
Теоретико-эмпирические исследования

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ФЕНОТИПЫ ИНТЕЛЛЕКТА В КОНТЕКСТЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Т.М. МАРЮТИНА



Марютина Татьяна Михайловна — заведующая кафедрой Российского государственного гуманитарного университета, профессор Московского городского психолого-педагогического университета, доктор психологических наук, специалист по генетической психофизиологии. Имеет свыше 100 опубликованных работ. В 1999 г. награждена премией Правительства Российской Федерации в области образования за цикл исследований по теме «Отечественная психогенетика как область науки и учебная дисциплина».

Контакты: t.m.mariutina@rambler.ru

Резюме

При изучении механизмов, опосредствующих влияния генотипа на психометрический интеллект, важным является понятие промежуточного фенотипа (эндофенотипа). Показано, что в роли промежуточных фенотипов интеллекта могут выступать параметры вызванных потенциалов (ВП), которые рассматриваются как корреляты функционирования мозговых систем, участвующих в обработке зрительной информации. Анализ генетических корреляций свидетельствует об особой роли параметров ВП фронтальных зон коры больших полушарий при восприятии семантической информации. Параметры ВП в младшем школьном и подростковом возрастах могут быть использованы для прогноза показателей интеллекта в зрелости. Эффективность прогноза обнаруживает зависимость от параметра ВП, вида стимула, зоны регистрации и возраста испытуемых. Наличие генетических корреляций между параметрами ВП и показателями интеллекта свидетельствует о существовании общих генетических факторов, включенных в формирование межвозрастных межуровневых фенотипических связей различных показателей когнитивных функций индивидуальности.

Одним из наиболее значимых фактов, установленных в психогенетике в XX в., является генотипическая обусловленность показателей психометрического интеллекта. Обобщение множества эмпирических данных позволяет утверждать, что доля генетических влияний в наследуемости интеллекта колеблется от 40 до 60%, в среднем составляя 50% (Plomin et al., 1990). Парадокс заключается в том, что показатели интеллекта (как и другие психологические конструкты, изучаемые в психогенетике) не имеют очевидной связи с материальным субстратом и как таковые в генах не кодируются.

В связи с этим на первый план выдвигается вопрос о своеобразной природе психологических признаков и о тех механизмах, которые делают не только возможным, но и весьма ощутимым вклад генотипа в их вариативность. В отличие от соматических характеристик индивидуальности, психологические признаки можно квалифицировать как системные продукты деятельности ЦНС и организма в целом. В силу принципа эмерджентной причинности они опосредуются субъектной активностью человека и поэтому могут зависеть от контекста и характера психической деятельности человека. По утверждению И.В. Равич-Щербо с соавт.: «Феноменологически психологический признак представляет собой не материализованную структуру, а признак "событие", операцию, а не свойство» (Равич-Щербо и др., 1999).

Тем не менее неоспоримые на сегодняшний день материальные основы наследуемости психологических признаков требуют такой исследова-

тельской парадигмы, которая обеспечивала бы логически непротиворечивую интерпретацию влияния факторов генотипа на психику человека, во-первых, и открывала пути для экспериментального изучения этих влияний, во-вторых. Такой парадигмой в психологии является естественнонаучная, которая органически следует из принципа целостности человеческой индивидуальности. Согласно этому подходу, исследование роли генотипа в формировании психологических признаков целесообразно только с опорой на те физиологические функции и показатели, которые так или иначе участвуют в обеспечении функционирования психики.

Исследования таких признаков сформировали новое научное направление — генетическую психофизиологию. Одна из главных задач этой области — изучение взаимодействия факторов генотипа и среды в формировании физиологических систем организма, которые участвуют в обеспечении психической деятельности (Равич-Щербо и др., 1999; Ван Баал и др., 2001; Малых, 2004., Мешкова, 2004; Анохин, Веденяпин, 2006; и др.).

Представление о промежуточном фенотипе

В последнее время в генетике приобрели особое распространение понятия промежуточного фенотипа и/или эндофенотипа. Первоначально понятие эндофенотипа как характеристики, связанной с риском заболевания, но не являющейся его симптомом, использовалось в генетической психиатрии (Gottesman, Gould,

2003). Согласно И. Готтесману и Т. Гоулду, признак может рассматриваться как эндофенотип психического расстройства, если он отвечает следующим критериям. Эндофенотип ассоциирован с заболеванием на уровне популяции (1); это наследуемая черта (2); его проявление не зависит от степени выраженности болезни (3); внутри семей эндофенотип и болезнь cosegregируют (4); у непопавших родственников больного эндофенотип обнаруживается чаще, чем в общей популяции (5). При этом И. Готтесман и Т. Гоулд подчеркивали, что такие понятия, как промежуточный фенотип, должны использоваться для обозначения тех черт, которые не обязательно отражают генетические основы болезни, а могут быть проявлением других факторов, влияющих на возникновение и течение шизофрении.

В психогенетике отчетливой дифференциации этих понятий проведено не было. Более того, в одних источниках они фигурируют как синонимичные (De Geus et al., 2001). Согласно другим (Равич-Шербо, 2001), более предпочтительным является термин «промежуточный фенотип». В третьих используется термин «эндофенотип» (Мешкова, 2004; Анохин, Веденяпин, 2006). Хотя нельзя исключить некоторые нюансы, связанные с их дифференциацией, в настоящее время понятие эндофенотипа (как и понятие промежуточного фенотипа) включает любые проявления организма, регистрирующиеся на биохимическом, физиологическом, морфологическом уровнях, коррелирующие с поведенческими (психологическими) проявлениями. Эндофенотипы являют-

ся промежуточным звеном между действием гена и его проявлением на уровне поведения (Мешкова, 2004).

В общем виде были сформулированы представления о значении эндофенотипов в изучении генетических основ нормативной психической деятельности и критериях их выделения. Согласно де Геусу с соавт. (De Geus et al., 2001), нейрофизиологическая основа когнитивных функций базируется на комплексном взаимодействии целого ряда корковых и подкорковых структур мозга. Функционирование каждой из них может зависеть от своего собственного набора генов. Хотя изменчивость в работе каждого из генов ответственна за небольшую часть изменчивости когнитивных функций, в совокупности эта изменчивость может объяснить существенную долю вариативности выбранного для анализа эндофенотипа. Исследование возможно большего числа эндофенотипов и выявление их генетической изменчивости, в свою очередь, увеличит возможности локализации (и картирования) этих генов.

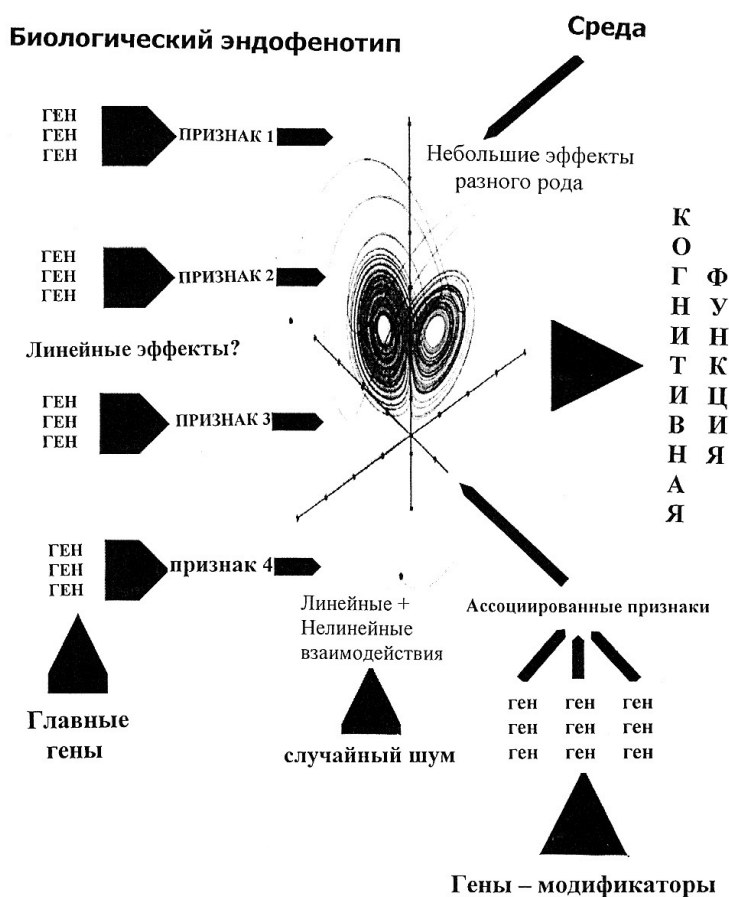
Последовательная локализация и идентификация генов когнитивных способностей посредством изучения генетических источников межиндивидуальной вариативности эндофенотипов представляет собой стратегию генетических исследований, конечная цель которых — воссоздание полного набора генов, объясняющих вариативность интеллекта. Иллюстрирует эти положения схема, представленная на рис. 1.

