

Джеффри А. Грей

НЕЙРОПСИХОЛОГИЯ ТЕМПЕРАМЕНТА

РЕЗЮМЕ

Высказываются две базовые предпосылки: а) темперамент отражает индивидуальные различия в предрасположенности к определенным видам эмоций, б) эмоции суть состояния ЦНС, проявляемые усиливающими их событиями. Автор предлагает теоретическую модель, постулирующую существование в ЦНС млекопитающих трех основных эмоциональных систем: 1) торможение поведения (СТП), 2) система "борись/убегай" (Б/УС), 3) система приближающего поведения (СПП). Индивидуальные различия в функционировании этих систем и их взаимодействие составляют основу темперамента, измеряемого с помощью таких процедур, как предложенные Айзенком (1981), Цукерманом, Кульманом, Камаком (1988).

ВВЕДЕНИЕ

Сначала несколько слов о "нейропсихологии". Обычно этот термин используется в весьма узком смысле, для обозначения той части психологии, которая занимается изучением изменений поведения, вызванных известными структурными повреждениями мозга. Я же, напротив, использую этот термин в куда более широком смысле, как, например, в моей книге "Нейропсихология тревожности" (Gray, 1982), подразумевая под ним исследования роли, которую мозг играет в поведенческой и психологической функциях как животных, так и человека независимо от того, имеются в мозге структурные повреждения или нет. Поскольку я считаю аксиомой, что все поведенческие и психологические функции зависят от деятельности мозга (мало кто, думаю, с этим не согласится), то, следовательно, для меня "нейропсихология" совпадает по своему охвату с самой "психологией", поскольку есть психология голода, интеллекта, любви, изучения французского, есть *ipso facto* (исходя из этого факта) и нейропсихология всего того же.

При таком словоупотреблении "нейропсихология" - термин того же типа, что "физическая химия" или "молекулярная генетика": он относится к предмету, возникающему на границе двух классических наук, когда рушатся барьеры, разделявшие их. В нашем случае классические дисциплины суть психология и "нейронаука" (последний термин, будучи новым, покрывает классические дисциплины нейроанатомии, нейрофизиологии, нейрохимии и др.) Параллель с другими гибридными дисциплинами поучительна. Вообще говоря, предмет, находящийся выше в научной пирамиде (химия, генетика, психология), определяет функции, тогда как те, что лежат ниже (физика, молекулярная биология, нейронаука), ищут механизмы, соответствующие этим функциям. Ни одна из классических дисциплин не имеет приоритета (хотя по некоторым причинам "более низкие" дисциплины имеют обычно больший научный престиж); обе работают в одной упряжке. Конечный же продукт - набор понятий, одновременно функциональных на более высоком уровне и механистичных - на более низком. В этом смысле "нейропсихология" - это молодая, но уже процветающая дисциплина. Здесь нас будет занимать только ее часть - нейропсихология темперамента. Как же отделить эту часть от остальной нейропсихологии? Возможный ответ на этот вопрос таков. Характерная черта исследовательских стратегий, развиваемых в нейропсихологии, состоит в том, что по необходимости приходится очень доверять экспериментам на животных. Одним из преимуществ, вытекающих из использования таких стратегий, является необходимость

простых операциональных и/или поведенческих определений теоретических понятий, что позволяло бы использовать их в лабораторных опытах на животных; это преимущество сокращается последующей необходимостью показать, что имеется достаточная непрерывность между нейропсихологией животных и людей, поскольку те же понятия используются затем уже и на человеческом уровне. Две предпосылки направляли мое мышление относительно темперамента (равно как и мышление многих других, например: Millenson, 1967; Mowrer, 1960; Newman, 1987; Shapiro, Quay, Hogan & Schwatz, 1988; J. Strelau, 1993): (1) темперамент отражает индивидуальные различия в предрасположенности к определенным видам эмоций и (2) эмоции суть состояния ЦНС, проявляемые усиливающими их событиями. (Сокращение "ЦНС" во второй исходной посылке двусмысленно неслучайно, т.к. позволяет (на английском языке) расшифровать первую букву и как "центральная", и как "понятийная" (conceptual) нервная система (см. Hebb, 1955 и Gray, 1972). Эта двусмысленность - преднамеренна, ибо она точно характеризует симбиоз исследований мозга и поведения, образующий нейропсихологию).

Теперь, вместо того чтобы пытаться априорно проверить положения, я обрисую общую теоретическую модель темперамента, основанную на широком спектре экспериментальных исследований или выводимую из них, или по крайней мере согласную с ними. Суждение о потенциальной ценности этой модели для человеческого уровня возлагается на коллег, работающих на человеческом уровне, и на недвусмысленные экспериментальные проверки модели на людях (см., например, Бадди, Корвер, Роулей (Boddy, Carver & Rowley, 1986); Фоулизи (Fowles, 1980); Ньюман (Newman, 1987); Шапиро (Shapiro et al., 1988).

АНАЛИЗ ЭМОЦИЙ

Если мы приняли сформулированные предпосылки, то прежде чем приступить к исследованию темперамента, нам необходимо понять, что такое эмоции. Это понимание получить нелегко. Если мы возьмем типичный учебник психологии, то увидим, что "эмоция" используется для адресации к кругу видимо не связанных между собой фактов и сама по себе никогда ясно не определяется. Только внутри одной из ветвей психологии, а именно, в теории обучения животных (animal learning theory) имелось согласие, что эмоции образуются состояниями, вызываемыми стимулами или событиями, которые могут служить подкреплением для инструментального поведения. Такова теоретическая рамка, в которой Миллер (Miller, 1951) и Маурер (Mowrer, 1947) анализировали понятие страха и его роль в обучении избегающему поведению. Маурер (Mowrer, 1960) характеризовал понятие "облегчения" (relief) опять-таки в отношении обучения избеганию. Амзель (Amsel, 1962) описал "фрустрацию" и ее роль в угашении подкрепляемого поведения (rewarded behaviour); я предложил понимать "тревожность" как амальгаму страха и фрустрации (Gray, 1967, 1982a). Поэтому, оставляя в стороне дальнейшую апологетику, я буду считать, что это действительно верные рамки, и я буду анализировать эмоции внутри них.

Исходной точкой такого анализа будет служить понятие об инструментальном подкреплении. Оно имеет свое стандартное Скиннеровское определение: подкрепление есть любой стимул (или более сложное явление), который, будучи сопряжен с реакцией, изменяет будущую вероятность данной реакции. Возможные варианты, предполагаемые данным определением, образуются пересечением процедур - предъявления, прекращения или пропуска стимула и исходов, когда наблюдаемое изменение вероятности ответа есть ее повышение или понижение. Если изменения нет, то стимул не является подкреплением. Фактически получается, что подкрепления бывают двух видов: те, предъявление которых повышает вероятность реакции, а в случае прекращения или пропуска уменьшает

вероятность реакции; и те, что в случае своего присутствия уменьшают вероятность реакции, а в случае отсутствия или пропуска, повышают ее.

Это позволяет выявить различия между позитивными (первый класс стимулов) и негативными (второй класс) подкреплениями, поощрениями и наказаниями или между возбуждающими аппетит и отвращающими стимулами. Прекращение и пропуск стимула дают обычно один и тот же эффект: поощрения повышают вероятность реакции, когда же поощрения прекращаются/пропускаются, то происходит снижение вероятности реакции; наказания понижают вероятность реакции, когда они прекращаются/пропускаются, вероятность реакции повышается.

