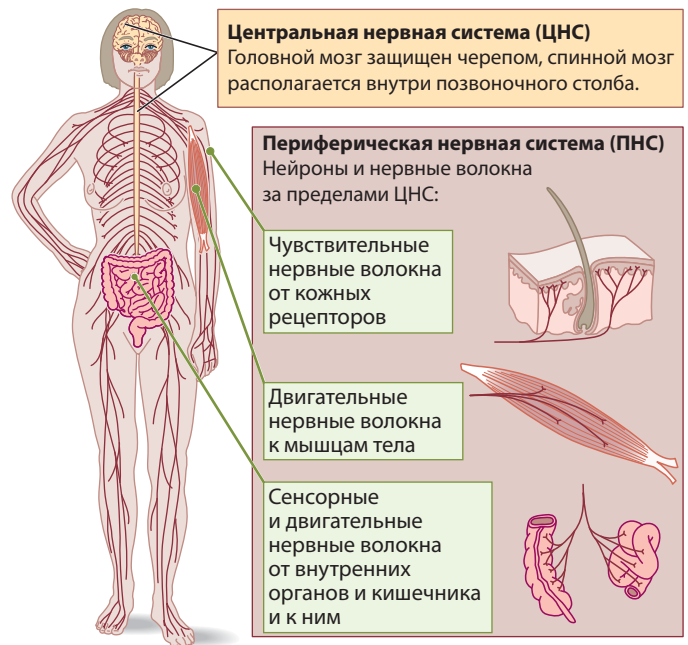
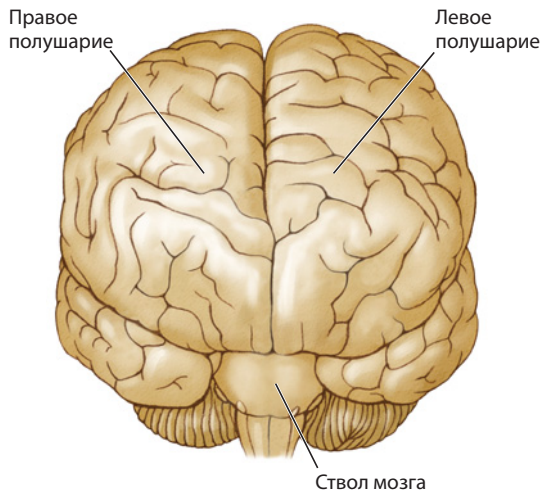


Рис. 1.1. Основные отделы нервной системы человека. Головной и спинной мозг образуют центральную нервную систему. Все расположенные за пределами ЦНС элементы нервной системы и нейроны, которые обеспечивают связь между головным и спинным мозгом и сенсорными рецепторами, мышцами и внутренними органами, образуют периферическую нервную систему



А Большой мозг (передний мозг)



Б Правое полушарие большого мозга

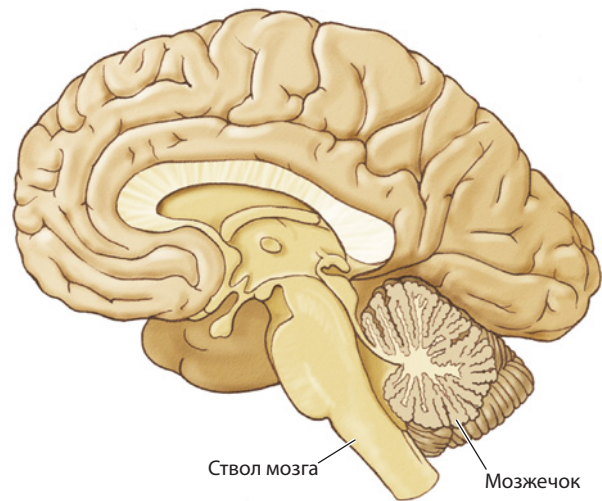


Рис. 1.2. Мозг человека. **А.** Изображенный на рисунке так, как он ориентирован внутри черепа, большой мозг состоит из практически симметричных левого и правого полушарий. **Б.** Разрез, сделанный вдоль средней линии мозга в направлении спереди назад, демонстрирует правое полушарие большого мозга и правую часть мозжечка, расположенного за стволом мозга. Спинной мозг (не представлен на рисунке) является продолжением ствола мозга. Функциональная анатомия мозга рассмотрена в гл. 2

До сих пор мы описывали основные компоненты мозга и нервной системы, однако это далеко не все. Будучи в аспирантуре, наш друг Харви решил заняться изучением электрической активности мозга. Он хотел, чтобы после его смерти извлеченный из его тела мозг продолжал жить. Он надеялся, что результаты его исследований позволят его мозгу общаться с людьми, способными считывать его электрические сигналы. Каким образом предложенный Харви эксперимент помогает нам в исследовании поведения и мозга?