Функции и показатели, претендующие на роль эндофенотипов, должны отвечать определенным критериям. Они должны быть надежны и

Рис. 1

Схематическая иллюстрация сложности молекулярно-генетических влияний на когнитивную функцию

Главные гены, взаимодействуя с генами-модификаторами, случайным шумом и средовыми влияниями, формируют биологические эндофенотипы и в итоге – когнитивные фенотипы (по Winter, Goldman, 2003)



стабильны (1); наследуемы (2). Их параметры должны коррелировать с исследуемой когнитивной функцией или когнитивным признаком (3). Эндофенотип и когнитивная функция должны иметь общий генетический источник (генетическую корреляцию) (4). Наконец, статистическая связь между эндофенотипом и ког-

нитивной функцией должна быть теоретически обоснована (5).

Собственно генетическими среди перечисленных являются два критерия: наследуемость эндофенотипа (2) и наличие генетической корреляции между эндофенотипом и показателем интеллекта (4). Причем генетическая корреляция является наиболее

существенным критерием, потому что отражает степень совпадения (генетической общности) между генетическими компонентами вариативности сопоставляемых показателей. Именно генетическая корреляция позволяет говорить о наличии (или отсутствии, в зависимости от значения ее коэффициента) общей генетической основы в происхождении сравниваемых показателей.

Если первые четыре критерия имеют статистическое содержание и выражение, то последний призван дать теоретическое обоснование связи нейрофизиологического показателя и показателя интеллекта. Этот контекст формируется многочисленными исследованиями, направленными на поиск физиологических основ психики и поведения.

Какие же показатели и функции можно использовать в качестве «*промежуточных фенотипов*» или *эндофенотипов*? Наследуемость целого ряда различных промежуточных функций и показателей может иметь то или иное отношение к наследуемости показателей интеллекта и фактора *g* (De Geus et al., 2001; Winter, Goldman, 2003; и др.).

1. Морфологические особенности структур мозга

Благодаря применению методов томографии в сочетании с количественной оценкой получаемых изображений (морфометрией) стало доступным изучение индивидуальных особенностей как мозга в целом, так и отдельных его характеристик. Внутрипарное сопоставление количественных показателей у МЗ и ДЗ близнецов с применением статистического анализа, в частности структурного моделирования, открыло

возможность для количественной оценки вклада генотипа в межиндивидуальную вариативность получаемых таким путем характеристик мозга. Так, установлено, что показатели наследуемости объемов мозга в целом, отдельно серого и белого вещества, а также некоторых крупных образований мозга варьируют в диапазоне 0.80–0.95 (Pennington et al., 2000; Posthuma et al., 2000; Bare et al., 2001; White et al., 2002; Winter, Goldman, 2003; и др.).

Особый интерес представляют оценки наследуемости размеров отдельных структур мозга и, в первую очередь, тех, которые связаны с обеспечением психических функций. По данным Д. Гешвинда с соавт. (Geschwind et al., 2002), объемы корковых структур имеют большой генетический компонент. Показатель наследуемости в передних отделах коры колеблется от 0.41 до 0.66, причем аддитивная составляющая — от 0.40 до 0.56. Вместе с тем присутствуют влияния систематической среды (от 0.15 до 0.26) и индивидуальной среды (от 0.26 до 0.34). Показательно, что общая среда имеет приблизительно в два раза больший эффект в левом полушарии по сравнению с правым, что свидетельствует о меньшем генетическом контроле левого полушария.

Однако делать окончательные выводы о различиях в наследуемости отдельных структур мозга преждевременно. Наиболее надежными (воспроизводимыми в разных работах) являются данные о высокой наследуемости общего размера мозга. Поэтому закономерной выглядит попытка найти связь между размерами мозга и коэффициентом интеллекта (IQ).

Было установлено, что размеры мозга положительно коррелируют с показателями интеллекта (Willerman et al., 1991; Pennington et al., 2000). По последним данным эта корреляция составляет приблизительно 0.3. Важно подчеркнуть, что эта небольшая фенотипическая корреляция опосредуется генетическими влияниями (Posthuma et al., 2002). Иными словами, показатели интеллекта и объем мозга имеют общую генетическую основу.

Эмпирические данные о связи коэффициента интеллекта с размером мозга согласуются с получившей в последнее время распространение так называемой «миелиновой» гипотезой (Miller, 1994). Согласно этой гипотезе, более высокий интеллект связан с большими размерами мозга благодаря индивидуальным различиям в толщине миелиновой оболочки аксонов. Предполагается, что более толстая миелиновая оболочка, во-первых, обеспечивает более высокую скорость проведения импульсов по аксону, во-вторых, *препятствует вмешательству в процесс проведения нервного импульса посторонних сигналов со стороны других нейронов и проводящих путей*, тем самым повышая надежность передачи информации, что, в конечном счете, положительно влияет на уровень интеллекта.

2. Временные параметры функционирования ЦНС

Одним из главных «претендентов» на роль эндофенотипа является скорость обработки информации (Айзенк, 1995; Купер, 2000; Рийсдийк, Бумсма, 2001; Eysenck, 1985; Vernon, 1987; Miller, 1994; Posthuma et al., 2001; и др.). Предполагается, что некоторая часть индивидуаль-

ных различий в успешности выполнения интеллектуальных тестов объясняется *различиями в быстроте обработки поступающей информации*, и это не зависит от приобретенных человеком знаний или навыков. Таким образом, понятие *психической скорости* или *скорости выполнения умственных действий* (mental speed) приобретает роль фактора, объясняющего индивидуальные различия в когнитивном функционировании.

Экспериментальное подтверждение эти идеи нашли в целом ряде исследований, в которых в качестве коррелята интеллекта (и частично способа его измерения) рассматривалось *время выполнения простых заданий*. Исследование таких поведенческих показателей, как время реакции (reaction time) и время опознания (inspection time), выявили, во-первых, их наследственную обусловленность, во-вторых, их фенотипическую связь с показателями интеллекта. Она характеризовалась коэффициентами приблизительно 0.3 для времени реакции и 0.5 для времени опознания. В-третьих, было показано, что данная фенотипическая связь в значительной степени опосредуется общими генетическими влияниями (Лучиано с соавт., 2001; Baker et al., 1991; Luciano et al., 2001; Posthuma et al., 2001).

Наряду с поведенческими показателями для изучения индивидуальных различий в скорости обработки информации используются и физиологические показатели, в частности, скорость проведения нервного возбуждения. Первые эксперименты, направленные на оценку такой связи, проведенные П. Верноном, обнаружили значимую корреляцию

($r = 0.42-0.48$) между общими способностями и скоростью проведения нервного импульса. Однако повторные исследования не дали столь высоких величин корреляций (Купер, 2000). Например, в датском исследовании близнецов, проведенном двукратно в возрасте испытуемых 16 и 18 лет, сопоставлялись показатели скорости периферического проведения возбуждения и показатели интеллекта. Была установлена высокая наследуемость как скорости периферического проведения возбуждения (65–81%), так и показателей интеллекта (77–66%). Небольшая по величине, но значимая корреляция между скоростью проведения возбуждения и показателем интеллекта (0.15) была установлена только в возрасте 18 лет, но она полностью определялась генетическими факторами. Авторы допускают, что скорость проведения в периферических нервных волокнах и скорость проведения нервных импульсов в центральных структурах имеют разные источники генетического контроля, и их вклады в вариативность показателя интеллекта могут различаться (Рийсдейк, Бумсма, 2001).

Изучение скорости проведения возбуждения в ЦНС осуществляют с помощью других методов. Для этого используют регистрацию сенсорных вызванных потенциалов и событийно-связанных потенциалов. Анализируют в первую очередь латентные периоды (ЛП) ответов на разные стимулы в ситуациях, предполагающих принятие испытуемым решения. Предполагается, что у испытуемых с высокими значениями интеллекта обработка информации происходит быстрее и, следовательно,

но, ЛП вызванных потенциалов должны быть короче. Это предположение неоднократно подтверждалось в исследованиях вызванных потенциалов (ВП) на вспышки света, начиная еще с 60-х годов XX в. (Callaway, 1976). Более детально эти вопросы будут рассмотрены ниже.

3. Электрофизиологические показатели функционирования ЦНС

Методы регистрации электроэнцефалограммы (ЭЭГ) и ВП позволяют зарегистрировать активность отдельных зон коры больших полушарий, оценить индивидуальную специфичность этой активности как качественно, так и количественно, а также применить к полученным результатам генетико-статистический анализ. Исследования роли генотипа в изменчивости ЭЭГ, в большинстве случаев выполненные методом близнецов, свидетельствуют о значительном влиянии наследственных факторов на общий рисунок и отдельные параметры ЭЭГ. Использование автоматического спектрального анализа ЭЭГ позволяет выявить высокую степень влияния генотипа на изменчивость всех частотных составляющих ЭЭГ и их когерентность (Van Beijsterveldt et al., 1998; см. обзор в: Анохин, Веденяпин, 2006).

При анализе спектрального состава ЭЭГ показано влияние генотипа на все составляющие спектра, но параметры альфа-ритма имеют наиболее высокую наследуемость по сравнению с дельта- и тета-диапазонами (Smith et al., 2005). Метаанализ 11 исследований спектральной мощности и 5 исследований частоты альфа-ритма (всего проанализировано 44 работы) показал, что в среднем наследуемость для спектральной мощности

альфа-ритма равна 0.79, а для его частоты — 0.81 (Van Beijsterveldt, Van Baal, 2002).