Можно добавить следующее усложнение: подкрепления могут быть первичными, безусловными, или вторичными, обусловленными. Первые - стимулы или события, которые без специального обучения обладают свойством подкрепления, например - еда, вода, половой партнер, боль. Последние - изначально нейтральны (т.е. не изменяют вероятности ответа), например, звук или свет умеренной интенсивности, но вступая в ассоциации с безусловным подкреплением (по всей вероятности, при условиях, описанных Павловым; Gray, 1975), приобретают свойства подкрепления.

Теперь мы вооружены большинством средств, необходимых для анализа. Они потребуются нам для ответа на вопрос, сколько существует независимых друг от друга эмоций и как следует определить каждую из них? Или, в терминах развиваемого здесь подхода, если эмоции - состояния ЦНС, выявляемые подкрепляющими событиями, можем ли мы разбить все множество подкрепляющих событий на такое количество подмножеств, чтобы каждому из них соответствовала отдельная эмоция, выявляемая только элементами данного подмножества?

На первый взгляд новичку в психологии этот вопрос может показаться абсурдно простым. В конце концов, достаточно посмотреть в словарь, чтобы найти сотни слов, обозначающих различные (казалось бы) эмоции: сожаление, ностальгия, возмущение и т.п. В контексте же предложенного здесь анализа возможны всего 8 различных эмоций (2x2x2). Однако проблема здесь скорее кажущаяся, чем реальная. Предлагаемый здесь подход не направлен на анализ человеческого языка. То, как мы называем эмоции, столь же отличается от того, как ЦНС их производит, как наши названия цветов - от механизмов, лежащих в основе цветного зрения; в обоих случаях слова отражают как специфические условия, вызвавшие переживания, так и сами переживания. Точно так же, как в случае с цветным зрением, когда механизм, основывающийся изначально на трех цветовых пигментах, способен породить огромное разнообразие видимых цветов и тем самым обеспечить основу для еще большего числа названий цветов, так (утверждаем мы здесь) и несколько механизмов эмоций в ЦНС способны породить огромное разнообразие испытываемых эмоциональных состояний и дать основу для словаря, описывающего их (Gray, 1985).

Как же мы тогда приходим к подмножествам подкрепляющих событий, каждое из которых соответствует отдельной эмоции и тем самым - отдельной системе в мозгу? Различения, сделанные нами выше, по большей части чисто операциональны. В наших целях мы, например, измеряем изменения вероятностей отдельно как в случае возрастания, так и в случае убывания воздействия или классифицируем стимулы как позитивные или негативные подкрепления. Но мы не знаем наперед, делает ли мозг те же различения, что делаем мы: может быть, он использует различные механизмы, чтобы вызвать новое поведение и прекратить старое, но может быть, и не использует.

Более того, в этом вопросе существуют различные теоретические позиции. Так, некоторые теоретики полагают, что мозг имеет "систему поощрения", чтобы заниматься положительными подкреплениями, независимо от того, как они влияют на поведение, и "систему наказания", чтобы сходным образом обращаться с отрицательными подкреплениями (например, Олдс и Олдс (Olds & Olds, 1965)). Другие авторы полагают, что одна система обеспечивает достижение нового поведения, а вторая - необходима для торможения поведения (например, Грей (Gray, 1975)). Эти теории совершенно различны, однако, поскольку они перекрываются, их часто путают.

Конечно, выбор позиции по отношению к таким сложным вопросам в условиях ограниченной размерами статьи неизбежно представляется произвольным. Однако та модель, которую я намерен излагать, основана на обширной базе данных, полученных в экспериментах по обучению животных, психофармакологии, нейропсихологии и нейронауки (см., например, Gray, 1982a, 1987). Из данных одной или нескольких таких дисциплин могут быть выведены альтернативные модели. Но наша модель в отличие от них последовательна, поскольку в ней представлены данные из всех этих подходов (это многообразие источников выглядит одним из величайших преимуществ всего нейропсихологического подхода).

Модель постулирует существование в ЦНС млекопитающих трех основных эмоциональных систем, каждая из которых (а) отвечает на отдельный набор подкрепляющих событий определенным типом поведения и (b) осуществляется специальным набором взаимодействующих мозговых структур, обрабатывающих специфические типы информации. Это следующие системы: 1) система торможения поведения (behavioral inhibition system), 2) система "борись/убегай" (fight/flight system) и 3) система приближающего (behavioral approach system). Первая из них была подробно описана ранее (см. Gray, 1982a); вторая вызвала пока мало теоретического интереса, особенно на когнитивном уровне; тогда как третья в последнее время сделалась объектом большего интереса (Грей, Фелдон, Роулинз, Хэмслей и Смит (Gray, Feldon, Rawlins, Hemsley, & Smith, 1991); Свирдлов и Куб (Swerdlov and Koob, 1987)). Поэтому систему "борись/убегай" я затрону только коротко, а систему приближения - несколько более детально, чем две остальные. Следующее утверждение, к которому мы еще вернемся в конце статьи, состоит в том, что именно индивидуальные различия в функционировании этих систем и их взаимодействия лежат в основе индивидуальных различий темперамента, измеряемых в рамках таких анализов личности, как у Айзенка (например, Eysenk, 1981) или Цукермана, Кульмана и Камака (Zuckermann, Kuhlman, Camac, 1988). Мы не будем пытаться изложить данные, на которых основывается модель; частично эти данные были представлены в работах Грея (Gray, 1975, 1977, 1982a, 1987, Gray et al, 1991), Грея и МакНотона (Gray и McNaughton, 1983).

МОДЕЛЬ 1 - СИСТЕМА ТОРМОЖЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Эта часть модели лучше всего разработана, и она единственная, которой можно достоверно поставить в соответствие определенную человеческую эмоцию - тревожность.

Отношения входа-выхода, определяющие систему торможения поведения (СТП), "запускают" условные стимулы, связанные с наказанием, условные стимулы, связанные с прекращением или пропуском награды ("фрустрирующее ненаграждение", Amsel, 1962), а также новые стимулы. Появление признака новизны в этом списке может вызвать удивление, поскольку поначалу не очевидно, что ее вообще можно рассматривать как подкрепление. Однако в действительности новые стимулы имеют весьма сложные подкрепляющие особенности, изменяющиеся как функция степени новизны,

взаимодействующие с интенсивностью стимула и несколькими другими факторами (Berlyne, 1960). При высоких значениях новизны и интенсивности стимул вызывает следующий тип поведения: при продолжении или повторении стимула эти значения уменьшаются, и вызванное поведение изменяется на приближение (см. ниже раздел Система приближающего поведения); если же стимул все еще продолжается или повторяется, наступает полное к нему привыкание, и он вообще не может вызвать ответа. Переход от торможения поведения к приближению не является неожиданным; так, кроме прочего, новые стимулы выявляют конфликт между приближением и избеганием (Gray, 1982a, 1987, Chapter 9; Zuckerman, 1982).

