

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова

И.Ю. Мышкин

Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности

Учебное пособие

*Рекомендовано
Научно-методическим советом университета для студентов,
обучающихся по специальности Биология*

Ярославль 2008

УДК 612
ББК Е 991.782я73+992я73
М 96

Рекомендовано
Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2008 года

Рецензенты:
доктор медицинских наук,
профессор кафедры биологических основ спорта
ЯГПУ им. К.Д. Ушинского В.А. Маргазин;
кафедра нормальной физиологии Ярославской
государственной медицинской академии

**Мышкин, И.Ю. Физиология сенсорных систем и
высшей нервной деятельности: учеб. пособие**
М 96 / И.Ю. Мышкин; Яросл. гос. ун-т. – Ярославль : ЯрГУ,
2008. – 168 с.
ISBN 978-5-8397-0603-3

В пособии изложены современные концепции и представления о процессах и механизмах обеспечения поведения человека и животных.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальности 020201 Биология (дисциплина «Высшая нервная деятельность», блок ОПД), очной и заочной форм обучения.

УДК 612
ББК Е 991.782я73+992я73

© Ярославский
государственный
университет им. П.Г. Демидова,
2008
ISBN 978-5-8397-0603-3

Часть I. Физиология сенсорных систем

§ 1. Общая организация сенсорных систем

- 1.1. Определение понятий. Классификация рецепторов.
- 1.2. Механизмы сенсорной чувствительности.
- 1.3. Кодирование характеристик раздражителя.
- 1.4. Субъективная сенсорная физиология.

1.1. Определение понятий. Классификация рецепторов

Взаимодействие организма с окружающей средой обеспечивают сенсорные системы. **Сенсорной системой** называют отделы нервной системы (НС), воспринимающие внешнюю по отношению к мозгу информацию, передающие ее в мозг и анализирующие ее. Работа любой сенсорной системы сводится к преобразованию энергии внешнего стимула в специфическую активность нервной системы и анализу этой информации. Процесс передачи сенсорных сигналов сопровождается их многократным преобразованием на разных уровнях НС и завершается опознанием сенсорного образа. Сенсорная информация, поступающая в мозг, используется для организации простых и сложных рефлекторных актов, а также для формирования психической деятельности.

Основные функции сенсорной системы.

1. Обнаружение и различение сигналов (стимулов) – сенсорная рецепция. Эту функцию выполняют рецепторы.
2. Передача сигнала в НС. Эту функцию обеспечивают нейроны сенсорной системы.
3. Преобразование и кодирование сигналов (стимулов). Эту функцию осуществляют нейроны всех уровней. **Под кодированием в НС понимают совершаемое по определенным правилам преобразование сигнала (информации) в условную форму – код.** В сенсорных системах сигналы кодируются двоичным кодом, т. е. отсутствием или наличием импульсов в данный момент времени.

Процессы сенсорной рецепции начинаются в рецепторных клетках, или просто рецепторах. Рецепторы представляют собой специализированные образования, предназначенные для трансформации энергии различных видов раздражителей в специфическую активность нервной системы. Рецепторы специализированы для оптимальной реакции на определенные стимулы (раздражители). *Те стимулы, к которым рецептор обладает максимальной чувствительностью, называют адекватными, т. е. рецепторы настроены на определенную модальность стимула.* Однако рецепторы могут реагировать и на неадекватные стимулы. Возбуждение можно вызвать в любом рецепторе электрическим током, а также сильным физическим (механическое раздражение) или химическим (изменение pH, недостаток O₂) воздействием. В процессе эволюции одиночные рецепторы превратились в органы чувств. Орган (греч. organon – орудие, орган) – обособленная часть целостного организма, выполняющая определенные специфические функции. В органах чувств рецепторные клетки организованы в ткань, связанную со сложными вспомогательными структурами.

Вся совокупность нервных образований, обеспечивающая восприятие тех или иных стимулов, носит название сенсорной системы, или анализатора. Термин «анализатор» был предложен в 1909 г. И.П. Павловым. По современным представлениям в состав сенсорной системы (анализатора) входят:

- периферические рецепторы (органы чувств, или сенсорные органы);
- отходящие от них нервные волокна (проводящие пути);
- клетки ЦНС (сенсорные центры, или ядра);
- экранная структура (кора головного мозга). Она является интегрирующим центром взаимодействия приходящих возбуждений и формирования ощущений и восприятий; в коре мозга находятся первичные проекционные зоны, окруженные вторичными и ассоциативными.

