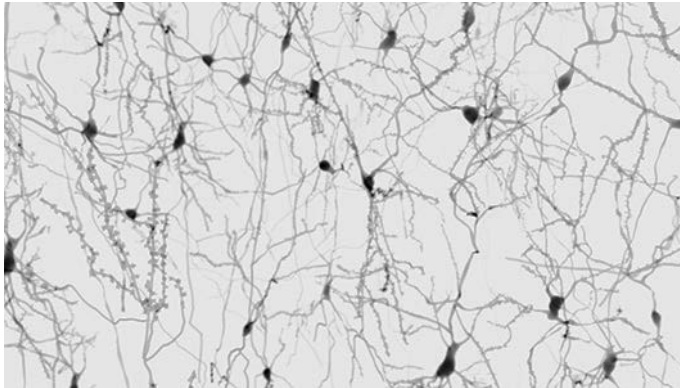




## Глава 11

# ЭМОЦИИ



---

### В этой главе...

---

#### 11.1. Страх

- Составляющие эмоциональной реакции
- Исследования на лабораторных животных
- Исследования с участием добровольцев

#### 11.2. Агрессия

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

#### 11.3. Контроль над побуждениями

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

#### 11.4. Передача эмоций

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

#### 11.5. Чувства и эмоции

- Теория эмоций Джеймса–Ланге
- Обратная связь от выражения эмоций



## Цели изучения

---

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

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

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

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

\* \* \* \* \*

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

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

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



**На рисунке показаны миндалевидное тело, гипоталамус и вентромедиальная префронтальная кора**

## 11.1. Страх

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

## Компоненты эмоциональной реакции

### 11.1. Описать три составляющие эмоциональной реакции.

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



**Рис. 11.1. Составляющие эмоциональной реакции**

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

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

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

## **Исследования на лабораторных животных**

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

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

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

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

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





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

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

### Условные эмоциональные реакции

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



**Рис. 11.3. Исходящие сигналы центрального ядра миндалевидного тела.**

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

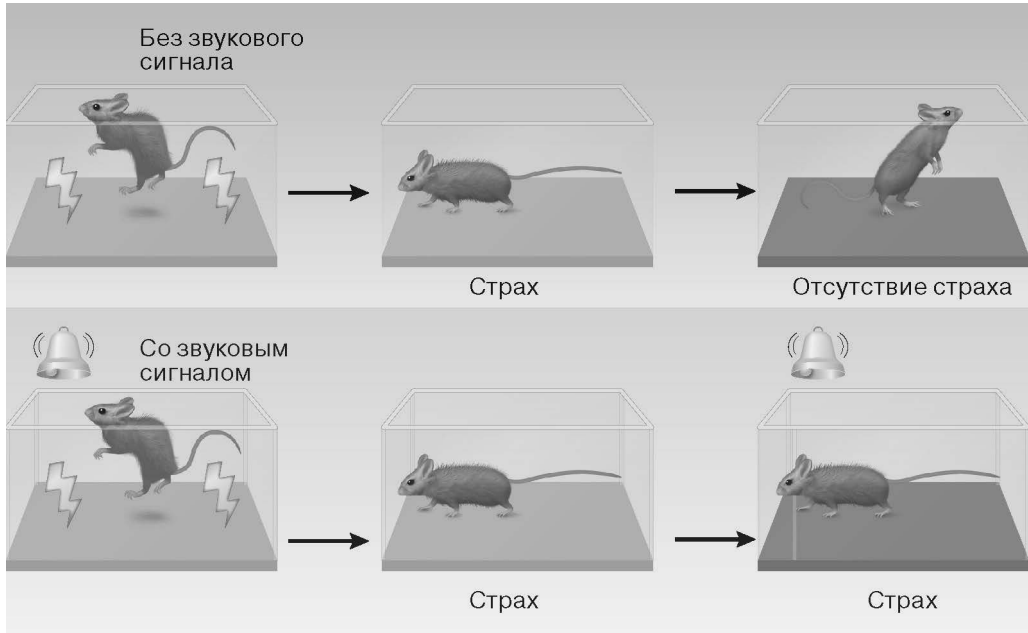
Как только обучение состоялось, данный стимул или ситуация будут вызывать страх: сердцебиение участится, давление повысится, мускулы станут более напряженными, надпочечники начнут выделять эпинефрин, а животное начнет вести себя настороженно и будет готово быстро отреагировать на угрозу.