Поведение, выявляемое этими стимулами, состоит в торможении реакций (прекращении любого текущего поведения); в повышении уровня возбуждения до такой степени, что для начала следующего поведения (или возобновления прерванного) требуется больше усилия и/или скорости; и в повышении внимания, так что оно захватывает больше информации, особенно о новых признаках окружения. Любой входящий в СТП стимул вызывает полный набор выходных реакций. Более того, постороннее вмешательство способно заблокировать выходные реакции на любые входящие стимулы, при этом сохраняются взаимоотношения входа-выхода (включая те, что задействуют или вход в СТП или выход из СТП, но не то и другое вместе). Это свидетельствует в пользу рассмотрения СТП в качестве единой системы, а не в качестве комбинации отдельных отношений входа-выхода. Среди вмешательств, специфически устранивающих отношения вход-выход, определяющие СТП, отметим действия препаратов, таких, как бензодиазепины, барбитураты и алкоголь - они снижают тревожность у людей. Изучение действия таких наркотиков и было основным источником для формирования понятия о СТП (Gray, 1982 a,b). Исходя из сказанного, можно предварительно охарактеризовать субъективное состояние, сопровождающее активность СТП, как тревожность. Это предположение правдоподобно, поскольку по существу ведет к описанию человеческой тревожности, т.е. такого состояния, которое возникает в ответ на угрозу (стимулы, ассоциированные с наказанием или ненаграждением) или неопределенность (новизну): "стоп, смотри, слушай и будь готов к действию" (Gray, 1982, a,b,c).

Нейрологическая сторона дела - набор структур, которые, как представляется, выполняют функции СТП, приведен на рисунке 1. Возможное отождествление СТП с деятельностью этих структур зависит от множества источников информации (Gray, 1982a). Конечно, с точки зрения психолога, пытающегося понять темперамент, не имеет особенно большого значения, какие именно структуры мозга опосредствуют осуществление функций СТП. И действительно, были сделаны ценные попытки проверить предсказания, выводимые из общего понятия о СТП, безотносительно к предполагаемому нейрологическому субстрату (например, Boddy и др., 1986). Однако для психолога такая "нейрологичность" изложения имеет особую ценность. Во-первых, включение наравне с данными психологии данных нейронауки даст такому понятию, как СТП, более прочную основу для последующего чисто психологического теоретизирования. Во-вторых, понимание нервных процессов такой системы, как СТП, может привести к специфически психологическим вопросам или гипотезам, которые в противном случае могли бы и не возникнуть; мы увидим несколько примеров тому в этой статье. В-третьих, нейрологический уровень неизбежно возвращает нас к основным темам психологии. Поскольку основная функция мозга - перерабатывать информацию, а задача описания того, как информация перерабатывается человеком в терминах, отличных от нейрологических, принадлежит когнитивной психологии, то, встретившись с чем-то вроде представленного на рисунке 1, естественно спросить не только о том, как изображенные на нем структуры производят поведенческие реакции СТП, но и о том, какие когнитивные операции (переработку информации) они для этого осуществляют.

Функции переработки информации, которые мы относим к взаимосвязанному набору структур, изображенному на рисунке 1, таковы (см. Gray, 1982a). На когнитивном уровне ключевую роль играет понятие "сопоставителя" (comparator), т.е. системы, предсказывающей на каждый момент следующее вероятное событие и сопоставляющей предсказание с действительным событием. Эта система: (1) информационно описывает текущее состояние воспринимаемого мира; (2) добавляет к этому информацию о текущей двигательной программе самого субъекта; (3) использует хранимую в памяти информацию, описывающую отношение одних стимульных событий к другим; (4) сходным образом использует хранимую информацию об ответах на те или иные последовательности стимульных событий; (5) предсказывает из указанных источников информации следующее ожидаемое состояние воспринимаемого мира; (6) сравнивает предсказанное с действительным следующим состоянием мира; (7) решает, было ли совпадение или несовпадение предсказанного с действительным состоянием мира; (8) если совпадение было, то вновь запускает процедуру от (1) до (7); но (9) если совпадения не получилось, останавливает текущую программу, т.е. дает выходную реакцию СТП, так чтобы собрать дополнительную информацию и разрешить трудность, остановившую эту программу.

В случае применения этой модели к тревожности фокус исследовательского внимания находился на шаге (9) и на дальнейших последствиях этого шага (Gray, 1982a). В последнее время Грей и др. (1991) занимались деталями самого процесса контроля и способа, которым он взаимодействует с выполняемыми двигательными программами. Мы обратимся к этому аспекту ниже в разделе о Системе приближающего поведения.

Мы обсуждали, так сказать, "программное обеспечение" (software) сопоставителя, предполагаемое Греем (1982a); соответствующее "аппаратное обеспечение" обозначено на рисунке 1. На нейронном уровне сердцевиной его является септогиппокампальная система (СГС), образуемая септальной областью, энторинальной корой, зубчатой извилиной, гиппокампом и субикулярной областью. Здесь мы отметим только следующее. Во-первых, субикулярную область мы считаем главной частью сопоставительной функции. Мы полагаем, что именно она (1) получает переработанные сведения перцептивного мира из энторинальной коры, которая в свою очередь собирает их со всех ассоциативных сенсорных зон коры полушарий; (2) получает предсказания и тем самым начинает порождение нового предсказания в круге Папеца (Papez circuit) (он соединяет субикулум с сосцевидными телами, с антеровентральным таламусом, с поясной корой и от нее снова с субикулумом) и (3) осуществляет взаимодействие с системами программирования движений (не показанными на рисунке 1), вызывая их остановку или позволяя им продолжаться. Во-вторых, префронтальной коре отводится роль обеспечения сопоставительной системы информацией о текущих двигательных программах (что осуществляется через проекции на энторинальную и поясную кору, последняя проекция составляет часть круга Папеца). В-третьих, моноаминергические проводящие пути, спускающиеся из среднего мозга для иннервации СГС (состоящие из норадренергических волокон, исходящих из locus coeruleus, и серотонергических, исходящих из median raphe), задействуют систему в режиме угрозы и управляют ее деятельностью в этом режиме; в отсутствие угрозы информационно-перерабатывающая деятельность системы может иметь другие, не эмоциональные функции (Gray, 1984). Наконец, система, изображенная на рисунке 1, нуждается в квантификации по времени, которая обеспечила бы уместное сопоставление отдельных состояний мира с соответствующими предсказаниями, затем включение следующих предсказаний и следующего сбора информации о мире. Эту функцию мы приписываем гиппокампальному тета-ритму, задающему "следующее мгновение" внутри данной системы с частотой в одну десятую секунды.