Ощущение – простейшая форма психического отражения, свойственная животным и человеку, обеспечивающая познание отдельных свойств предметов и явлений.

Восприятие – целостное отражение в сознании человека предметов и явлений. Восприятие, в отличие от ощущений, – активный процесс, связанный с взаимодействием субъекта со средой (движения рук, глаз).

Классификация рецепторов.

В соответствии с формами энергии, к которым рецепторы обладают специфической чувствительностью, их классифицируют на: **хеморецепторы, механорецепторы, терморецепторы, фоторецепторы и электрорецепторы.**

Хеморецепторы чувствительны к действию химических веществ. У наземных животных они образуют периферические отделы обонятельной и вкусовой сенсорных систем, для водных животных используют термины хеморецепция, или хемочувствительность.

Интерорецепторы (сосудистые и тканевые) участвуют в оценке химического состава внутренней среды организма и связаны с работой висцерального анализатора.

Механорецепторы приспособлены к восприятию механической энергии. У беспозвоночных они представлены первичной механочувствительной мембраной (простейшие, бактерии) и специализированными рецепторами у многоклеточных. У позвоночных механорецепторы представляют периферические отделы соматической, скелетно-мышечной, слуховой и вестибулярной систем (и боковой линии).

Фоторецепторы воспринимают световую энергию. Они представлены цилиарными рецепторами, т. е. производными клетки со жгутиком, и рабдомерными рецепторами, у которых жгутик отсутствует, а собственно фоторецепторная часть клетки образована совокупностью микрофибрилл.

Терморецепторы реагируют на инфракрасное излучение. У теплокровных позвоночных они подразделяются на холодовые и тепловые. Они обнаруживают тепловое излучение косвенно по его влиянию на температуру кожи. У гремучих змей имеются специализированные рецепторы, непосредственно воспринимающие инфракрасные лучи.

Электрорецепторы чувствительны к действию электрического поля. Они обнаружены в составе боковой линии у многих костистых рыб, круглоротых, пластиножаберных, некоторых хвостатых амфибий. К электрорецепторам относят ампулированные и бугорковые электрочувствительные рецепторные органы.

Болевые (ноцицептивные) рецепторы воспринимают болевые раздражения, однако наряду со специализированными нервными окончаниями болевые стимулы могут восприниматься и другими рецепторами.

1.2. Механизмы сенсорной чувствительности

Общий механизм возбуждения рецепторов состоит в следующем. Раздражитель (стимул) вызывает изменения рецепторного белка, обычно локализованного в клеточной мембране. Поглощение энергии стимула рецепторной молекулой приводит к закрытию или открытию ионных каналов и возникновению тока ионов. Изменение ионной проницаемости и возникновение тока ионов ведет к изменению мембранного потенциала и возникновению рецепторного потенциала (РП). Число активированных каналов зависит от интенсивности стимула, следовательно, и величина РП будет находиться в градуальной зависимости от интенсивности стимула.

Активация рецепторной молекулы запускает каскад ферментативных реакций, обуславливающих усиление сигнала. Каждая последующая реакция в таком каскаде сопровождается 10 – 1000-кратным увеличением числа активных молекул, за счет чего и достигается усиление сигнала.

Рецепторы способны генерировать электрические потенциалы, энергия которых может быть много больше энергии стимула. Примерами служат рецепторы глаз. Лучистая энергия одного фотона красного света составляет $3 \cdot 10^{-19}$ Дж. Однако поглощение одного фотона рецепторной клеткой приводит к возникновению рецепторного тока величиной в $5 \cdot 10^{-14}$ Дж, т. е. происходит усиление сигнала $\sim$ в $1,7 \cdot 10^5$. **В рецепторной клетке не возникает потенциалов действия, т. е. рецепторный ток не регенерируется, а распространяется только электротонически.** Для того чтобы сигналы от рецепторов достигали ЦНС, аналоговый (гра-

дуальный) сигнал преобразуется впоследствии в потенциалы действия. Возможны два варианта преобразования РП в ПД.

1. В некоторых рецепторах деполяризационный рецепторный потенциал электротонически распространяется из места возникновения в сенсорной зоне в зону инициации импульсов у основания аксона, где и генерируются ПД. В этом случае такой рецепторный потенциал называют *генераторным потенциалом* (это первичные рецепторы).