На этом фоне закономерной выглядит попытка связать частоту альфа-ритма с показателями интеллекта и установить меру генетической общности между этими генотипически обусловленными показателями. Однако первые исследования такого рода не дали положительного результата (Posthuma et al., 2001).

Иную картину в этом плане дает изучение вызванных и событийно-связанных потенциалов (ССП). С одной стороны, установлено, что такие показатели ВП, как волновая форма, отражающая пространственно-временное распределение активных генераторов электрической активности, латентные периоды, характеризующие время распространения возбуждения в ЦНС, и амплитуды, представляющие число активно работающих генераторов и меру их согласованности, в той или иной степени контролируются генотипом (Равич-Щербо с соавт., 1999; и др.).

Особое место в этом ряду занимает изучение компонента П300, в частности, в рамках «oddball paradigm». Эта парадигма позволяет исследовать физиологические механизмы различных аспектов когнитивного функционирования (Анохин, Веденяпин, 2006). Изучению генетической обусловленности параметров этого компонента посвящен целый ряд исследований (Van Beijsterveldt et al., 1997; Katsanis et al., 1997; Wright et al., 2001; Van Beijsterveldt, van Baal, 2002; и др.). Обобщение данных пяти исследований позволило получить усредненные значения показателей наследуемости. Метана-

следуемость составляет 60% для амплитуды и 51% для латентного периода данного компонента (Van Beijsterveldt, van Baal, 2002).

С другой стороны, установлено, что некоторые параметры ВП и ССП обнаруживают довольно тесные связи с показателями интеллекта (Айзенк, 1995; Callaway, 1976; Eysenck, 1985; Barret, Eysenck, 1994; Deary, Caryl, 1997; и др.) В этом контексте была сформулирована гипотеза нейрональной эффективности, которая предполагает, что «биологически эффективные» индивиды обрабатывают информацию быстрее, поэтому они должны иметь более короткие временные параметры (латентности) компонентов ВП. Кроме временных характеристик, для сопоставления с показателями IQ привлекаются и многие другие параметры ВП: различные варианты амплитудных оценок, вариативность, асимметрия. Согласно представлениям Г. Айзенка, большое значение для интеллекта имеет точность передачи информации через синапсы.

Предполагается, что при обработке информации на уровне синапсов в коре мозга могут возникать ошибки. Чем больше число таких ошибок продуцирует индивид, тем ниже показатели его интеллекта. Количественно оценить число этих ошибок невозможно, но они проявляются в индивидуальных особенностях конфигурации ВП. Индивиды, безошибочно обрабатывающие информацию, должны продуцировать высокоамплитудные и имеющие сложную форму ВП, т. е. с дополнительными пиками и колебаниями. ВП упрощенной формы характерны для индивидов с низкими показателями

интеллекта. Эти предположения получили статистическое подтверждение при сопоставлении ВП и показателей интеллекта по тестам Векслера и Равена.

Таким образом, есть основания утверждать, что эффективность передачи информации на нейронном уровне определяется двумя параметрами: скоростью и точностью (безошибочностью).

Экспериментально было также установлено, что индивиды с более высоким интеллектом в ответах на неожиданные стимулы продуцируют более высокоамплитудные волновые формы, чем в ответах на ожидаемые стимулы (Polich, Martin, 1992; Van Beijsterveldt, 2001; Wright, 2001).

Таким образом, некоторые параметры ВП могут выполнять функции промежуточных фенотипов для психометрического интеллекта. Для проверки этого предположения необходимо получить фенотипические и генетические корреляции показателей интеллекта и характеристик вызванных потенциалов. Экспериментальная часть данной статьи посвящена решению этой проблемы.

Амплитудно-временные и топографические характеристики ВП как промежуточные фенотипы интеллекта

Очевидно, что промежуточными фенотипами для психометрического интеллекта могут служить те характеристики ВП, которые, во-первых, коррелируют с показателями интеллекта и, во-вторых, имеют с ними общую генетическую основу (генетическую корреляцию). Несмотря на некоторую противоречивость данных

такого рода, в качестве рабочей гипотезы можно принять, что высокие показатели интеллекта статистически достоверно связаны с короткими латентностями, большими амплитудами и низкой вариативностью ВП.

Исследование влияния генотипа и среды на формирование этих связей и, в частности, выделение генетической составляющей фенотипической ковариации показателей ВП и интеллекта дают возможность определить круг нейрофизиологических факторов, имеющих общую генетическую основу с показателями интеллекта. Классификация этих факторов может идти по трем направлениям: специфика зоны регистрации ВП, тип показателя ВП, особенности стимула и/или ситуации, в которой регистрируются ВП.

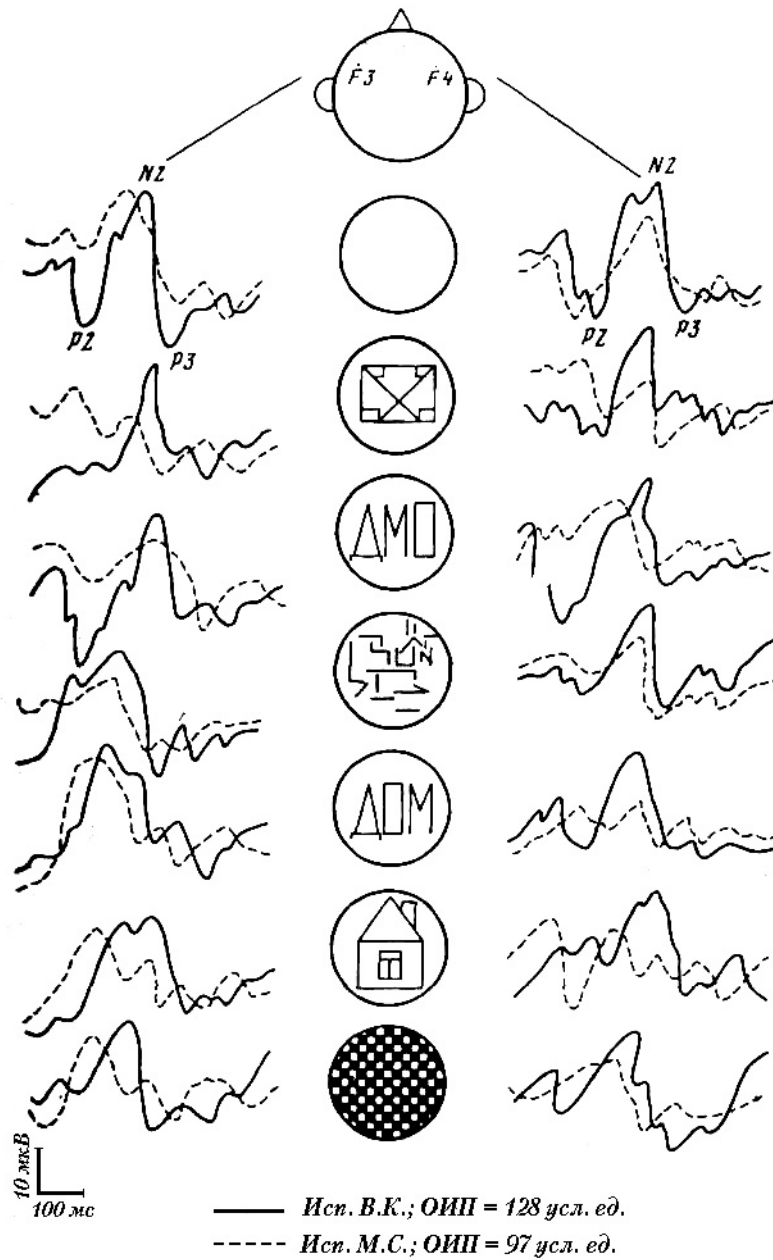
В нашем исследовании у 15 пар монозиготных (МЗ) и 12 пар однополых дизиготных (ДЗ) близнецов 18–25 лет с помощью адаптированного варианта методики Векслера (WAIS) были получены интеллектуальные показатели: вербальный (ВИП), невербальный (НИП) и общий (ОИП).

У них же зарегистрированы ВП на семь вариантов стимулов (рис. 2). По порядку предъявления это были: вспышка с угловым размером светового пятна 5° (1); симметричная геометрическая фигура без названия (2); комбинация букв ДМО (3); хаотичский набор элементов, из которых складывалось изображение дома (4); слово «дом» (5); рисунок дома (6); шахматное поле с ячейкой 20' (7).

Стимулы, выполненные светлыми штриховыми линиями на черном фоне, предъявлялись бинокулярно сериями по 25–30 в каждой на

Рис. 2

Вызванные потенциалы левой (F3) и правой (F4) фронтальных зон у испытуемых с различным уровнем интеллектуального развития



черный экран с помощью проектора КОДАК. Освещенность у экрана для всех стимулов составляла 10 лк, расстояние до экрана — 90 см. Время экспозиции и паузы варьировали в пределах 1 и 5 с соответственно. Интервалы между сериями составляли 3–5 мин.