Конечно, многое из сказанного неизбежно умозрительно. Но даже если это так, предложенный нами детализированный очерк эмоциональной системы, охватывающей несколько уровней анализа - поведенческий, нейрональный, и когнитивный - вместе с правдоподобным описанием субъективного состояния, связанного с работой данной системы (тревожность) имеет, как я надеюсь, эвристическую ценность, показывая, как может выглядеть разработанная теория отдельной эмоции. В частности, мы можем несколько содержательнее изложить понятие "эмоциональной системы". Поведенчески она, как мы видели, состоит из некоторого множества реакций, совместно вызываемых любым стимулом определенного класса. Обоснованность приписывания таких отношений входа-выхода определенной осуществляющей их системе повышается, если принять во внимание, что определенные препараты (см., например, Gray, 1977) или повреждения мозга (см., например, Gray & McNaughton, 1983) избирательно изменяют одни, а не другие отношения ввода-вывода. Это особенно демонстративно, если удается с использованием независимых данных нейронауки показать, что эффект, относящийся к препаратам или повреждениям действует лишь в определенном наборе нервных структур (например, Gray, 1982a). В пользу существования такой системы дополнительно свидетельствуют гипотезы о конкретных когнитивных (информационно-перерабатывающих) функциях, которые она, скорее всего, осуществляет, особенно если эти гипотезы в дальнейшем могут быть проверены на человеческом уровне, как было недавно сделано для тревожности и СТП Мэтьюз (Mathews, 1988). Еще одно важное свидетельство на человеческом уровне было получено в результате применения метода объемного изображения (imaging techniques) к живому мозгу. Используя позитронную томографию (positron emission tomography), Райман (Reiman), Рейхель (Raichle), Батлер (Butler), Герцович (Hersovitch) и Робинз (Robins) (1984) показали, что пациент демонстрирует признаки панического расстройства в отличие от нормальных реакций лишь в том случае, когда воздействию подвергаются определенные участки мозга: энторинальная кора, через которую осуществляется основной вход в СГС, и субикулярная область, главная "станция" выхода СГС. Так программа исследований, начавшись с опытов над животными, через использование препаратов, понижающих у людей тревожность, описав, можно сказать, полный круг, вернулась в клинику.

МОДЕЛЬ II - СИСТЕМА "БОРИСЬ/УБЕГАЙ"

В то время как СТП реагирует на условные отвращающие (агрессивные) стимулы, Б/У реагирует на безусловные агрессивные стимулы; и в то время как реакция СТП состоит в "стой, смотри, слушай и будь готов к действию", система Б/У отвечает безусловной защитной агрессией или бегством (Эдамс (Adams), 1979). Различным типам поведения соответствуют и различные фармакологии. Так, мы отмечали выше, что противотревожные препараты понижают реакции СТП на адекватные для нее стимулы, но эти же препараты не притупляют реакции на безусловно отвращающие (болезненные) стимулы; напротив, анальгетики, такие, как морфин, понижают реакцию на болезненные стимулы, но не действуют на условные отвращающие стимулы (см. Gray, 1982a). Соответственно, СТП и система Б/У имеют различные неврологии с действительно очень малой областью пересечения (что не означает малой степени взаимодействия, см. ниже). В мозгу имеется три важные структуры, которые, как было выявлено в ходе экспериментов по стимуляции и повреждению, осуществляют функции системы Б/У. Это: амигдала, медиальный гипоталамус и центральное серое вещество (central gray). Пока мало что было сделано для выяснения информационно-перерабатывающей деятельности системы Б/У; не установлено и прямой связи с соответствующей человеческой эмоцией (хотя ярость и/или ужас - наиболее очевидные возможности).

МОДЕЛЬ III - СИСТЕМА ПРИБЛИЖАЮЩЕГО ПОВЕДЕНИЯ

Отношения ввода-вывода, определяющие систему приближающего поведения (СПП) (Behavioral Approach System - BAS) или систему активации поведения Фоуэлз (Fowles, 1980), представляют простую систему положительной обратной связи, активизируемую стимулом, связанным с поощрением или с прекращением/пропуском наказания (с "утешительным ненаказанием" - Моурер (Mowrer), 1960); действует эта система так, чтобы повысить пространственно-временную близость к стимулу. Постулировав, что условные положительно подкрепляющие стимулы активизируют СПП в соответствии со степенью их пространственно-временной близости к безусловному стимулу (к "цели"), с которым они связаны, получаем систему, способную в принципе направлять организм к целям, которых ему нужно добиться для выживания: пищи, воды и т.д. (Дойч (Deutsch), 1964; Грей (Gray), 1975, chapter 5).

Последнее десятилетие ознаменовалось быстрым продвижением в построении правдоподобных нейробиологических моделей СПП (Гроувс (Groves), 1983); Пенни и Янг (Penney & Young), 1981; Свездлов и Куб (Swerdlow & Koob), 1987; Грей и другие, 1991). Правда, надо отметить, что в приведенной литературе словосочетание СПП не используется, вместо него предпочитают термин "система двигательного программирования". Ключевыми структурами здесь являются: базальные ганглии (дорзальное и вентральное полосатое тело и дорзальный и вентральный паллидум); допаминергические волокна, спускающиеся из среднего мозга (из субстанции нигра и ядра А 10 в вентральной тегментальной области) для иннервации базальных ганглий; ядра таламуса, тесно связанные с базальными ганглиями; и сходным образом - области новой коры (моторные, сенсо-моторные и префронтальные участки), тесно связанные с базальными ганглиями. Эти структуры лучше всего рассматривать как образующие две тесно взаимосвязанные подсистемы (по данным Groves, 1983; Penney & Young, 1981, Swerdlow & Koob, 1987).

Выявлены отношения между не-лимбической корой (т.е. двигательными, сенсо-моторными и ассоциативными полями коры), каудато-путаменом (или дорзальным стриатумом), дорзальным бледным шаром и передним вентральным (VA) и вентральным латеральным ядрами таламуса и нисходящими из субстанции нигра допаминергическими проводящими путями. Для краткости мы будем называть этот набор структур "каудатной" двигательной системой, или "двигательной системой хвостатого ядра".

Точно так же взаимоотношения между лимбической корой (префронтальными и цингулятными ее областями), ядром аккумбенс (вентральный стриатум), вентральным бледным шаром (ventral globus pallidus), дорзомедиальным таламическим ядром и восходящей допаминергической проекцией из А 10; для краткости будем называть "прилегающей" ("accumbens") двигательной системой (двигательной системой прилегающего ядра). Важно, что прилегающее ядро (n. accumbens) получает проекции двух главных лимбических структур: субикулюма (станция выхода СГС) и амигдалы.

Как предлагают Свездлов и Куб (Swerdlow & Koob, 1987), двигательные системы хвостатого и прилегающего ядер можно рассматривать как составленные из трех взаимодействующих петель обратной связи: 1) кортико-таламо-кортикальная петля положительной обратной связи; 2) кортико-стриато-паллидо-таламо-кортикальная петля положительной обратной связи и 3) стриато-паллидо-тегмента-стриарная петля отрицательной обратной связи. "Тегмента" означает в этом словосочетании два допаминергических ядра, черную субстанцию (substantia nigra) или А10. Функция первой петли состоит в двойном возбуждении от коры в таламус и от таламуса к коре. Таким образом поддерживается поток импульсов, необходимый для совершения одного "шага" продолжающейся двигательной программы. Функция второй петли сложнее: кора