2. В рецепторах другого типа сенсорные и проводящие элементы разделены химическим синапсом. В этом случае деполяризационный или гиперполяризационный РП электротонически распространяется до пресинаптического участка той же клетки. Посредством медиатора происходит возбуждение постсинаптической мембраны другой клетки и генерация ПД, которые распространяются по афферентному волокну в ЦНС (вторичные рецепторы).

В итоге, рецепторный потенциал служит локальным сигналом, влияющим на образование количества импульсов, передающих сенсорную информацию на далекое расстояние в ЦНС. В рецепторной клетке внешние стимулы порождают аналоговый сигнал (рецепторный потенциал). В нервном волокне это аналоговое сообщение кодируется, т. е. переводится в двоичный частотный код, который затем поступает к центральным нейронным структурам. Это сообщение декодируется (преобразуется) соответствующими центральными нейронами и в конечном итоге превращается в действие, т. е. реакцию.

1.3. Кодирование характеристик раздражителя

Кодирование – преобразование информации в условную форму. Процесс обработки поступающей информации в нервной системе может быть разделен на три основных этапа:

1. Кодирование информации – процесс формирования нервной активности под влиянием энергии внешнего стимула.

2. Передача и перекодирование – процесс трансформации нервной активности на разных уровнях нервной системы.

3. Декодирование информации – процесс формирования субъективного образа действующего раздражителя.

Информативными параметрами раздражителей для разных сенсорных систем могут быть их различные свойства и качества. Например, для светового стимула – это яркость, контрастность, цветовой тон, размер и конфигурация объекта; для звукового стимула информативными параметрами будут громкость, высота тона, частотная и амплитудная модуляция; для температурного стимула – абсолютное значение температуры, его изменение во времени. Однако можно выделить параметры стимула, которые будут общими для любой сенсорной системы. Такими параметрами стимула являются:

- 1) качественное своеобразие, т. е. модальность раздражителя;
- 2) амплитудные (силовые) характеристики, т. е. интенсивность;
- 3) временные параметры: начало, конец, продолжительность действия стимула;
- 4) пространственные характеристики, т. е. локализация источника раздражения, его удаленность, размеры, форма, направление перемещения.

Кодирование качества (модальность). *Качеством называют тот аспект сенсорного кода, который сигнализирует о природе стимула. Иными словами, модальность – качественное своеобразие раздражителя.* Возникает вопрос, если разнородные стимулы ощущаются по-разному, как быть с тем, что потенциалы действия в нервных волокнах возникают одинаковыми? Как импульсы зрительного нерва становятся зрением, а слухового – слухом? Впервые этот вопрос поставил в середине XIX в. (1826 г.) немецкий естествоиспытатель и философ Иоганнес Мюллер (1801 – 1858). Он предложил так называемую **теорию (закон) «специфических энергий»**. Согласно этой теории качество субъективного ощущения не зависит от физических характеристик внешнего раздражителя, а связано со спецификой органов чувств (с этих позиций мир не познаваем). Закон специфической энергии органов чувств был подвергнут жесткой критике со стороны философов-материалистов.

В настоящее время существуют две альтернативные точки зрения кодирования качества раздражителя, имеющие экспериментальное подтверждение.

1. По одной точке зрения нервные импульсы абсолютно одинаковы и не могут быть специфичными. Проводящие их нервы могут обладать специфичностью. Их специализация заложена в природе рецепторных окончаний и в связях, которые они образуют в нервной системе. Если сенсорные рецепторы чувствительны к одной определенной форме “адекватного” раздражителя и если их центральные связи распределены так, что обеспечивается их обособленность по качеству стимулов, то тогда такая организация нервной системы может служить для кодирования качеств. Такую организацию Буллок и Маунткастл назвали принципом меченой линии. Модель меченых линий подходит для чувствительной иннервации кожи, которая имеет дело только с несколькими категориями стимулов. Поэтому кожные рецепторы высокоспециализированы (тельца Пачини, Мейснера, диски Мереля, терморецепторы).

2. Другая точка зрения состоит в том, что качество раздражителя выражается структурой импульсного ответа, или его пространственно-временным распределением, иначе – паттерном (pattern). Так, в слуховом анализаторе человек различает по высоте более 1000 тонов. Волокон в основной мембране значительно больше. Оказалось, что каждый рецептор обладает широкой полосой чувствительности, которая перекрывает соседнюю рецепторную зону и занимает большой участок слышимых частот. То же касается и зрения, хотя разных рецепторов в сетчатке значительно меньше, чем у слуха, несмотря на огромное количество различаемых оттенков цвета. Здесь тоже наблюдается перекрытие и широкая настройка областей рецепции. Полное описание значения стимула для организма осуществляется относительным распределением возбуждения в нервной популяции. *Такая организация называется «частотный профиль популяции или структура распределения по волокнам».* Она существует в сенсорных модальностях, где качество представлено типами рецепторов с широкой настройкой и перекрытием.