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

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

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

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



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

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

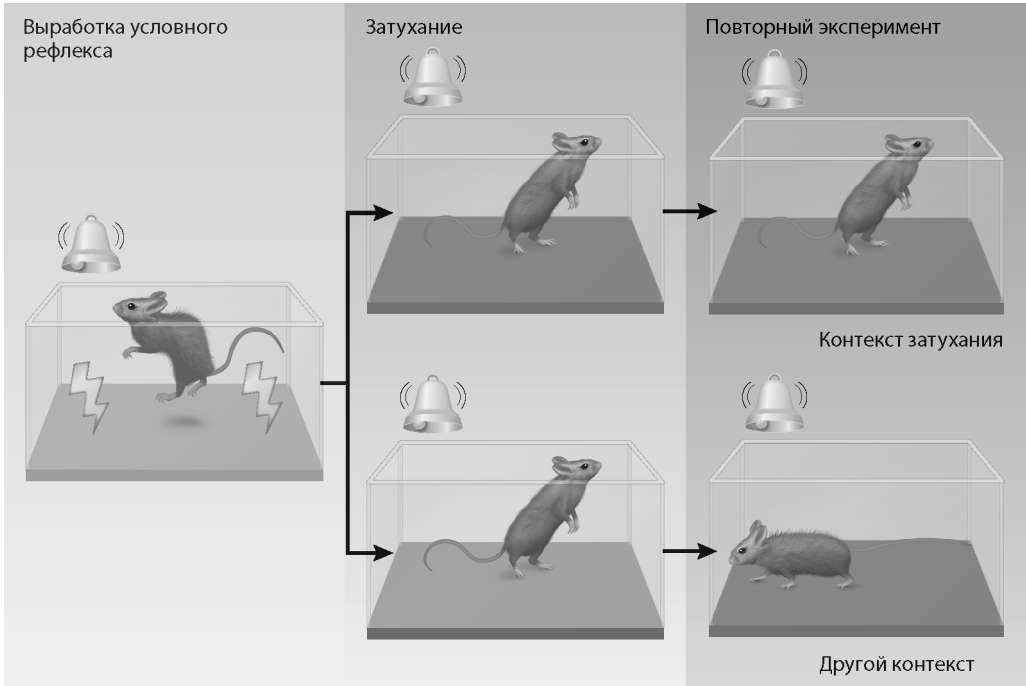
### Затухание рефлекса у животных

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

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

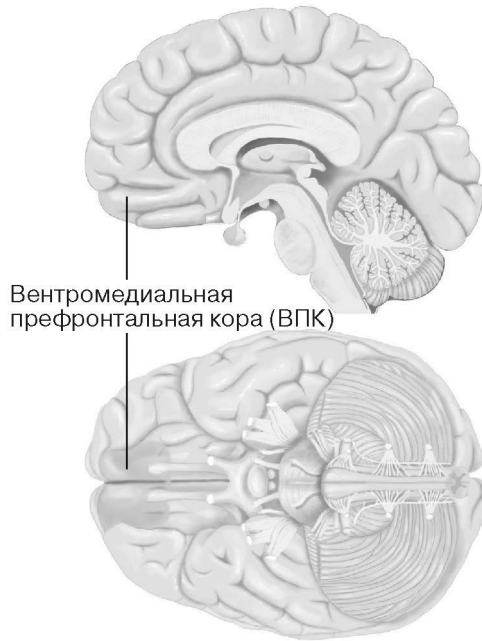
Исследования в области поведения показывают, что затухание и забывание — не одно и то же. Напротив, животное усваивает, что за условным стимулом больше не следует отвращающий стимул, и в результате такого обучения выражение условного рефлекса угнетается; однако воспоминание о взаимосвязи между условным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