оказывает возбуждающее (глутоматергическое) действие на тормозящие эфферентные (GABA-эргические) окончания системы Spiny 1, находящейся в стриатуме. В свою очередь это должно тормозить деятельность (GABA-эргического) проводящего пути торможения из палидума в таламус, усиливая тем самым (через ослабление торможения) возбуждающее действие петли 1. Для приостановки этого реверберирующего возбуждающего действия, как предполагают Свердлов и Куб (1987), вступает в действие Петля 3. Возбуждение Spiny 1 GABA-эргического ответа стриатума снижает паллидальное GABA-эргическое торможение восходящего допаминергического входа в стриатум, который таким образом усиливается. Поскольку этот вход допаминов сам по себе является тормозящим, активность стриатума понижается, что, как предполагают Ивенден и Робинз (Evenden & Robins, 1983) и Оудис (Oades, 1985), может привести к переключению с одного паттерна на другой. Еще одна важная анатомо-физиологическая черта двигательных систем хвостатого и прилегающего ядер заключается в организации выходных нейронов системы Spiny 1 (Гровис (Groves), 1983). Они составляют около 96% от всей популяции нейронов полосатого тела. Поскольку к каждому нейрону Spiny 1 сходятся импульсы от множества кортикальных и таламических клеток, можно предположить, что эти нейроны "активизируются от совпадения во времени возбуждений, пришедших от различных источников" (Гроувис (Groves), 1983, p.116). Регистрация нейрональной активности, осуществленная на свободно передвигающихся приматах, проливает некоторый свет на природу этих источников. Как суммируют Роллз и Вильямс (Rolls & Williams, 1987, p.37), "деятельность нейронов хвостатого ядра, воспринимающих импульсы от ассоциативной коры, относится к стимулам внешней среды, сигнализирующим необходимость подготовиться или начать определенное поведение. Деятельность нейронов путамена, воспринимающих импульсы сенсомоторной коры, связана с движениями. Нейроны вентрального стриатума (включая прилегающие ядра), которые воспринимают импульсы от лимбических структур, таких, как амигдала и гиппокамп, реагируют на стимулы, вызывающие эмоции, или на новые стимулы."

Активность определенного подмножества нейронов Spiny 1 вызывается, таким образом, определенной комбинацией стимулов окружающей среды и образцов двигательных реакций. Описанные выше петли возбуждения (1 и 2) обеспечивают продолжение активности этого самого подмножества в течение некоторого времени. Далее, продолжительность такой активности обеспечивается отношениями между самими нейронами Spiny 1. Они организованы в форме латеральной тормозящей сети (lateral inhibitory network) так, что какой бы набор этих нейронов ни был активен в данный момент, он имеет тенденцию тормозить импульсы других таких же нейронов вне данного набора.

Остается рассмотреть, что же может представлять собой конкретный набор активных в данный момент клеток. Роллс (Rolls, 1986) и Роллс и Вильямс (Rolls & Williams, 1987) предложили, основываясь как на анатомии, так и на данных общей теории случайных ассоциативных сетей, интересный ответ. Они предлагают выделять активный набор нейронов не только в стриатуме, но и на всех уровнях кортико-таламо-паллидального среднего мозга. Эти авторы рассматривают нейроны, которые по причине своих связей получают импульсы как от (1) нейронов, отвечающих на признаки окружающей среды, связанные с подкреплением (т.е. с поощрением или избеганием наказания), так и (2) от других нейронов, дающих возбуждение, когда животное делает движение, воздействующее на данное подкрепление. Они показывают, каким образом нейроны могли бы сначала отвечать только на связку признака с движением, но при определенных условиях могли бы отвечать и на один только признак и участвовать таким образом в осуществлении адекватного движения в ответ на данный признак. Следовательно, конкретный набор нейронов, дающий разряд в определенное время, можно рассматривать

как (1) соответствующий шаг в целенаправленной двигательной программе и (2) как событие, выбранное для этой функции инструментальным подкреплением, опосредованным сетью данных нейронов.

Мы проследили различие между двигательными системами хвостатого ядра и прилегающего ядра анатомически, но еще не функционально. Для этого я поясню конкретнее функции системы прилегающего ядра. Эти функции могут быть (Грей и др., 1991) следующими: (1) переключение между шагами двигательной программы и (2) взаимодействие с СГС, контролирующей плавное протекание моторной программы в направлении поставленной цели.

Для двигательной программы, описанной нами выше, важен закономерный переход от одного шага к другому. "Закономерность" (orderliness) лучше всего определить в терминах пространственно-временного продвижения к подкреплению, или "цели", на которую программа была направлена, т.е. следующий шаг должен быть таков, чтобы эффективно приблизить субъекта к релевантной цели. Как такой шаг определяется?

В контексте теории обучения животных самый обыкновенный ответ на такой вопрос звучит в терминах градиента цели и побудительной (incentive) мотивации. В сущности такие теории основываются на следующих предпосылках: (1) стимулы, изначально не имеющие качества подкреплений, приобретают эти качества в результате павловского обусловливания; (2) степень, в которой условные стимулы наделены возможностями положительных подкреплений, есть прямая функция от их близости к изначальным безусловным стимулам; (3) если животное одновременно получает более чем одно безусловное подкрепление, то оно направляет свое поведение к тому, который имеет большую подкрепляющую силу. Эти послышки могут в принципе порождать поведение, максимизирующее положительное подкрепление (приближение к награде) и минимизирующее отрицательные подкрепления (избегание наказания) (Грей (Gray), 1975).

Если теперь мы будем руководствоваться этими понятиями в поисках тех средств, которые обеспечивают базальным ганглиям закономерный переход от одного шага двигательной программы к другому, то нам следует искать источник информации об отношениях между теми стимулами окружающей среды, которые изначально не являются подкреплением, с одной стороны, и первичным подкреплением, с другой. Группа Роллса, используя технику записи одиночных нейронов у свободно передвигающихся обезьян, представила серьезные свидетельства о таком источнике информации: это сигналы из амигдалы в прилегающее ядро. Обе эти структуры содержат нейроны, избирательно реагирующие на стимулы, связанные с подкреплением (Роллс и Вильямс (Rolls & Williams), 1987). Поэтому вполне достоверно предположение, что такая информация обеспечивает как начальное определение последовательности шагов, образующих целенаправленную двигательную программу, так и управление ходом этой программы. Этот постулат согласуется с рядом других данных (Роллс, 1986б; Грей, 1987), согласно которым амигдала участвует в образовании павловской условной связи стимул-реакция.

Однако это еще не все, что нужно для обеспечения перехода от одного шага двигательной программы к последующему. Точно так же, как необходимо выбрать и начать следующий шаг программы (функцию чего мы приписали сигналам из амигдалы в прилегающее ядро), необходимо рассмотреть и прекращение осуществляемого шага. Предполагается, что оно будет зависеть от обратной связи, обозначающей успех в достижении той подцели, на которую направлен данный шаг (подцель по преимуществу состоит в одном из вторично подкрепляющих стимулов). Исходя из предположения, детально развитого

Греем (1982), что именно СГС и осуществляет такую функцию сопоставления актуальных и ожидаемых результатов, можно приписать обеспечение этой обратной связи проекции из субикулюма в прилегающее ядро. Далее, учитывая необходимое соответствие между (1) ролью подкрепления в установлении порядковой последовательности шагов двигательной программы и (2) ролью контроля в определении того, достигнуты ли ожидаемые подцели, мы должны предположить значительную степень взаимного наложения проекций из субикулюма и амигдалы в прилегающее ядро. И действительно, из литературы известно, что обе проекции имеют наивысшую плотность в одном и том же месте в каудомедиальной области прилегающего ядра (Филлипсон и Гриффитс (Phillipson & Griffiths), 1985), но до сих пор нет информации об их взаимоотношении на ультраструктурном уровне.