Очевидно, что Харви хотел сохранить не только свой мозг, но и свою личность — его *сознание* и такие процессы, как речь и память, которые определяли его самосознание и позволяли ему взаимодействовать с другими людьми. Можно сказать, что мозг — это нечто большее, чем орган внутри черепной коробки. Он представляет собой орган, осуществляющий контроль над поведением. Именно это мы имеем в виду, когда называем кого-то умного «мозгом» или когда говорим об управляющем космическим кораблем компьютере как о «мозге корабля». Таким образом, словом «мозг» мы обозначаем как сам орган, так и тот факт, что этот орган формирует поведение.

Давайте вернемся к эксперименту Харви. Даже если поместить в колбу всю ЦНС, ее придется отделить от ПНС, то есть от опосредуемых ПНС ощущений и движений. Сможет ли мозг оставаться в сознании и бодрствовать в отсутствие сенсорной информации и способности двигаться? Ряд интереснейших экспериментов дает нам возможность прояснить этот вопрос.

Теория и предмет многочисленных философских споров, называемое **воплощенное поведение**,

предполагает, что, совершаемые нами движения и воспринимаемые нами движения других людей составляют основу нашего поведения (Prinz, 2008). То есть мы понимаем друг друга, не только вслушиваясь в слова, но и считывая жесты и другие сигналы тела. Согласно этой концепции, мозг как разумная сущность неотделим от осуществляемой телом деятельности.

В 1920-х гг. Эдмунд Джейкобсон (Edmond Jacobson) задался вопросом, что будет, если наши мышцы прекратят двигаться — этот вопрос в какой-то мере имеет отношение и к эксперименту Харви. По мнению Джейкобсона, даже когда мы думаем, что совершенно неподвижны, мы все равно совершаем лежащие ниже порога восприятия движения, связанные с нашими мыслями. Например, мышцы гортани совершают такие движения, когда мы думаем словами, а глаза — когда мы представляем себе некое действие, человека, место или предмет. В своих экспериментах Джейкобсон заставлял испытуемых «полностью» расслабиться, а затем просил рассказать о пережитом опыте. Испытуемые рассказывали об ощущении пустоты — их мозг как будто бы отключался (Jacobson, 1932).

Вудберну Херону (Woodburn Heron) удалось продвинуться чуть дальше, чем Джейкобсону. В 1957 г. он исследовал сенсорную депривацию — один из видов пыток, применявшихся во время корейской войны (1950–1953). Сможет ли мозг выполнить свою функцию в отсутствие сенсорных сигналов? Херон исследовал последствия сенсорной депривации, в том числе обратную связь от движений, заставляя студентов-добровольцев лежать на кровати в звуконепроницаемой комнате с голыми стенами, сохраняя полную неподвиж-



ность. Руки студентов помещали в мягкие трубки, чтобы они не могли чувствовать прикосновения; полупрозрачные очки не позволяли студентам видеть. Испытуемые говорили, что этот опыт был крайне неприятным не только из-за социальной изоляции, но и из-за того, что они утрачивали концентрацию. У некоторых участников даже возникали галлюцинации — как будто бы их мозг пытался создать сенсорные переживания, которых они были лишены. Большинство участников пожелали покинуть исследование до его завершения.

Свидетельства людей, страдавших от поражения нервной системы, позволили лучше понять взаимосвязь между наблюдаемым поведением и сознанием. Когда Мартину Писториусу (Martin Pistorius) было 12 лет, его здоровье стало ухудшаться. В конце концов он впал в кому — казалось, он полностью утратил сознание. Родители Мартина поместили его в стационар, где несколько лет спустя к нему начало возвращаться сознание. При этом он по-прежнему был полностью парализован и не мог общаться. Мартин страдал **синдромом запертого человека** — это состояние, когда при наличии неповрежденного нормально функционирующего, способного воспринимать окружающий мир мозга у пациента не функционируют нервные волокна, отвечающие за производство движения.

В таком состоянии Мартин дожил до 25 лет — тогда медсестра заметила, что он совершает едва заметные движения лицом. Казалось, что он пытается общаться. Благодаря реабилитации ему удалось добиться значительного прогресса в восстановлении движений — в том числе с помощью синтезатора речи. В вышедшей в 2011 г. книге «*Мальчик-призрак*» (*Ghost Boy*) (в России эта книга вышла под названием «В стране драконов. Удивительная жизнь Мартина Писториуса», 2015. — Прим. ред.) Мартин описывает отчаяние и беспомощность, которые он испытывал в течение многих лет, будучи запертым в своем теле. История Писториуса показывает, что сознание может сохраняться даже при отсутствии видимых движений; Писториус осознавал реальность и мог совершать еле заметные движения лицом.