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



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

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



**Рис. 11.6. Вентромедиальная префронтальная кора**

**Таблица 11.1.** Участки мозга, участвующие в формировании реакции страха

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

## Исследования с участием добровольцев

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

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

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

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

### **Условные эмоциональные реакции**

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

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



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

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

### **Затухание рефлекса у человека**

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

### **Эмоциональная память**

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

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

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

## Итоги раздела

### **Страх**

#### **11.1. Описать три составляющие эмоциональной реакции.**

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

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

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

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

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

### Вопрос для размышления

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

## 11.2. Агрессия

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

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

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

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

## **Исследования на лабораторных животных**

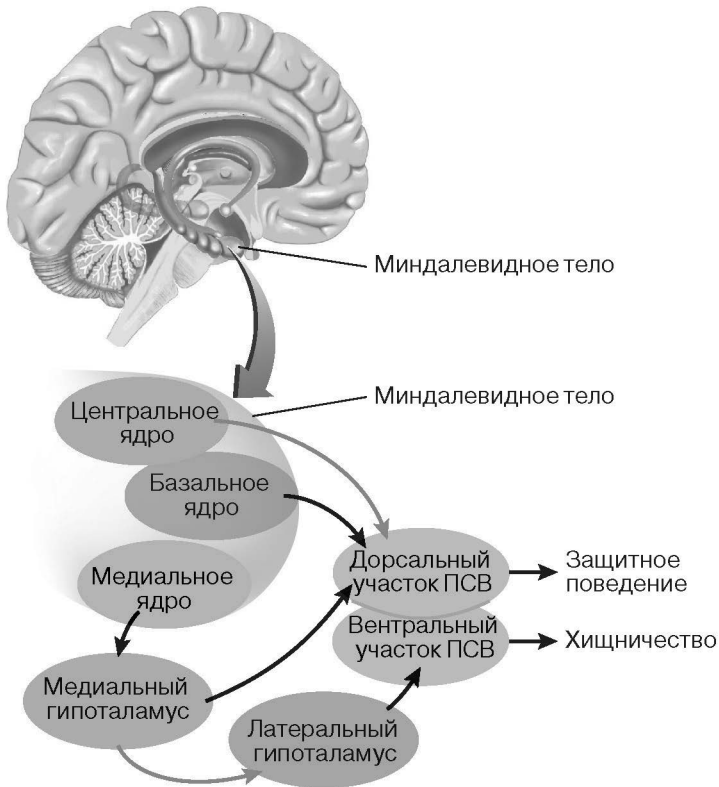
### **11.4. Описать результаты научных исследований о роли серотонина и нейронных сетей, ответственных за возникновение агрессии и хищничества, полученные в опытах на лабораторных животных.**

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

### **Нейронные цепи**

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

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



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

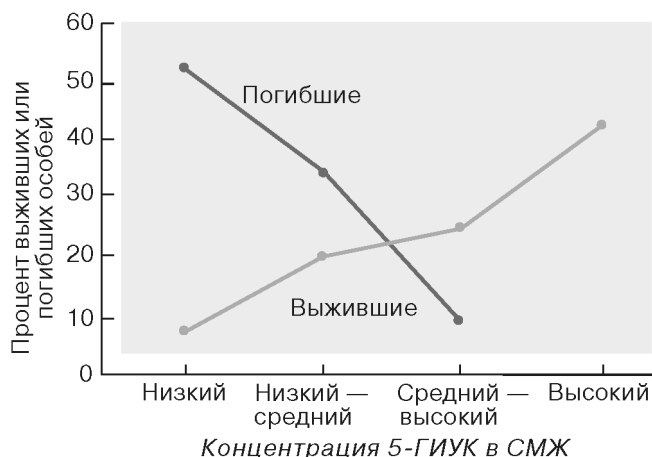
### Роль серотонина

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

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

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

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



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

## Исследования с участием добровольцев

### 11.5. Оцените роли наследственности и серотонина в человеческой агрессии.

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

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

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



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

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

### **Роль наследственности**

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

### **Роль серотонина**

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

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

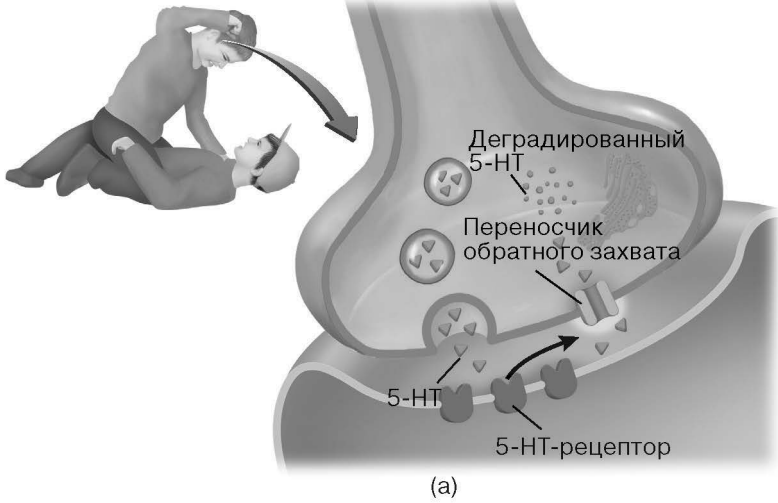
Логично предположить, что если низкие уровни секреции серотонина способствуют проявлению агрессии, то обладающие аналогичным действием лекарственные препараты должны помочь в борьбе с агрессивным поведением. Так, исследования показали, что агонист серотонина флуоксетин по результатам психологического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