Регистрацию ВП проводили на электроэнцефалографе МЕ-175Е фирмы «Нихон Кохден» (Япония) и магнитографе «ТЕАК» Р-250 (Япония); усреднение ВП проводили с помощью компьютера «АТАК-350» (Япония). ВП регистрировали монополярно из шести зон (*Oz*, *Cz*, *T5*, *T6*, *F3*, *F4* по системе «10–20»). Референтным служил объединенный ушной электрод. В *Oz* выделяли компоненты ВП: *N0*, *P1*, *N1*, *P2*, *N2*, *P3* со средними латентностями соответственно 60, 90, 120, 150, 200, 250 мс. В ассоциативных зонах выделяли компоненты *P2*, *N2*, *P3*. Подсчитывали латентности и амплитуды от пика до пика. Для латентностей и амплитуд ВП проведен сравнительный анализ фенотипических и генетических корреляций.

Фенотипические корреляции вычисляли как межклассовые корреляции Пирсона на материале ВП в группах испытуемых, скомплектованных из выборок МЗ- и ДЗ-близнецов следующим образом. Первая группа включала первого партнера из пар МЗ и ДЗ, вторая группа — второго партнера. Полученные в этих группах коэффициенты корреляции усредняли с помощью Z-преобразования. В качестве размера выборки брали число пар МЗ- и ДЗ-близнецов: оно равно 27. Формула для вычисления генетических корреляций (Марютина, Трубников, 1994):

$$r_{gij} = \frac{1/2(r_{Rij} + r_{Rji})}{\sqrt{r_{Rii} r_{Rjj}}},$$

где r_{Rij} , r_{Rji} — коэффициент корреляции между i (признаком одного партнера) и j (признаком второго партнера); r_{Rii} , r_{Rjj} — коэффициенты корреляции между одноименными признаками двух партнеров.

Среднюю генетическую корреляцию получали по формуле:

$$r_g = \frac{r_{g(M3)} / S^2 r_{g(M3)} + r_{g(D3)} / S^2 r_{g(D3)}}{\frac{1}{S^2 r_{g(M3)}} + \frac{1}{S^2 r_{g(D3)}}},$$

где r_g — коэффициент генетической корреляции; Sr_g — ошибка коэффициента генетической корреляции.

Результаты исследования

Учитывая, что анализировались фенотипические и генетические корреляции 252 показателей ВП, целесообразно охарактеризовать общую картину распределения высоких коэффициентов корреляции для всей совокупности показателей.

Установлено, что фенотипические корреляции показателей ВП и интеллекта в большинстве случаев не достигают уровня значимости. Частичное исключение составляют параметры ВП передних отделов коры (*Cz*, *F3*, *F4*): 28% коэффициентов корреляции, полученных для ВП каждой из этих зон, достигают однопроцентного уровня значимости. Для задних отделов коры (*Oz*, *T5*, *T6*) значимы только 2%, 5% и 3% случаев корреляций соответственно.

Рассмотрим соотношение фенотипических и генетических корреляций по зонам регистрации.

Затылочная зона. Фенотипические корреляции показателей ВП и интеллекта, как правило, статистически незначимы. Коэффициенты генетических корреляций латентностей ВП и показателей интеллекта не превосходят 0.2–0.3.

Для амплитуд уровень генетических корреляций во многих случаях превосходит уровень соответствующих фенотипических. Наиболее иллюстративен в этом плане ответ на слово «дом», где при низком уровне фенотипических корреляций по амплитуде $A3$ (от пика $N2$ до пика $P3$) соответствующие генетические корреляции с показателями ВИП и ОИП достигают 0.94 и 0.89. Генетические корреляции, свидетельствующие о наличии по крайней мере половины общих генов, были получены также и для других амплитуд: $A1$ (от пика $N1$ до пика $P2$) в ответе на буквосочетание «ДМО», слово «дом», рисунок дома; $A2$ (от пика $P2$ до пика $N2$) в ответе на «ДМО» и шахматное поле; $A3$ в ответе на «ДМО». При этом есть отчетливые межстимульные различия: наиболее высокие генетические корреляции характерны для ответа на слово «дом», «ДМО», наиболее низкие — для ВП на вспышку.

Височные зоны. Фенотипические корреляции латентностей ВП в $T5$ незначимы. Фенотипические корреляции амплитуд несколько выше и достигают 5% уровня статистической значимости в ответе на стимул «ДМО». При анализе генетических корреляций выявляется интересный факт. По сравнению с Oz здесь выше

генетические корреляции для латентностей ВП, причем наблюдаются отчетливые межстимульные различия. Сравнительно высокие генетические корреляции характерны для латентностей ВП на геометрическую фигуру (компонент $N2$), стимул «ДМО» (компоненты $N2$ и $P3$), слово «дом» (компонент $P2$). Их значения варьируют в диапазоне от 0.38 до 0.69.

Генетические корреляции амплитуд таковы, что для большинства ответов есть все основания говорить о генотипическом опосредствовании связей, существующих между амплитудами ВП в $T5$ и показателями интеллекта. Для стимулов «ДМО» и «дом» генетическая общность показателей интеллекта и амплитуды $A2$ особенно высока (0.66–0.80). По контрасту с этим выделяются корреляции обеих амплитуд в ответе на шахматное поле: те и другие корреляции свидетельствуют об отсутствии связей между этими параметрами ВП и показателями интеллекта.

В зоне $T6$ имеет место другая картина, все фенотипические корреляции для латентностей незначимы; для амплитуд аналогичные корреляции несколько выше: они находятся в пределах от 0.15 до 0.44, достигая в ряде случаев статистической значимости (ВП на стимулы «ДМО» и набор элементов). По величине генетических корреляций для латентностей выделяются ответы на вспышку, слово «дом», рисунок дома и шахматное поле. Во всех указанных случаях генетические корреляции свидетельствуют о существовании достаточно высокой генетической общности (r_g от 0.48 до 0.95). Для амплитуд генетические корреляции для всех

видов стимулов колеблются в диапазоне от 0.31 до 0.50, предполагая наличие соответствующей этому общей генетической основы.

Зона вертекса. Фенотипические корреляции латентностей ВП и показателей интеллекта здесь статистически незначимы. Соответствующие им генетические корреляции также в основном невелики. В то же время для амплитуд результаты выглядят иначе. Во-первых, статистически достоверно большинство коэффициентов корреляции, связывающих амплитуды *A2* и особенно *A3* со всеми показателями интеллекта, причем уровень связи достаточно высок, составляя в среднем 0.4–0.5, а в отдельных случаях достигая 0.62 ($p < 0.01$). Существенно, что эти фенотипические связи в основном опосредуются генотипом. Соответствующие генетические корреляции, за единичными исключениями, стабильно высоки (от 0.55 до 0.99). Межстимульные различия в величине фенотипических и генетических корреляций не выявлены. Те и другие приблизительно одинаковы для всех стимулов.

Фронтальные зоны. В левом полушарии все фенотипические корреляции латентностей ВП незначимы, для амплитуд *A2* и в большей степени *A3*, напротив, аналогичные корреляции в большинстве случаев статистически значимы (на одно- и пятипроцентном уровне).

Генетические корреляции для латентностей ВП в *F3* малочисленны. Генетические корреляции амплитуд, напротив, свидетельствуют о том, что роль генотипа в их фенотипических связях с показателями интеллекта весьма значительна. Причем

для обеих амплитуд *A2* и *A3* генетические корреляции таковы, что можно предполагать наличие общей генетической основы. Они варьируют в широком диапазоне, в среднем составляя 0.56. Межстимульные различия не выделены, однако для амплитуды *A3* уровень генетических корреляций выше по всем стимулам, кроме вспышки.

В правом полушарии фенотипические корреляции латентностей ВП и показателей интеллекта также незначимы, при этом около 80% из них отрицательны, но в лучшем случае не превышают -0.28 . Генетические корреляции латентностей ВП варьируют в диапазоне от 0.05 до 0.55, лишь эпизодически указывая на существование общей генетической основы, например, для латентности компонента *P3* в ответе на рисунок дома и показателя НИП ($r_G = 0.79$). Генетические корреляции амплитуд, напротив, свидетельствуют о существовании общей генетической основы в межиндивидуальной изменчивости показателей интеллекта и амплитуд ВП. Они находятся в пределах от 0.29 до 1.00, в среднем составляя 0.57. Есть и межстимульные различия: по амплитуде *A2* минимальные генетические корреляции были получены для ВП на шахматное поле, по амплитуде *A3* — для ВП на вспышку и шахматное поле.

Что же именно отражают генетические корреляции между электрофизиологическими и психологическими показателями?

Как говорилось выше, генетические корреляции свидетельствуют о существовании общей системы генов, определяющих коварирующие признаки. Поскольку психологические

особенности как таковые не могут быть закодированы в генах, генотип может влиять на поведение только через морфофункциональный уровень организации.

В связи с этим можно лишь утверждать следующее. Генетические корреляции между физиологическими и психологическими показателями говорят о наличии общей системы генов, которые детерминируют и *собственно нейрофизиологический фенотип*, и *некоторую латентную физиологическую переменную*, которая включена в психологический фенотип. Задача состоит в том, чтобы идентифицировать *этот промежуточный фенотип* (Равич-Щербо, 2001). Судя по приведенным выше данным, к числу промежуточных фенотипов можно отнести временные (скорость) и пространственные (топография) характеристики переработки информации в ЦНС.

Можно полагать также, что нейрофизиологический фактор, который отражается в амплитуде компонентов ВП и лежит в основе высокой фенотипической и генетической коррелируемости этих показателей ВП фронтальных зон с показателями интеллекта — это активация, необходимый уровень которой, как известно, требуется для полноценного когнитивного функционирования (Хомская, 1972).