Случай еще одного пациента позволил еще глубже изучить взаимосвязь между поведением и мозговой деятельностью. Он продемонстрировал значимость сознания. Пациент, 38-летний мужчина, более 6 лет после нападения находился в **состоянии минимального сознания (СМС)**. Иногда он мог общаться с помощью отдельных слов, а иногда был в состоянии выполнять простые команды. Он мог совершать некоторые движения, но, несмотря на 2 года реабилитации в стационаре и 4 года в приюте, не мог есть.

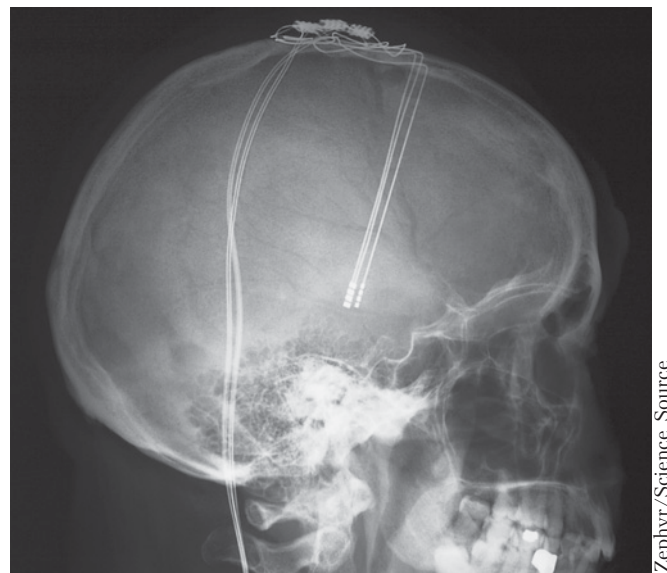
Николас Шифф и его коллеги (Nicholas Schiff; Schiff & Fins, 2007) предположили, что стимуляция мозга находившегося в состоянии минималь-

ного сознания пациента слабым электрическим током могла бы способствовать восстановлению утраченных способностей. В рамках **клинического исследования** (консенсусное исследование, направленное на разработку метода лечения) ученые имплантировали обеспечивающие возможность воздействия слабым электрическим током микро-электроды в ствол мозга пациента.

С помощью электродов, которые можно увидеть на представленном на **рис. 1.3** рентгеновском снимке, исследователи проводили электростимуляцию ежедневно по 12 часов в день. Такую стимуляцию называют **глубинной стимуляцией мозга**. Ученые зафиксировали значительное улучшение поведения пациента и его способности выполнять команды. В первый раз после нападения он смог самостоятельно поесть и проглотить пищу. Он даже мог общаться с ухаживающими за ним людьми и смотреть телевизор; реабилитация способствовала дальнейшему улучшению состояния пациента. Вполне естественно, что у человека, находившегося в состоянии минимального сознания, улучшение состояния сознания повлекло за собой улучшение поведения.

! Более подробная информация о лечении состояния минимального сознания и ЧМТ приведена в разд. 7-1, 14-5 и 15-7. Сотрясение мозга рассмотрено в разд. 16-3 (см. «Клинические аспекты 16-3»).

Еще одно направление исследований показывает, что сознание может быть сохраненным в отсутствие каких-либо произвольных движений.



Zephyr/Science Source

Рис. 1.3. Глубинная стимуляция мозга. На рентгеновском снимке видны электроды для глубинной стимуляции, имплантированные в таламус — структуру, лежащую в глубине головного мозга рядом с вершиной ствола мозга. Глубинную стимуляцию мозга используют для лечения болезни Паркинсона и депрессии (см. разд. 16-3), а также для ускорения восстановления после ЧМТ (см. разд. 14-5)



Пациенты с очень тяжелыми черепно-мозговыми травмами, пребывающие в **устойчивом вегетативном состоянии**, живы и демонстрируют признаки бодрствования, однако они не могут общаться и у них отсутствуют признаки каких-либо когнитивных процессов. Эдриан Оуэн и его коллеги (Adrian Owen, 2015) задались вопросом, можно ли с помощью нейровизуализации оценить степень нарушения сознания. С помощью магнитно-резонансной томографии (МРТ) — метода оценки функции мозга посредством измерения потребления кислорода — группа под руководством Оуэна установила, что некоторые находящиеся в коме пациенты пребывают в сознании и могут общаться, если им предоставить такую возможность.