## **Гормональная регуляция агрессивного поведения**

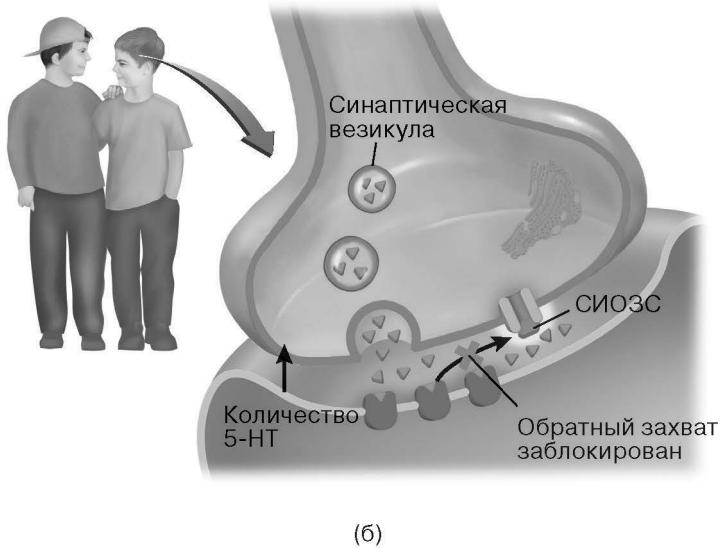
### **11.6. Кратко описать данные научной литературы о роли гормональной регуляции агрессии у людей и других животных.**

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

Активность серотонинергических синапсов в головном мозге



Повышенная активность серотонинергических синапсов в головном мозге

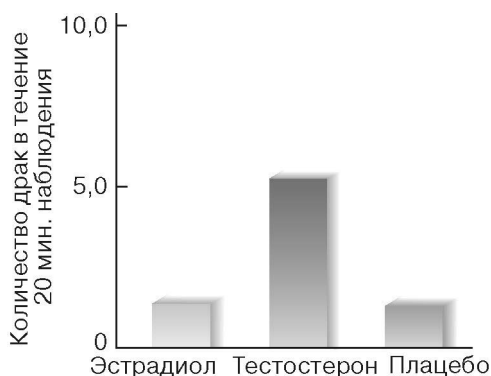


**Рис. 11.9. Активность серотонинергической системы и агрессия.** (а) Некоторые исследования выявили, что серотонинергические нейроны играют роль в подавлении агрессии у людей. (б) Селективные ингибиторы обратного захвата серотонина (СИОЗС) блокируют переносчиков серотонина (показан зеленым цветом на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

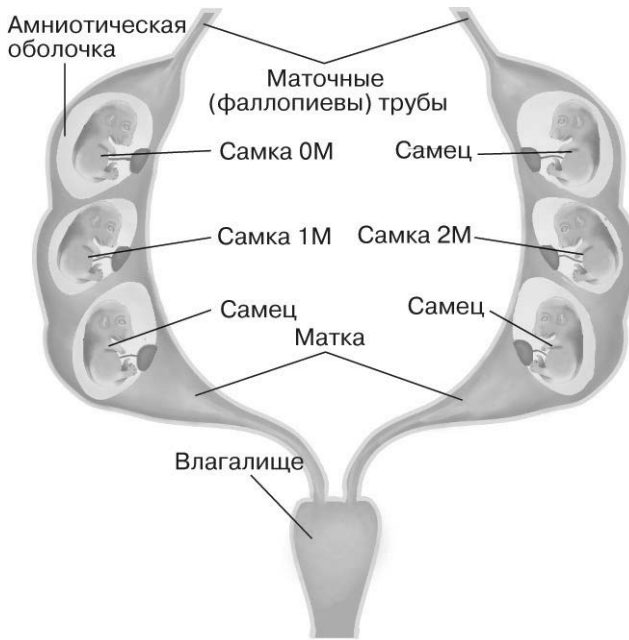
## Агрессия у самок

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

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



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



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

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

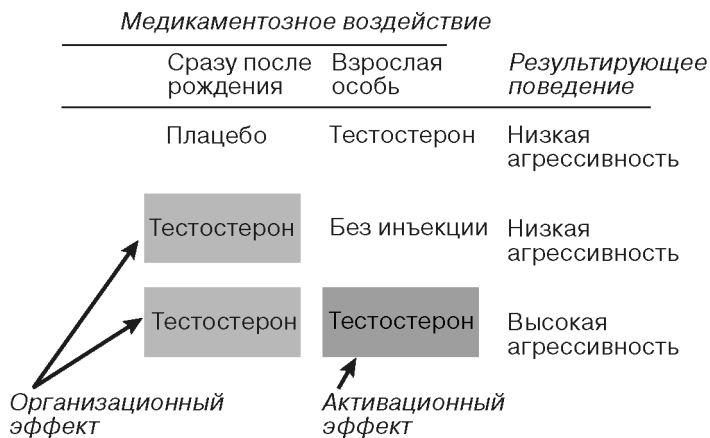
### **Агрессия у самцов**

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

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

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

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



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

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

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

### **Влияние андрогенов на агрессивное поведение человека**

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

### **Организационные эффекты**

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

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

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

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

### **Активационные эффекты**

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