В качестве еще одного фактора может также действовать локальная корковая активация, которая выступает как условие и индикатор участия той или иной мозговой структуры в психофизиологическом процессе. Амплитуда ВП, точнее, ее изменение в определенных пределах рассматривается как один из показа-

телей локальной активации. При этом связь амплитуды ВП с показателями интеллекта будет тем сильнее, чем более адекватно отражает данный параметр нейрофизиологическую основу когнитивного функционирования. С этих позиций следует ожидать, что информационная специфика стимула может определенным образом влиять на характер и тесноту связей, существующих между амплитудными параметрами ВП и отдельными показателями интеллекта.

Данное предположение находит подтверждение в нашем материале. Особенно наглядно это выступает в каудальном отделе, где значимые корреляции имеют эпизодический характер и фиксируются в Oz для параметров ВП на геометрическую фигуру и слово «дом», в $T5$ и $T6$ соответственно на «ДМО» и набор элементов. Во фронтальном отделе эта тенденция проявляется в меньшем числе значимых коэффициентов корреляции для ВП на простые стимулы: вспышку и шахматное поле.

Итак, корреляционные связи показателей ВП и интеллекта зависят от информационной специфики стимула и оказываются более выраженными для стимулов, имеющих неоднозначную семантику. Известно, что более половины межиндивидуальной вариативности показателей интеллекта определяется генотипом. Очевидно, что генотипическая детерминация этой части вариативности опосредуется нейрофизиологическими факторами, и эти факторы должны быть включены в обеспечение когнитивного функционирования. В связи с этим логично ожидать, что генетическая коррелируемость

показателей ВП и интеллекта также должна зависть от информационной специфики стимула и будет выше для ответов на семантические стимулы. Наши данные подтверждают это предположение с одним неожиданным результатом. Генетические корреляции показателей ВП и интеллекта в большинстве случаев оказываются больше, чем фенотипические корреляции, т. е. роль генотипа в коррелируемости показателей ВП и интеллекта оказывается намного больше, чем это можно было бы предполагать при анализе только фенотипических корреляций.

В целом эти факты адекватно вписываются в концепцию о трех функциональных блоках Л.Р. Лурии и современных представлений о роли префронтальных областей в обеспечении когнитивной деятельности (Winter, Goldman, 2003). Роль каудальных отделов мозга как условного «приемника и хранилища» информации, по-видимому, определяет относительно невысокие фенотипические корреляции параметров соответствующих ВП и показателей интеллекта. Как известно, одной из основных функций интеллекта является обеспечение активной адаптации. Очевидно, что в реализации этой функции главным является умение использовать информацию в контексте текущих задач, в процессе построения и реализации программ поведения. Данная функция принадлежит фронтальным зонам, видимо, поэтому столь значительны фенотипические и генетические корреляции индикаторов степени их активации, амплитуд ВП и показателей интеллекта. Кроме того, тесная связь фронтальных зон с подкорковыми структура-

ми, обеспечивающими регуляцию коркового активационного процесса, по-видимому, в значительной степени определяет и высокую долю генотипической компоненты в межиндивидуальной изменчивости индикаторов их функционирования (ВП), а также высокую степень генетической общности этих индикаторов с показателями интеллекта.

Роль генотипа в обеспечении преемственности межуровневых связей в процессе развития

В современной психогенетике вопрос о роли генотипа в межиндивидуальной вариативности любого психологического признака, в первую очередь интеллекта, решается в контексте его онтогенетического развития (Равич-Щербо с соавт., 1999; Plomin et al., 1990). В лонгитюдных исследованиях установлено, что показатели интеллекта обладают достаточно высокой онтогенетической стабильностью. Кроме того, в младенчестве выявлены психологические характеристики, которые обладают прогностической валидностью по отношению к оценке интеллекта в более позднем возрасте (Равич-Щербо с соавт., 1996).

На этом фоне мало исследованным остается прогностическое значение психофизиологических показателей. Между тем современные представления о структуре индивидуальности позволяют поставить вопрос о существовании преемственности процессов биологического созревания и психического развития и роли факторов генотипа в этом процессе.

В контексте теории интегральной индивидуальности (Б.Г. Ананьев,

В.С. Мерлин, Б.Ф. Ломов, В.Д. Небылицын, Б.М. Теплов, Э.А. Голубева, В.М. Русалов, А.И. Крупнов, И.В. Равич-Щербо и др.) принципиально важным является положение о разнообразии связей, существующих между разными уровнями в ее структуре, которые могут функционировать по принципу координации и субординации (Б.Г. Ананьев, Б.Ф. Ломов, В.С. Мерлин и др.). Из этого следует, что между психологическими и психофизиологическими показателями когнитивного функционирования должны существовать прямые и обратные связи, обеспечивающие целостность и индивидуальное своеобразие когнитивной сферы человека на всем протяжении жизни.

Исходя из этого, можно полагать, что психофизиологические механизмы переработки информации на ранних этапах онтогенеза могут оказывать существенное влияние на развитие интеллекта и его показатели в зрелости. Цель данного исследования, выполненного нами совместно с А.Г. Замахиным (Марютина, Замахин, 1999; Замахин, 2004), — проанализировать природу связей между показателями зрелого интеллекта и параметрами вызванных потенциалов в младшем школьном и подростковом возрастах и определить роль генотипа в их формировании.

Целостность индивидуальности и преемственность ее формирования обеспечивает наличие взаимосвязей между разными уровнями ее структуры на протяжении достаточно длительных периодов онтогенеза и при переходе с одной возрастной стадии на другую. В силу преемственности процессов психофизиологического

созревания и психического развития интеллект как интегральная когнитивная характеристика, отличающаяся высоким уровнем онтогенетической стабильности, должен обнаруживать межвозрастные связи с психофизиологическими показателями когнитивных функций на разных этапах онтогенеза. Иными словами, параметры вызванных потенциалов, выступающие как промежуточные фенотипы интеллекта, могут обладать прогностическими свойствами по отношению к интеллекту не только в момент непосредственного исследования, но и в перспективе его развития.

По этой причине психофизиологические механизмы переработки информации, складывающиеся в младшем школьном и подростковом возрастах, могут оказывать существенное влияние на развитие интеллекта и его показатели в зрелости. Причем интенсивность взаимосвязей между психофизиологическими признаками и когнитивными характеристиками должна иметь контекстно-ориентированный характер. Из этого следует, что эффективность построения межвозрастного прогноза интеллектуальных характеристик зависит от используемых для анализа параметров вызванных потенциалов, вида стимула, зоны регистрации и возраста.

Выделение общей генетической основы межвозрастных корреляционных связей параметров вызванной активности, зарегистрированной на ранних этапах онтогенеза, и индикаторов интеллектуального развития во взрослом возрасте создает предпосылки для решения вопроса о путях трансляции генетических влияний

на формирование индивидуально-психологических особенностей когнитивной сферы человека.

Индивидуальные особенности когнитивного функционирования различных мозговых систем, обозначаемые как эндофенотипы, выступают в данном случае в роли «черного ящика» между отдельными генами (или их совокупностями) и когнитивными способностями. Предполагается, что посредством эндофенотипов осуществляется избирательная трансляция генотипических влияний на более высокие когнитивные уровни (De Geus et al., 2001).

В то же время вызванные потенциалы демонстрируют закономерную динамику созревания в онтогенезе, которая согласуется с возрастными закономерностями психического развития (Физиология развития ребенка, 2000). Тот факт, что вызванные потенциалы отражают возрастные особенности работы мозговых систем переработки информации, дает основание искать взаимосвязь между параметрами ВП, зарегистрированными в разных возрастах, и показателями зрелого интеллекта и, таким образом, установить психофизиологические предпосылки интеллекта в онтогенезе.

Экспериментальный материал и описание методик исследования

Основу работы составляют данные регистрации зрительных вызванных потенциалов (ВП) у моно- и дизиготных близнецов (МЗ, ДЗ) в возрасте 8 и 11 лет в период с 1985 г. по 1989 г., а также результаты тестирования интеллекта тех же близнецов в возрасте 21–24 года (средний

возраст — 22 года 8 мес.) по тесту Векслера (в адаптации Филимоненко, Тимофеева, 1995).

В детском возрасте в младшую группу входили по 20 пар МЗ и однополых ДЗ близнецов 8–9 лет (средний возраст 8 лет 6 мес.), в подростковую группу — 26 пар МЗ и 24 пары ДЗ близнецов 10–12 лет (средний возраст 11 лет 2 мес.). У всех близнецов в идентичных условиях были зарегистрированы зрительные потенциалы (ВП) на семь видов стимулов. Стимулы, условия опыта, регистрации вызванных потенциалов и их обработки полностью соответствуют тем, в которых проводилось исследование вызванных потенциалов взрослых близнецов (см. предыдущий раздел).

Анализ изменений ВП на разные виды стимулов проводился в каждой зоне для выделенных компонентов отдельно по двум параметрам: латентному периоду и амплитуде. Латентные периоды подсчитывались от начала стимуляции до пика компонента (в мсек), амплитуды измерялись от пика до пика (в мкВ).