Исследователи разработали методы, позволившие общаться с пациентами, используя паттерны активности мозга пациентов. Во время исследования мозга методом нейровизуализации ученые из группы Оуэна просили испытуемых контрольной группы представить себе, будто они ударяют теннисной ракеткой по мячу. В это время активность мозга испытуемых менялась в соответствии с воображаемым действием. Затем находившимся в устойчивом вегетативном состоянии пациентам Оуэна предлагали представить себе аналогичное действие. У некоторых пациентов наблюдались такие же изменения активности, как у испытуемых из контрольной группы — это значило, что они поняли задание. Исследование Оуэна показало, что некоторые пациенты были в сознании, сделав возможными дальнейшее общение и реабилитацию.

Примечание. Мы называем принимающих участие в исследованиях здоровых людей участниками или испытуемыми, а больных с повреждениями мозга или поведенческими нарушениями пациентами.

Все эти исследования показывают, что мозг может сохранять определенный уровень сознания даже в отсутствие признаков психической деятельности. Они также показывают, что даже в отсутствие видимых признаков сознания мозг способен общаться посредством сигналов, создаваемых мозговой активностью, — именно это предполагал Харви. Один из вопросов, связанных с экспериментом Харви и помещенным в колбу мозгом, состоит в том, способен ли мозг поддерживать сознание в отсутствие каких-либо сенсорных переживаний и движений. Пока этот вопрос остается без ответа и требует дальнейшего изучения.

Будущие исследования в том числе могут быть связаны с достижениями в области *искусственного интеллекта* (ИИ). Современные исследования искусственного интеллекта показывают, что компьютер может творить удивительные вещи, в том числе побеждать опытных игроков в такие сложные игры, как шахматы и го. Может ли компьютер, который взаимодействует с внешней сре-

дой так же, как человек, то есть ходит в школу, проверяет социальные сети, занимается спортом, другими словами, чувствует и реагирует точно так же, как человек, проявлять те же признаки сознания? Эксперимент нашего друга Харви призван ответить на вопрос, может ли компьютер проявлять признаки сознания в отсутствие воплощенного поведения.

Что такое поведение?

Признанный классическим учебник *«Этология: биология поведения»* (Ethology: The Biology of Behavior, 1970) Ирениуса Эйбл-Эйбесфельдта (Irenäus Eibl-Eibesfeldt) начинается такими словами: «Поведение состоит из повторяющихся поведенческих паттернов». Такие паттерны могут состоять из движений, вокализаций или изменений внешнего облика, таких как движения лицевых мышц при попытке улыбнуться. К поведенческим паттернам также относится мышление. Мы не можем считать чьи бы то ни было мысли напрямую, однако, как уже было сказано выше, ассоциированные с мыслительным процессом изменения электрической и биохимической активности мозга показывают, что мышление также является поведением, состоящим из повторяющихся поведенческих паттернов.

Поведенческие паттерны у животных сильно различаются, и это разнообразие отражает разнообразие мозговых функций. У животных встречаются врожденные формы поведения — такое поведение возникает в отсутствие индивидуального опыта. Способность к производству таких форм поведения обусловлена организацией мозга. У животных также присутствуют приобретенные формы поведения — для их производства требуются опыт и практика. Формирование такого поведения обусловлено *нейропластичностью* — способностью мозга меняться благодаря обучению. Большинство форм поведения представляет собой комбинацию врожденных и приобретенных действий, то есть задействует имеющий определенную организацию мозг, который меняется под воздействием опыта.

Рисунок 1.4 демонстрирует вклад обучения в пищевое поведение двух видов животных — клеста и черной крысы. Скрещенный на конце клюв клеста выглядит неуклюжим, однако он прекрасно приспособлен для поедания семян сосновых шишек. Если форма клюва хоть чуть-чуть изменится, птица не сможет лущить столь любимые ею сосновые шишки до тех пор, пока клюв не отрастет. Пищевое поведение клеста чаще всего не требует изменения посредством обучения. Крысы — это грызуны с острыми резцами, которыми, по-видимому, можно перегрызть все, что угодно. Сосновые шишки — необычная пища для крыс, хотя известно, что крысы едят шишки. При этом черная крыса сможет успешно справиться с сосно-



вой шишкой только в том случае, если ее научит есть шишки опытная крыса-мать. Такое пищевое поведение следует рассматривать не только в контексте обучения, но также в контексте *культуры*, поскольку здесь имеет место обучение потомства родителями. Понятие культуры мы рассмотрим подробнее в разд. 1-5.