Таковы основные блоки, понятийные и анатомические, для построения СПП. Исходные положения, на которых они основываются, можно суммировать следующим образом (см. рис.2):

1. Система хвостатого ядра через свою связь с сенсорной и двигательной корой кодирует каждый последующий шаг двигательной программы (для крысы, например, - повернуть в лабиринте налево, для человека - сказать следующее слово в предложении).
2. Система прилегающего ядра, действуя в паре с системой хвостатого ядра, обеспечивает переключение от предыдущего к следующему шагу двигательной программы.
3. Установление последовательности шагов двигательной программ, и обыкновенный ее запуск управляется проекцией амигдалы в прилегающее ядро; эта проекция передает информацию о связи признаков с подкреплениями (cue-reinforcement associations).
4. Септогиппокампальная система (рис.1) отвечает за проверку, совпадает ли действительный результат отдельного шага двигательной программы с ожидаемым результатом; эта информация передается в прилегающее ядро проекцией из субикулюма.
5. Деятельность перечисленных систем координируется префронтальными долями коры, действующими через взаимосвязь соответственно с (а) кортикальными компонентами системы хвостатого ядра, (б) - с прилегающим ядром, дорзомедиальным таламусом, амигдалой и (в) с энторинальной и поясной корой (рис.1).
6. Поддержка активности определенного типа поведения во множестве стриатальных, таламических и кортикальных нейронов осуществляется благодаря реверберирующему возбуждению в петлях 1 и 2, вместе с латеральным торможением в стриатуме. Эти образцы поведения периодически прерываются допаминергическими импульсами в стриатум на конце петли 3.
7. Продолжительность шага двигательной программы соответствует совместному действию в обеих двигательных системах - хвостатого и прилегающего ядер, петли 1-3. Квантование по времени координируется септогиппокампальной системой контроля и системой двигательного программирования базальных ганглий. Если принять предположения 6 и 7 и допустить, что время квантуется в СГС тета-ритмом (Grau, 1982a), "момент" которого длится 0.1 секунды, то такой же должна быть и продолжительность двигательного шага.

За дальнейшими подробностями этой модели отсылаем читателя к работе Грея и др. (1991). Не так много было проведено исследований, в которых бы эта модель СПП

соотносилась с человеческими эмоциями. Исходя из функции, приписываемой этой системе, мы можем предположить, что она лежит в основе состояний приятного предвосхищения, "надежды" (Маурер (Mowrer), 1960), подъема и счастья. Похоже, однако, что деятельность СПП лежит в основе "подъема", испытываемого теми, кто употребляет наркотики. Существуют надежные свидетельства того, что обычные положительные подкрепления, такие как еда или сексуально приемлемый представитель противоположного пола, вызывают освобождение допамина из нейронных терминалов А10 в прилегающем ядре. Это нейрохимическое действие близко соотносится с тем, что соответствует приближающему поведению (approach behaviour), также вызываемому этими стимулами (что по существу и определяет их как позитивные подкрепления). Важно также, что столь химически различные вещества, как героин, амфитомины и кокаин (Стюарт, де Вит и Эйкельбум (Stewart, de Wit & Eikelboom), 1984), алкоголь (Ди Кьяра и Императо (Di Chiara & Imperato), 1985) и никотин (Императо, Мулас и Ди Кьяра (Imperato, Mulas & Di Chiara), 1986; Митчелл, Брэзелл, Джозеф, Алавье и Грей (Mitchell, Brazell, Joseph, Alavijeh & Gray), 1989) действуют одинаково, также вызывая освобождение допамина в прилегающих ядрах, причем зачастую очень избирательно именно в этой области (Mitchell et al., 1989). Наконец, можно добавить, что животные выполняли работу, чтобы вызвать применение допамин-освобождающих препаратов, амфитомина в прилегающие ядра в экспериментах Хубеля, Гернандеса, МакЛина, Стэнли, Олисси, Глимчера и Марголина (Hoebel, Hernandez, McLean, Stanley, Aulissi, Glimcher & Margolin, 1981). Представляется вероятным, что мощное подкрепляющее действие наркотиков хотя бы отчасти объясняется их способностью освобождать допамин в прилегающем ядре и таким образом (конкретные детали этого процесса остаются неясными) активизировать СПП.

ЛИЧНОСТЬ

Нами постулированы три основных эмоциональных системы, каждая из которых - (1) определяется в терминах набора поведенческих входных-выходных взаимоотношений, в которых на вход подаются специфические подмножества подкрепляющих событий, и - (2) относится к деятельности определенной системы в мозгу. В случае двух из этих систем СТП и СПП анализ (умозрительный, конечно) был дополнен третьим, когнитивным уровнем, на котором нервной системе приписываются специфические функции переработки информации.

Теперь мы обратимся к отношению этих трех систем к темпераменту. Следует отметить, что в этом тексте я использую термины "темперамент" и "личность" как взаимозаменяемые; я обозначаю ими то, что остается от индивидуальных различий за вычетом общего интеллекта и специальных когнитивных характеристик вроде пространственного или вербального мышления.

Как было отмечено в вводной части статьи, мы исходим из того, что темперамент отражает индивидуальные различия в предрасположенности к эмоциям определенного типа. Мы теперь можем перефразировать это высказывание: темперамент отражает значение параметров (Gray, 1967), определяющих для отдельного индивидуума оперативные характеристики трех перечисленных нами эмоциональных систем по отдельности и в их взаимодействии друг с другом. Дальнейшее базовое предположение состоит в том, что основные измерения личности, выделяемые такими многомерными статистическими приемами, как факторный анализ (например, Eysenk & Eysenk, 1985; Zuckerman и др., 1988), порождены индивидуальными различиями именно этих параметрических величин. Хотя такие техники и способны определить число независимых источников вариации в какой-либо данной матрице корреляций (полученной, например,

из батарей опросников или еще какого-нибудь инструмента измерения личности), сами по себе они не могут установить такой локализации факторов, которая не была бы произвольна, и не могут описать источники этих вариаций. Поэтому нельзя принять, что какое-либо частное измерительное (dimensional) описание личности - например, экстраверсия-интроверсия (Е), нейротизм (Н) и психотизм (П) в системе Айзенка - содержит строгое соответствие (один к одному) между используемыми измерениями и фундаментальными системами эмоций.

Такие анализы личности, как, например, у Айзенка и Цукермана, начинаются с прямого измерения человеческих индивидуальных различий. Однако для этого используются тесты, отношение которых к лежащей в их основе эмоциональной системе неизвестно. Теперь представим, что мы идем другим путем и используем наше современное понимание мозговых эмоциональных систем для предсказания вероятной структуры человеческой личности. Тогда мы должны предположить, что будем наблюдать измерения личности, соответствующие индивидуальным различиям в функционировании каждой из трех эмоциональных систем. Другими словами, мы должны ожидать, что: (1) измерение личности, соответствующее индивидуальным различиям в работе СТП, будет соответствовать тревожности (Gray, 1982a); (2) измерение, соответствующее индивидуальным различиям в работе Б/УС, будет отражать склонность к агрессивно-защитному поведению; и (3) измерение, соответствующее индивидуальным различиям в работе СПП, вероятно, характеризуется значительной склонностью к поведению, мотивируемому позитивным подкреплением и сопровождающимся приятными эмоциями (надежды, счастья, подъема).