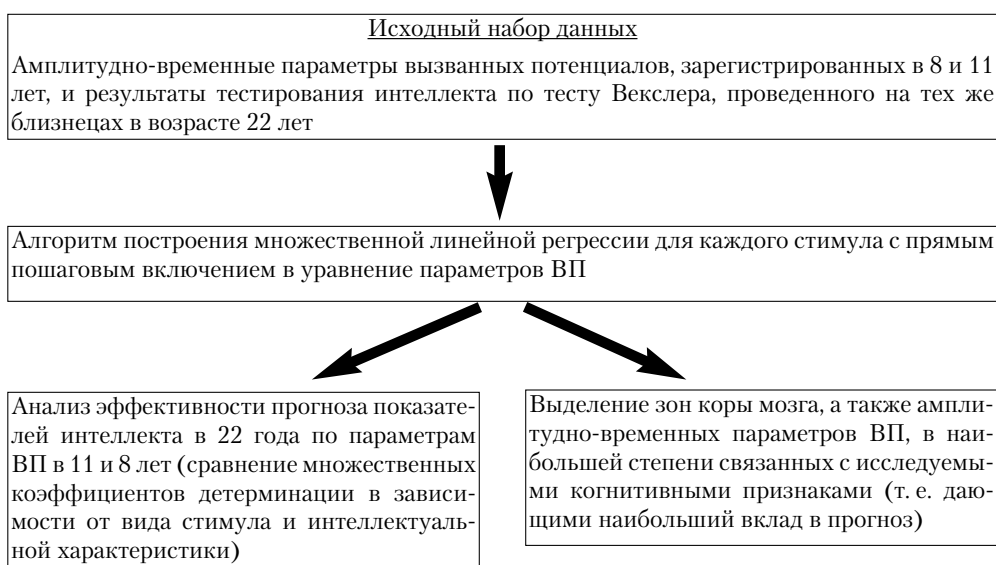
Для оценки связи между показателями интеллекта во взрослом возрасте и параметрами зрительных вызванных потенциалов в младшем школьном и подростковом возрастах использована схема анализа данных, представленная на рис. 3.

Прогноз зрелого интеллекта по промежуточным фенотипам, зарегистрированным в подростковом возрасте. Эффективность прогноза показателей интеллекта по параметрам ВП на стимулы разного типа оценивалась путем сравнения множественных коэффициентов детерминации,

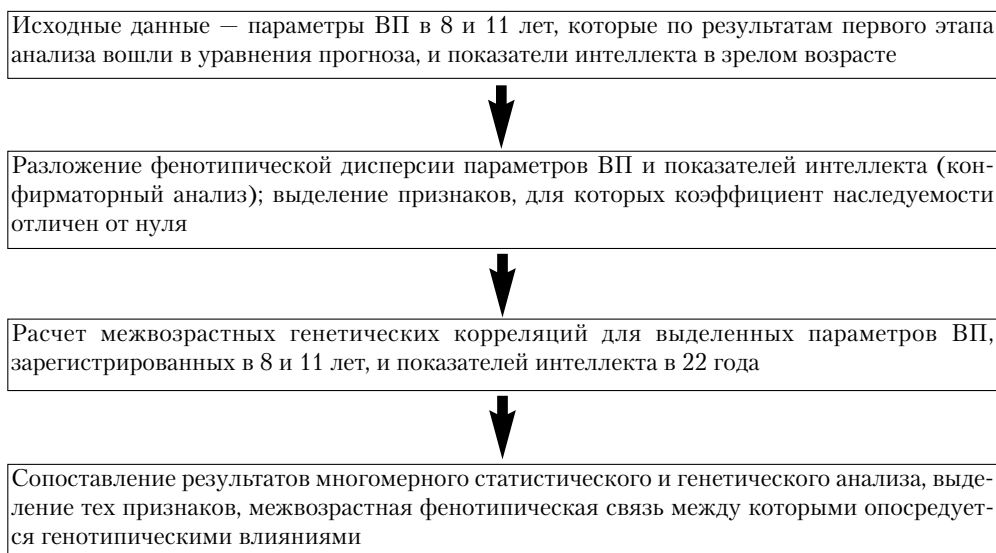
Рис. 3

Этапы анализа эмпирических данных, полученных при сравнении показателей интеллекта во взрослом возрасте и параметров зрительных вызванных потенциалов в младшем школьном и подростковом возрастах

I этап (многомерный статистический анализ)



II этап (генетико-статистический анализ)



полученных с помощью регрессионного анализа. Из диаграммы следует, что вариативность показателей зрелого интеллекта зависит от особенностей амплитудно-временных параметров ВП в подростковом возрасте (рис. 4).

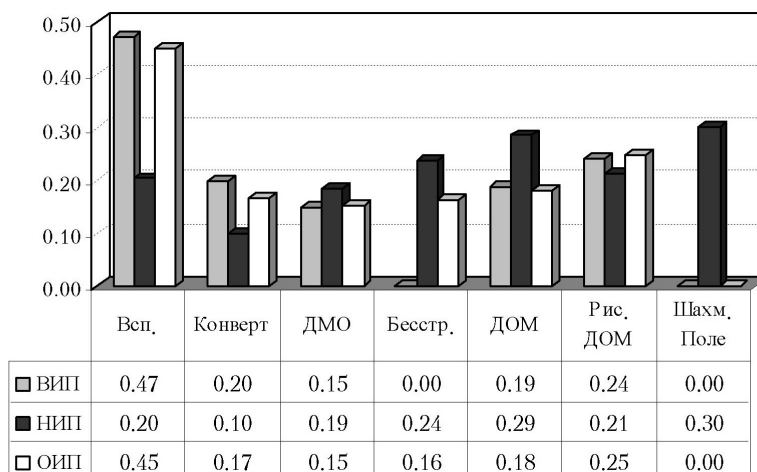
При этом заметно выступает влияние специфики стимула. Наиболее отчетливая связь между параметрами ВП и показателями вербального и общего интеллекта обнаруживается для ответов на элементарный стимул — вспышку. Коэффициенты детерминации составляют 0.47, 0.20 и 0.45 соответственно для параме-

тров ВИП, НИП и ОИП. Для невербального интеллекта более информативны ответы на графические стимулы (бесструктурный, дом и шахматное поле).

Прогностическая ценность различных параметров ВП приблизительно одинакова. Для показателей вербального и общего интеллекта латентности и амплитуды обеспечивают в среднем примерно равный вклад в их прогноз. При этом основной вклад вносят поздние эндогенные компоненты ВП, отражающие специфику когнитивного функционирования неспецифических мозговых

Рис. 4

Диаграмма множественных коэффициентов детерминации прогноза показателей интеллекта, измеренных в 22 года по амплитудно-временным параметрам ВП, зарегистрированным в 11 лет



Виды стимуляции: Всп. — вспышка света, Конверт — симметричная геометрическая фигура, ДМО — комбинация букв ДМО, Бесстр. — хаотический набор элементов, из которых складывалось изображение дома, ДОМ — слово ДОМ, Рис. ДОМ — рисунок дома, Шахм. поле — шахматное поле.

Интеллектуальные показатели: ВИП — вербальный, НИП — невербальный, ОИП — общий.

систем, вовлеченных в обработку информации (Reinvang, 1999). В то же время для прогноза невербального интеллекта характерно преобладание амплитудных параметров (в совокупности более 80% переменных в уравнениях прогноза представлены амплитудами *P160–N200* и *N200–P250*).

Установленные связи могут быть детерминированы влияниями как генотипа, так и среды. Для оценки вклада генотипа были вычислены генетические корреляции. Анализ межвозрастных генетических корреляций показал, что наиболее значительны их величины для показателей вербального и общего интеллекта. Усредненные по всем стимулам значения составляют соответственно 0.91 и 0.79. Для невербального интеллекта этот показатель ниже: 0.58. Надо также подчеркнуть, что генетически опосредствованная взаимосвязь проявляется наиболее отчетливо для амплитуд эндогенных компонентов *P160–N200–P250*.

Топографическое распределение межвозрастных фенотипических и генетических корреляций показателей ВП и интеллекта имеет зонально-специфический характер. Наиболее высокие генетические корреляции (от 0.5 и выше) преобладают в передних отделах левого полушария в зонах *F3* и *T5*. Характерно определенное совпадение топографического паттерна распределения высоких значений генетических корреляций и зон коры больших полушарий, ВП которых вносят наибольший вклад в прогноз интеллекта. Так, параметры ВП, зарегистрированные в левом полушарии и вертексе в возрасте 11 лет, обнаруживают наиболее значительную связь с вербальным интел-

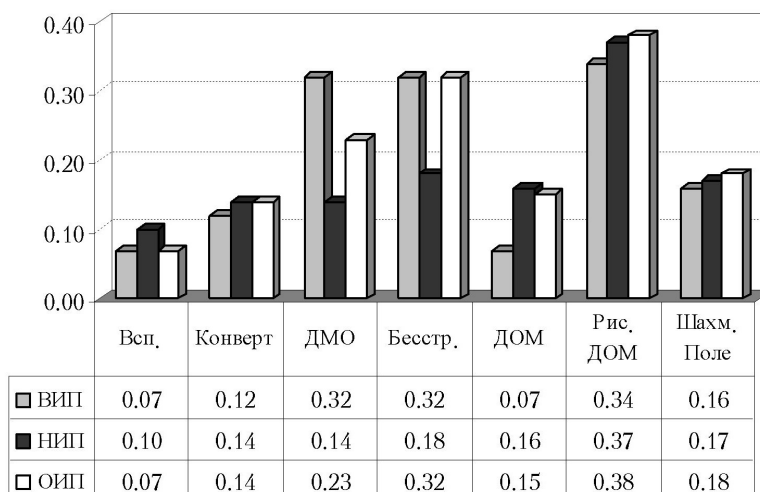
лектом, которая почти на 90% определяется генетическими влияниями. Для невербального интеллекта совпадение высоких генетических и фенотипических корреляций обнаруживается в зонах правого полушария *T6, F4*.