Как правило, животные с более просто организованной нервной системой меньших размеров демонстрируют скромный поведенческий репертуар, который в основном обусловлен наследственностью. Животным со сложно организованной нервной системой свойственно большее разнообразие форм поведения, которое в значительной степени обусловлено обучением. Мы, люди, верим, что являемся видом с самой сложной нервной системой и наиболее выраженной способностью к обучению и формированию новых поведенческих реакций. Большая часть наиболее сложных форм поведения, в том числе чтение, письмо, математика и использование смартфонов, сформировалась спустя долгое время после того, как человеческий мозг обрел свою нынешнюю форму в процессе эволюции.

Демонстрируемое разными видами животных разнообразие форм поведения и обучения показывает, что сформировавшийся мозг готов к производству поведения, он также готов меняться. Как и у других животных, у человека сохраняются многие врожденные формы поведения, например сосательный рефлекс у новорожденных. Однако в более позднем возрасте на пищевое поведение сильно влияют обучение и культура.

Клюв клеста приспособлен к поеданию семян сосновых шишек. Это врожденная форма поведения.



Детеныш черной крысы учится есть сосновые шишки у своей матери. Это приобретенная форма поведения.



Рис. 1.4. Врожденные и приобретенные формы поведения. Некоторые формы поведения животных являются преимущественно врожденными и не подвержены изменениям (*вверху*). Другие формы поведения в большей степени обусловлены обучением (*внизу*). Обучение — это один из видов культурной трансмиссии. *Вверху*: информация заимствована из Weiner (1995). *Внизу*: информация заимствована из Terkel (1995)

1-1. Закрепление изученного

Прежде чем продолжить, проверьте себя. Ответы на вопросы теста можно найти в конце книги.

1. _____ или _____, — это травмы мозга, возникающие вследствие удара по голове.
2. Вместе головной мозг и спинной мозг составляют _____. Все нервные волокна, выходящие из головного и спинного мозга, а также расположенные за пределами головного и спинного мозга нейроны образуют _____.
3. Один из отделов головного мозга, _____ или _____, состоит из практически симметричных левого и правого _____, под ко-

торыми располагается переходящий в спинной мозг _____.

4. Самое простое определение гласит, что поведение — это любое производимое живым организмом движение. У каждой формы поведения есть причины и функции. Разные формы поведения различаются по сложности и тому, в какой мере они обусловлены _____, то есть являются автоматическими, или _____.
5. Коротко расскажите о концепции воплощенного поведения.

1-2 Взгляды на мозг и поведение

Давайте вернемся к нашей основной теме: связи между изучением мозга и изучением поведения. Многие философы рассуждали о причинах поведения. Их рассуждения можно свести к трем основным концепциям — ментализму, дуализму и материализму. Рассказав о каждой из этих кон-

цепций, далее мы объясним, почему современные исследователи головного мозга придерживаются материалистических взглядов. Изучая эти базовые концепции, вы обнаружите, что именно из них вытекают некоторые известные вам представления о поведении.

[. . .]

Шестое издание книги «Мозг и поведение. Введение», написанное известными исследователями Брайаном Колбом, Иэном К. Уишоу и Дж. Кэмпбеллом Тески, знакомит читателей с основами современной поведенческой нейронауки. Книга содержит сведения о новейших достижениях, касающихся мозга и поведения. Рассмотрены вопросы развития и функционирования нервной системы; адаптации к условиям окружающей среды; формирования разных видов поведения; влияния гормонов и психоактивных препаратов; исследования механизмов памяти, мышления и обучения; биологических основ неврологических заболеваний и зависимостей, а также многое другое.

В новое издание вошли материалы по генетике и эпигенетике, генетическим мутациям, коннектомике, методам нейровизуализации, геной инженерии и трансгенным технологиям. Книга сконцентрирована на описании нервной системы с привязкой к функциям, а также на взаимосвязи мозга и поведения.

Книга поможет студентам связать деятельность нервной системы человека с его поведением, познакомит с современными представлениями о работе мозга, ответит на часто возникающие вопросы.

- Зачем нам мозг?
- Какова функциональная и анатомическая организация нервной системы?
- Что такое сознание?
- Как мозг учится?
- Как мозг мыслит?
- Почему мы спим и видим сны?
- Как возникают эмоции и чем обусловлено наше социальное поведение?

Для студентов, аспирантов, преподавателей биологических и медицинских вузов, а также специалистов по биологии, психологии, медицине и всех интересующихся современной нейронаукой.

ISBN 978-5-00101-325-9