Наибольший успех с перенесением этих общих понятий в лабораторию был достигнут с понятием тревожности. Этому процессу помогало наличие хороших инструментов измерения тревожности как черты на человеческом уровне (например, Spence & Spence, 1966; Spielberger, 1976), а также тот факт, что место этой черты в общем трехмерном пространстве личности хорошо установлено. Так, в терминах Айзенковских осей высокая тревожность соответствует высокому Н, низкому Е и низкому П, хотя более всего этот вектор совпадает с осью Н. Данное соответствие позволило разработать серию тестов для того, чтобы сопоставить предсказания, вытекающие из теории Айзенка (например, 1981), с предсказаниями, выводимыми из модели СТП. Основные предсказания касались обучения и выполнения задач, в которых использовались как положительные, так и отрицательные подкрепления. Эти предсказания представлены на рисунке 3 (Gray, 1970).

Черта тревожности изображается на этом рисунке диагональю (из высокой Н-низкой Е в низкую Н-высокую Е), проходящей через Айзенковское 2-мерное пространство, определяемое Н и Е. В дополнение к этому постулировано существование второго теоретико-личностного измерения - импульсивности (ортогонального тревожности), которое отражает индивидуальные различия в деятельности СПП. Когда это предположение было выдвинуто впервые, оно не принимало в расчет ни третьего Айзенковского измерения, ни индивидуальных различий в системе Б/У. Поскольку до сих пор неясно, как осуществить необходимое увеличение количества измерений (хотя одно предложение было сделано - Gray, 1983), я не буду останавливаться на этом. Упрощенная 2-мерная модель имеет то преимущество, что выводы из теории Айзенка (1981) (которая проверена намного лучше всего остального, появившегося из прямого измерения человеческих индивидуальных различий) отчетливо отличаются от тех, что выведены из подхода эмоциональных систем.

Согласно Айзенку (1981), Айзенку & Айзенку (1985), интроверты должны были бы показывать лучшие по сравнению с экстравертами результаты в обучении и

обусловливания (conditioning) на низком уровне возбуждения; в том же случае, когда уровень возбуждения высок, отношения между E и скоростью обусловливания должны быть обратными. Эта гипотезы не учитывает различия в обусловливании и обучении, основанных соответственно на положительных ("возбуждающих", appetitive) или отрицательных ("отвращающих", aversive) подкреплениях. Гипотеза Грея, напротив, решающим образом зависит от последнего различения: она предсказывает, что при прочих равных условиях, исполнение и обучение для интровертов будет более успешным, если отрицательные подкрепления будут использоваться больше, чем положительные (ср. высоту смежных столбцов в каждой паре на рисунке 3). Отметим, что гипотеза Грея не может быть выведена из представления Айзенка о различии в уровне возбуждения, которое может быть связано с полярностью подкрепления. Следует предположить, что обычно отрицательное подкрепление более возбуждает, чем положительное, согласно Айзенку; это давало бы преимущество экстравертам. Однако гипотеза Грея предсказывает, что отрицательные подкрепления дают преимущества интровертам. Данные большого числа экспериментов с использованием различных методов, в которых эти предсказания проверялись, соответствуют, как оказалось, модели Грея (см. Грей, 1981 - обзор, а также Boddy и др., 1986; Gupta, 1984; Gupta & Gupta, 1984; Gupta & Shukla, в печати; Newman, 1987).

Результаты экспериментов такого типа очень воодушевляют. По крайней мере они показывают эвристическую ценность такого подхода. Однако не нужно их переоценивать. Они, конечно, не могут перевесить тот массив данных, на котором основывается теория экстраверсии-интроверсии Айзенка (1981) и который пока еще не может быть объяснен в рамках подхода эмоциональных систем. Необходимо тщательное эмпирическое исследование поведения при тех условиях, когда обе теории могли бы одновременно использоваться для предсказания о проверяемых процессах. Эксперименты такого типа (например, Gupta, 1984; Gupta & Gupta, 1984) могут позволить выяснить, сводится ли одна модель к другой или каждая верна в своей области приложения (возможно, вследствие того, что каждая отражает действие различных мозговых механизмов).

Одна из возможностей последнего типа состоит в том, что уровень возбуждения (ключевое понятие теории Айзенка, 1981) определяется относительным балансом СТП и СПП. Эта возможность вытекает из предположения, что при прочих равных условиях отрицательные подкрепления действуют сильнее положительных. Допустим, что в любой данной ситуации существует ряд актуальных и потенциальных подкрепляющих событий и что в среднем по ситуациям позитивные и негативные подкрепления приблизительно равны по частоте встречаемости и мощности. Тогда в среднем индивидуум, более чувствительный к негативным подкреплениям (т.е. интроверт), будет находиться в состоянии большего возбуждения, чем тот (экстраверт), кто относительно более чувствителен к положительным подкреплениям. Таким образом, будет возможно вывести основной постулат Айзенка (что интроверты находятся обычно на более высоком уровне возбуждения, чем экстраверты) из отношений между E , с одной стороны, и активностью СТП и СПП - с другой, как показано на рисунке 3.

Хотя это предположение, возможно, звучит правдоподобно, пока оно остается чисто умозрительным; ему не хватает детального теоретического анализа, не говоря уже об эмпирическом подкреплении. Но я уверен, что именно в этом направлении лежат наиболее обещающие пути исследования. Анализ темперамента сделает большой шаг вперед, если удастся правильно соотнести фундаментальные данные биологии типа тех, которым была посвящена данная статья, с огромным массивом информации о человеческих индивидуальных различиях, которые, хотя может быть и неплохо

описываются современными моделями личностных измерений, но все же с трудом могут быть напрямую сопоставлены с работой мозга.

ЛИТЕРАТУРА

Adams,D.B. Brain mechanisms of offence, defense and submission. Behavioral and Brain Sciences, 1979, 2, 201-241.

Amsel,A. Frustrative nonreward in partial reinforcement and discrimination learning: Some recent history and a theoretical extension. Psychological Review, 1962, 69, 306-328.

Berlyne,D.E. Conflict, arousal and curiosity. New York: McGraw-Hill, 1960.

Boddy,J., Carver,A. & Rowley,K. Effect of positive and negative verbal reinforcement on performance as a function of extraversion-introversion: Some tests of Gray's theory. Personality and Individual Differences, 1986, 7, 81-88.

Deutch,D.A. The structural basis of behaviour. Cambridge: Cambridge University Press, 1964.

Di Chiara,G. & Imperato,A. Ethanol preferentially stimulates dopamine release in the nucleus accumbens of freely moving rats. European Journal of Pharmacology, 1983, 80, 67-73.

Evenden,J.L. & Robbins,T.W. Increased response switching, preservation and preservative switching following d-amphetamine in the rat. Psychopharmacology, 1983, 80, 67-73.

Eysenk,H.J. (Ed.). A model of personality. New York: Springer, 1987.

Eysenk,H.J. & Eysenk,M.W. Personality and individual differences: A natural science approach. New York: Plenum, 1985.

Fowles,D. The three arousal model: Implication of Gray's two-factor learning theory for heart rate, electro-dermal activity and psychopathy. Psychophysiology, 1980, 17, 87-104.

Graeff,F.G. The anti aversive action of drugs. In: T.Thompson, P.B.Dews & J.Barrett (Eds.). Advances in Behavioral Pharmacology. Vol.6. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1987.

Gray,J.A. Disappointment and drugs in the rat. Advancement of Science, 1967, 23, 595-605.

Gray,J.A. The psychophysiological basis of introversion-extraversion. Behaviour Research and Therapy, 1970, 8, 249-266.

Gray,J.A. Learning theory, the conceptual nervous system and personality. In: V.D.Nebylitsyn & J.A.Gray (Eds.). The biological basis of individual behaviour. New York: Academic Press. 1972.