Для показателя общего интеллекта нет четкой картины совпадения генетических и фенотипических индикаторов степени связи между изучаемыми характеристиками. В целом эти данные свидетельствуют о том, что особенности функционирования мозговых систем, ответственных за переработку информации у подростков, оказывают пролонгированное влияние на формирование интегральных когнитивных характеристик вплоть до периода зрелости, и это влияние в определенной степени направляется факторами генотипа.

Межвозрастной прогноз интеллекта в 22 года по показателям вызванных потенциалов, зарегистрированных в младшем школьном возрасте. Как и в случае прогноза зрелого интеллекта по параметрам ВП в подростковом возрасте, аналогичные уравнения, основанные на параметрах ВП в 8-летнем возрасте, демонстрируют влияние специфики стимула на межвозрастную связь оценок интеллекта и параметров ВП (рис. 5). Наиболее эффективный прогноз возможен по параметрам ВП на рисунок дома. В отличие от подростковой группы наименее адекватный прогноз возможен по параметрам ВП на вспышку. Следует подчеркнуть, что эффективность прогноза в обеих возрастных группах приблизительно одинакова. Различия между группами определяются составом стимулов,

Рис. 5

Диаграмма множественных коэффициентов детерминации прогноза показателей интеллекта, измеренных в 22 года по амплитудно-временным параметрам вызванных потенциалов, зарегистрированных в 8 лет



ответы на которые дают основу для прогноза.

Амплитудно-временные параметры ВП, выступающие в роли предикторов интеллекта в младшей группе, также отличаются по составу от старшей группы. По относительному вкладу отдельных параметров ВП наибольшая нагрузка приходится на амплитуду $P160-N200$, вклад которой высок для межвозрастного прогноза всех показателей интеллекта, составляя от 38% (ОИП) до 50% (ВИП) от общего числа значимых связей. Для остальных параметров, включая латентности, соответствующий вклад колеблется в пределах от 0 до 30% (латентный период компонента $P250$).

Если эффективность прогноза в младшей и старшей группах в целом приблизительно одинакова, то генетические корреляции между параметрами

ВП и показателями вербального и общего интеллекта у детей 8 лет меньше по абсолютной величине. Для показателей невербального интеллекта вклад генотипа в межвозрастные связи в двух группах различается мало.

Если сопоставить вклад генотипа и среды в формирование связи между параметрами ВП и когнитивными характеристиками, то наиболее выражено влияние генотипа для связей показателей интеллекта и латентного периода компонента $P160$. Генетические корреляции здесь превышают значение 0.5. Влияние генотипа заметно для амплитуды $P160-N200$ (среднее значение генетической корреляции для показателей интеллекта равно 0.55).

Анализ топографии генетических корреляций свидетельствует о том,

что наиболее выражен вклад генотипа в связи показателей интеллекта и параметров ВП в зонах *T5* и *Oz*. При этом наблюдается несовпадение профиля распределения зон коры, дающих наибольший вклад в прогноз интегральных характеристик интеллекта и средних генетических корреляций. Так, например, параметры ВП вертекса входят в уравнение прогноза общего и вербального показателей интеллекта. В то же время генетические корреляции, характеризующие связь тех же параметров ВП и показателей интеллекта, в среднем дают значение не более 0.35.

Таким образом, особенности функционирования мозговых систем (на этапе младшего школьного возраста), участвующих в приеме и обработке поступающей зрительной информации, находят свое отражение в индивидуальных характеристиках интеллектуальной сферы на более поздних этапах онтогенеза. Связи между показателями ВП и интегральными интеллектуальными характеристиками в зависимости от вида контекста достаточно выражены и находятся под влиянием генотипа.

Межвозрастная генетическая корреляция показывает, в какой степени генетическая составляющая дисперсии в одном возрасте связана (коррелирует) с генетической составляющей дисперсии того же или иного признака в другом возрасте независимо от того, какова наследуемость этих признаков в каждом из анализируемых возрастных периодов. Однако чем выше коэффициенты наследуемости сравниваемых признаков и больше величина генетической корреляции, тем больше оснований го-

ворить о генетическом опосредовании наблюдаемой между показателями фенотипической связи, причем даже в том случае, если коэффициент фенотипической корреляции имеет небольшую величину. Последнее может говорить о том, что генетические и средовые влияния действуют в противоположном направлении.

Обобщая полученные результаты, можно заключить, что когнитивные характеристики в зрелом возрасте и показатели функционирования мозговых систем переработки визуальной информации обнаруживают отчетливую фенотипическую связь, которая выражается по-разному в зависимости от стимула, параметра, зоны регистрации ВП и испытывает влияние генотипа.

В целом проведенное исследование свидетельствует о том, что параметры вызванных потенциалов, которые представляют корковые механизмы переработки зрительной информации в младшем школьном и подростковом возрастах, могут быть использованы для прогноза показателей интеллекта на более поздних этапах онтогенеза. Эффективность построения такого прогноза обнаруживает зависимость от параметра вызванного потенциала, вида стимула, зоны регистрации и возраста испытуемых.

Электрофизиологические показатели когнитивного функционирования в подростковом возрасте в совокупности позволяют объяснить до 45% вариативности оценок вербального и общего интеллекта и около 30% невербального. Первые лучше прогнозируются по параметрам вызванных потенциалов на элементарный сенсорный стимул (вспышку).

Для невербального показателя более информативными являются параметры ответов на пространственно-структурированный стимул (шахматное поле). Наиболее значимые связи с интеллектом имеют амплитуды эндогенных компонентов *P160–N200–P250*, которые непосредственно связываются с когнитивными операциями формирования образа, сличения его с памятью и принятия решения. Топографически более тесные связи с интеллектом обнаружены в ассоциативных зонах коры левого полушария.

Электрофизиологические показатели когнитивного функционирования, зарегистрированные в младшем школьном возрасте, определяют менее 40% вариативности показателей зрелого интеллекта, которые лучше прогнозируются по ответам на семантический стимул — рисунок дома. Доминирующую роль в прогнозе всех показателей зрелого интеллекта играют амплитуды *P160–N200* и латентный период позднего компонента *P250* вызванных потенциалов затылочной и левой височной зон.

Наличие генетических корреляций между параметрами ВП и показателями интеллекта свидетельствует о существовании общих генетических факторов, включенных в формирование межвозрастных межуровневых фенотипических связей различных показателей когнитивных функций индивидуальности.

Заключение

Для изучения механизмов, опосредствующих влияния факторов генотипа на психометрический интеллект, принципиально важным явля-

ется понятие промежуточного фенотипа (эндофенотипа). Выявление нейрофизиологических показателей переработки информации, имеющих общую генетическую основу с особенностями интеллекта, дает основания для решения вопроса о каналах трансляции влияний генотипа на психологический уровень. Круг реальных и потенциальных эндофенотипов весьма широк. Наряду с биохимическими и морфофункциональными характеристиками в роли промежуточных фенотипов или эндофенотипов интеллекта рассматриваются электрофизиологические ответы коры больших полушарий на стимулы разного типа (вызванные потенциалы). Они отвечают всем критериям, позволяющим квалифицировать признак как эндофенотип. Это индивидуально-специфические, относительно стабильные реакции, параметры которых в той или иной степени обнаруживают наследуемость. Эти реакции и их отдельные параметры и свойства демонстрируют связь с психометрическим интеллектом, которая получает теоретическое обоснование в контексте ряда признанных гипотез (нейронной эффективности, миелиновой гипотезы).

Анализ фенотипических и генетических корреляций, существующих между электрофизиологическими коррелятами переработки информации (ВП) и интегральными когнитивными характеристиками, имеет принципиальное значение для понимания природы межуровневых связей в когнитивной сфере человека.

Генетические корреляции между показателями ВП и интеллекта варьируют в зависимости от вида стимула, зоны регистрации ВП и

специфики параметра. В целом генетические корреляции выше для ВП на семантические стимулы по сравнению с элементарными сенсорными, для ВП фронтальных зон и вертекса по сравнению с ВП затылочной зоны, для амплитуд по сравнению с латентностями. Таким образом, в роли промежуточных фенотипов интеллекта с наибольшим основанием могут выступать параметры ВП, отражающие активность фронтальных зон коры больших полушарий при обработке семантической информации.

В онтогенезе механизмов переработки информации существует преемственность процессов созревания и развития, которая отражает целостность индивидуальности и определяет взаимосвязь психологического, психофизиологического и генетического уровней в ее структуре. Об этом свидетельствует тот факт, что показатели зрелого интеллекта обнаруживают достоверные связи с электрофизиологическими показателями когнитивного функционирования

на более ранних этапах онтогенеза, и эти связи зависят от генотипа.

Параметры вызванных потенциалов, которые рассматриваются как корреляты функционирования мозговых систем, участвующих в приеме и обработке зрительной информации в младшем школьном и подростковом возрастах, с одной стороны, и как промежуточные фенотипы интеллекта, с другой, могут быть использованы для прогноза показателей интеллекта на более поздних этапах онтогенеза. Эффективность построения такого прогноза обнаруживает зависимость от параметра вызванного потенциала, вида стимула, зоны регистрации и возраста испытуемых.

Наличие генетических корреляций между параметрами ВП и показателями интеллекта свидетельствует о существовании общих генетических факторов, включенных в формирование межвозрастных межуровневых фенотипических связей различных показателей когнитивных функций индивидуальности.

Литература

- Айзенк Г.* Интеллект: новый взгляд // *Вопр. психол.* 1995. № 1. С. 111–131.
- Анохин А.П., Веденягин А.Б.* Генетические влияния на функционирование мозга человека // *Психогенетика. Хрестоматия* / Под ред. М.В. Алфимовой, И.В. Равич-Щербо. М.: Академия, 2006. С. 113–142.
- Ван Баал Г.К.М., ван Бейстервельдт К.Е.М., де Геус Е.Дж.К.* Генетическая перспектива развивающегося мозга: показатели функционирования мозга у близнецов в детском и юношеском возрасте // *Иностранная психология.* 2001. № 14. С. 35–48.
- Замахин А.Г.* Онтогенетические предпосылки интеллекта в структуре индивидуальности. Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 2004.
- Купер К.* Индивидуальные различия. М.: Аспект Пресс, 2000.
- Лючиано М., Смит Г.А., Райт М., Гейфен Дж., Гейфен Л.Б., Мартин Н.* Генетические влияния на связь времени реакции выбора и IQ: близнецовое исследование // *Иностранная психология.* 2001. № 14. С. 49–60.

- Малых С.Б. Психогенетика: теория, методология, эксперимент. М.: Эпидавр, 2004.
- Марютина Т.М., Замахин А.Г. Природа межвозрастных связей психологических и физиологических показателей когнитивной сферы человека // Культурно-исторический подход к творчеству. Материалы IV чтений памяти Л.С. Выготского. М.: РГГУ, 2004. С. 67–78.
- Марютина Т.М., Трубников В.И. Генетические корреляции психофизиологических характеристик человека. Сообщение I. Генетические корреляции вызванных потенциалов // Физиология человека. 1994. Т. 20. № 5. С. 19–26.
- Мешкова Т.А. Психогенетика. Учебное пособие. М.: МГППУ, 2004.
- Равич-Щербо И.В. Психология и психогенетика нужны друг другу // Иностранная психология. 2001. № 14. С. 1–5.
- Равич-Щербо И.В., Марютина Т.М., Григоренко Е.Л. Психогенетика. М.: Аспект, 1999.
- Равич-Щербо И.В., Марютина Т.М., Трубников В.И., Белова Е.С. Кириакиди Э.Ф. Психологические предикторы индивидуального развития // Вопр. психол. 1996. № 2. С. 42–54.
- Рийсдейк Ф.В., Бумсма Д.И. Генетическая связь между проводимостью в периферической нервной системе и интеллектом // Иностранная психология. 2001. № 14. С. 24–34.
- Физиология развития ребенка / Под ред. М.М. Безруких, Д.А. Фарбер. М.: Образование от А до Я, 2000.
- Хомская Е.Д. Мозг и активация. М.: Изд-во МГУ, 1972.
- Vaare W.F., Hulshoff P. H.E., Boomsma D.I., Posthuma D., de Geus E.J. Quantitative genetic modeling of variation in human brain morphology // Cerebral Cortex. 2001. № 11. Sep. 816–824.
- Baker L.A., Vernon P.A., Ho Hsiu-Zu. The genetic correlation between intelligence and speed of information processing // Behavior Genetics. 1991. 21. 4. 351–360.
- Barret P.T., Eysenck H.J. The relationship between evoked potential component amplitude, latency, contour length, variability, zero-crossing, and psychometric intelligence // Personality and Individual Differences. 1994. 16. 3–32.
- Callaway E. Brain electrical potentials and individual psychological differences. N. Y.: Grune and Stratton, 1976.
- Deary I.J., Caryl P.G. Neuroscience and human intelligence differences // Trends in Neuroscience. 1997. 20. 365–371.
- De Geus E.J.C., Wright M.J., Martin N.G., Boomsma D.I. Genetics of Brain Function and Cognition // Behavior Genetics. 2001. 31. 6. 489–495.
- Eysenck H.J. Revolution in the theory and measurement of intelligence // Evolution Psychologica / Psychological Assessment. 1985. 1. 1–2. 99.
- Geschwind D.H., Miller B.L., De Carli C., Carmelli D. Heritability of lobar brain volumes in twins supports genetic models of cerebral laterality and handedness // Proc. Nat / Acad Sci., USA, 2002. 99. 5. 3176–3181.
- Gottesman I.I., Gould F.R.C. The endophenotype concept in psychiatry: etymology and strategic intentions // American Journal of Psychiatry. 2003. 160. 4. 636–645.
- Katsanis J., Iacono W.G., McGue M.K., Carlson S.R. P300 event-related potentials heritability in monozygotic and dizygotic twins // Psychophysiology. 1997. 34. 47–58.
- Luciano M., Wright M., Smith G.A., Geffen G.M., Geffen L.B., Martin N.G. Genetic covariance among measures of information processing speed, working memory and IQ // Behavior Genetics. 2001. 31. 6. 581–592.

- Miller E.M. Intelligence and brain myelination: a hypothesis // *Personality and Individual Differences*. 1994. 17. 803–832.
- Pennington B.F., Filipek P.A., Lefly D., Chhabildas N., Kennedy D.N., Simon J.H., Filley C.M., Galaburda A., DeFries J.C. A twin MRI study of size variations in human brain // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2000. 12. 1. 223–232.
- Plomin R., DeFries J.C., McClearn G.E. *Behavioral Genetic. A primer*. Freeman a. Company. N. Y., 1990.
- Polich J., Martin S. P300, cognitive capability, and personality: a correlational study of university undergraduates // *Personality and Individual Differences*. 1992. 13. 533–543.
- Posthuma D., De Geus E.J.C., Neal M.C., Hulshoff Pol H.E., Baare W.E.C., Kahn R.S., Martin N.G., Boomsma D.I. Multivariate genetic analysis of brain structure in an extended twin design // *Behavior Genetics*. 2000. 30. 4. 311–319.
- Posthuma D., Neal M.C., Boomsma D.I., De Geus E.J.C. Are smarter brains running faster? Heritability of alpha peak frequency, IQ and their interrelations // *Behavior Genetics*. 2001. 31. 6. 567–579.
- Posthuma D., De Geus E.J.C., Boomsma D.I. Perceptual speed and IQ are associated through common genetic factors // *Behavior Genetics*. 2001. 31. 6. 593–602.
- Posthuma D., De Geus E.J.C., Baare W.F.C., Hulshoff Pol H.E. Kahn R.S., Boomsma D.I. The association between brain volume and intelligence is of genetic origin // *Nature Neuroscience*. 2002. 5. 83–84.
- Reinvang I. Cognitive event-related potentials in neuropsychological assessment // *Neuropsychology Review*. 1999. 9. 4. 231–247.
- Smith D.J.A., Posthuma D., Boomsma D.I., De Geus E.J.C. Heritability of background EEG across the power spectrum // *Psychophysiology*. 2005. 42. 691–697.
- Van Beijsterveldt C.E.M., Molenaar P.C.M., De Geus E.J.C., Boomsma D.I. Individual differences in P3 amplitude: a genetic study in adolescent twins // *Biological Psychology*. 1997. 47. 97–120.
- Van Beijsterveldt C.E.M., Molenaar P.C.M., De Geus E.J.C., Boomsma D.I. Genetic and environmental influences on EEG coherence // *Behavior Genetics*. 1998. 20. 5. 443–453.
- Van Beijsterveldt C.E.M., van Baal G.C.M. Twin and family studies of the human electroencephalogram: a review and a metaanalysis // *Biological psychology*. 2002. 62. 111–238.
- Vernon P.A. *Speed of information-processing and intelligence*. Ablex, 1987.
- White T., Andreasen N.C., Nopoulos P. Brain volumes and surface morphology in monozygotic twins // *Cerebral cortex*. 2002. May. 12. 486–493.
- Willerman L., Schultz R., Rutledge J.N., Bigler E.D. In vivo brain size and intelligence // *Intelligence*. 1991. 15. 223–228.
- Winter G., Goldman D. Genetics of human prefrontal function // *Brain Research Reviews*. 2003. 43. 134–163.
- Wright M.J., Hansell N.K., Geffen G.M., Geffen B.G., Smith G.A., Martin N.G. Genetic influence on the variance in P3 amplitude and latency // *Behavior Genetics*. 2001. 31. 6. 555–565.
- Wright I.C., Sham P., Murray R.M., Weinberger D.R., Bultimore E.T. Genetic contributions to regional variability in human brain structure: methods and preliminary results // *Neuroimage*. 2002. 17. 256–271.