Gray,J.A. Elements of two-process theory of learning. London: Academic Press, 1975.

Gray,J.A. Drug effects on fear and frustration: Possible limbic site of action of minor tranquilizers. In: L.L.Iversen & S.D.Snyder (Eds.). Handbook of psycho-pharmacology. Vol.8. New York: Plenum, 1977.

Gray,J.A. A critique of Eysenk's theory. In: H.J.Eysenk (Ed.). A Model of Personality. New York: Springer. 1981.

- Gray,J.A. Neuropsychology of anxiety: An enquiry into the functions of septo-hypocampal system. *Behavioral and Brain Sciences*, 1982b, 5, 469-484.
- Gray,J.A. On mapping anxiety. *Behavioral and Brain Sciences*, 1982c, 5, 506-525.
- Gray,J.A. Where should we search for biologically based dimensions of personality? *Zeitschrift fur Differentielle und Diagnostische Psychologie*, 1983, 4, 165-176.
- Gray,J.A. The hippocampus as an interface between emotion and cognition. In: H.L.Roitblat, T.G. Bever & H.S.Terrace (Eds.). *Animal cognition*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 1984.
- Gray,J.A. Anxiety and the brain: Pigments aren't colour names. *Bulletin of the British Psychological Society*, 1985, 38, 299-300.
- Gray,J.A. *The psychology of fear and stress* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press, 1987.
- Gray,J.A., Feldon,J., Rawlins,J.N.P., Hemsley,D.R. & Smith,A.D. The neuropsychology of schizophrenia. *Behavioral and Brain Sciences*, 1991, 14, in press.
- Gray,J.A. & McNaughton,N. Comparison between the behavioral effects of septal and hippocampal lesions: A review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 1983, 7, 119-188.
- Groves,P.M. A theory of the functional organisation of the neostriatum and the neostriatal control of voluntary movement. *Brain Research Reviews*, 1983, 5, 109-123.
- Gupta,U. Phenobarbitone and the relationship between extraversion and reinforcement in verbal operant conditioning. *British Journal of Psychology*, 1984, 75, 201-206.
- Gupta,B.S.& Gupta,U. Dextroamphetomine and individual susceptibility to reinforcement in verbal operant conditioning. *British Journal of Psychology*, 1984, 75, 201-206.
- Gupta,S. & Shukla,A.P. Verbal operant conditioning as a function of extraversion and reinforcement. *British Journal of Psychology*, in press.
- Hebb,D.O.Drives and the CNS (conceptual nervous system). *Psychological Review*, 1955, 62, 243-259.
- Hoebel,B.G. Hernandez,L. McLean,S., Stanley,B.G., Aulissi,E.F., Glimcher,P., & Margolin,D. Catecholamines, enkephalin, and neurotensin in feeding and reward. In: B.G.Hoebel & D.Novin (Eds.). *The neural basis of feeding and reward*. Brunswick, GE: Haer Institute, 1981.
- Imperato,A. Mulas,A. & Di Chiara,G. Nicotine preferentially stimulates dopamine release in the limbic system of freely moving rats. *European Journal of Pharmacology*, 1986, 132, 337-338.
- Mathews,A. Anxiety and the the processing of threatening information. In: V.Hamilton, G.H.Bower & N.Frijda (Eds.). *Cognitive perspectives on emotion and motivation*. Dodrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988.
- Millenson,J.R. *Principles of behavioral analysis*. New York: Macmillan, 1967.

- Miller, N.E. Learnable drives and rewards. In: S.S. Stevens (Ed.). *Handbook of experimental psychology*, New York: Wiley, 1951.
- Mitchell, S.N., Brazell, M.P., Joseph, M.H., Alavijeh, M.S. & Gray, J.A. Regionally specific effects of acute and chronic nicotine on rates of catecholamine and indoleamine synthesis in rat brain. *European Journal of Pharmacology*, 1989, 167, 311-322.
- Mowrer, O.H. *Learning theory and behaviour*. New York: Wiley, 1960.
- Newman, J.P. Reaction to punishment in extraverts and psychopaths: Implications for the impulsive behaviour of disinhibited individuals. *Journal of Research in Personality*, 1987, 21, 464-480.
- Oades, R.D. The role of NA in tuning and DA in switching between signals in the CNS. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 1985, 9, 261-282.
- Olds, J. & Olds, M. Drives, rewards and the brain. In: F. Barron, W.C. Dement, W. Edwards, H. Lindmann, L.D. Phillips, J. Olds & M. Olds (Eds). *New directions in psychology*. Vol. 2. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1965.
- Penney, J.B. & Young, A.B. GABA as the pallidothalamic neuro-transmitter: Implications for basal ganglia function. *Brain Research*, 1981, 207, 195-199.
- Phillipson, O.T. & Griffiths, A.C. The topographical order of inputs to nucleus accumbens in the rat. *Neuroscience*, 1985, 16, 275-296.
- Reiman, E.M., Raichle, E.M., Butler, F.K., Herzovitch, P. & Robins, E. A focal brain abnormality in panic disorder, a severe form of anxiety. *Nature*, 1984, 310, 683-685.
- Rolls, E.T. Information representation, processing and storage in the brain: Analysis at the single neuron level. In: R. Ritter & S. Ritter (Eds). *Neural and molecular mechanisms of learning*. New York, Springer, 1986a.
- Rolls, E.T. A theory of emotion, and its application to understanding the neural basis of emotion. In: Y. Oomura (Ed.). *Emotions: Neural and chemical control*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, and Basel: Karger, 1986b.
- Rolls, E.T. & Williams, G.V. Sensory and movement-related neural activity in different regions of the primastriatum. In: J.S. Schneider & T.I. Kiskys (Eds). *Basal ganglia and behaviour: sensory aspects of motor functioning*. Bern: Hans Huber, 1987.
- Shapiro, S.K., Quay, H., Hogan, A. & Schwartz, K. Response perseveration and delayed responding in undersocialized aggressive conduct disorder. *Journal of Abnormal Psychology*, 1988, 97, 251-264.
- Spence, J.T., & Spence, K.W. The motivational components of manifest anxiety: Drive and drive stimuli. In: C.D. Spielberger (Ed.). *Anxiety and behaviour*. New York: Academic Press, 1966.
- Spielberger, C.D. The nature and measurement of anxiety. In: C.D. Spielberger & R. Diaz-Guerrero (Eds). *Cross-Cultural Anxiety*. Washington: Hemisphere, 1976.

Stewart,J., de Wit,H., & Eikelboom,R. Role of unconditioned and conditioned drugs effects in the self-administration of opiates and stimulants. *Psychological Review*, 1984, 91, 251-268.

Swerdlow,N.R. & Koob,G.F. Dopamine, schizophrenia, mania and depression: Toward a unified hypothesis of cortico-striato-pallido-thalamic function. *Behavioral and Brain Sciences*, 1987, 10, 215-217.

Zuckerman,M. Leaping up the phylogenetic scale in explaining anxiety: Perils and possibilities. *Behavioral and Brain Sciences*, 1982, 5, 505-506.

Zuckerman,M., Kuhlman,D.M. & Camac,C. What lies beyond E and N? Factor analyses of scales believed to measure basic dimensions of personality. *Journal of Personality and Social Psychology*, 1988, 54, 96-107.

Перевод Н.Алмаева