Кодирование интенсивности. Интенсивность стимула кодируется в чувствительных нервах двояко. Во-первых, изменением частоты импульсации, т. е. числом потенциалов действия, возникающих в рецепторе и нервном волокне за единицу времени,

вариациями межимпульсных интервалов. Во-вторых, числом сенсорных элементов, участвующих в ответе. Второй способ имеет более важное значение для кодирования интенсивности, так как разные нервные волокна обладают разными порогами возбуждения. Максимальная способность нервных волокон генерировать импульсы ограничена диапазоном 200 – 1000 имп. в сек. Большинство же волокон редко генерируют частоту больше 150 – 200 имп. в сек. Это связано с особенностями рецепторных и синаптических потенциалов. Таким образом, диапазон изменений частоты импульсации не слишком велик. Природа нашла выход из этой ситуации. Впервые Эдриан и Метьюз показали, что при раздражении механорецепторов частота разрядов в нервном волокне меняется пропорционально логарифму силы раздражения. Аналогичную зависимость получили Хартлайн и Грехем для фоторецепторов мечехвоста. В дальнейшем Вернером Маунткастом было показано, что в ряде афферентов частота импульсации пропорциональна степени силы раздражения (степенные функции общи и более гибки, чем логарифмические).

Наиболее важная физиологическая особенность для обеих функций состоит в том, что с повышением уровня на входе (стимул) снижается ответ в сенсорном органе (реакция). Такая постепенно сжимающаяся шкала имеет преимущества в том, что наибольшая чувствительность оказывается в нижней части диапазона и снижается по мере возрастания интенсивности стимула (слабый шум может нести жизненно важную информацию, но орган слуха не должен перегружаться громкими сигналами).

Кодирование времени (длительности). Относительно короткие временные интервалы кодируются в сенсорных системах специфическими ответами рецепторов на начало (on – «ответ») и конец (off – «ответ») раздражителя. В зрительной системе описаны два типа нейронов: on-нейроны и off-нейроны. Длительность воздействия сигнализируется длительностью вызываемого нервного разряда или его последствия. Это значит, что сигнал обычно передается в реальном времени, и его временные параметры не нуждаются в кодировании. Временные интервалы большой длительности (минуты, часы и более) кодируются с помощью иных механизмов, чем короткие. В организме нет сенсор-

ной системы, специализированной для восприятия времени. Вероятно, в основе чувства времени лежат процессы, связанные с биологическими ритмами, механизмы которых протекают на клеточном и субклеточном уровнях, а также на уровне циклических биохимических процессов. Временные характеристики в нервной системе ограничены: длительность ПД составляет около 1 мсек, и интервал между импульсами не может быть короче этого временного промежутка. Как мозг измеряет временные интервалы с точностью $10^{-3} - 10^{-4}$ сек, не ясно.

Кодирование размера, места (протяженности пространства). Одиночный рецептор не может передать информацию о таких пространственных характеристиках объекта, как размер, форма, удаленность. Для этой цели *существуют рецептивные поля – упорядоченная совокупность рецепторов, связанных определенными нейронами в ЦНС.* Роль рецептивных полей сводится к описанию (детектированию) пространственных характеристик объекта (очертания, размеры). В совокупности многие тысячи нейронов формируют сложный пространственный образ объекта. Описан способ кодирования пространственного расположения стимулов на поверхности рецепторов в виде поточечного (мозаичного) представительства стимула в ЦНС. На воспринимающей поверхности в ЦНС не обязательно должны быть те же соотношения, что на рецептивных полях, но порядок должен быть соблюден (представительство сенсорных и двигательных функций в коре – кисть, лицо, туловище). Первоначально так и считали, но когда анатомы исследовали иннервацию кожи, то оказалось, что нервные волокна очень широко ветвятся по сенсорному полю. Каждое нервное волокно собирало информацию с обширной зоны разных рецептивных полей. Аналогично оказалась устроена и сетчатка. Таким образом, в каждый отдельный канал связи собирается информация с более или менее обширной области.

В чем состоит возникшее в ходе эволюции преимущество перекрытия рецептивных полей? Во-первых – это надежность функции. Она всегда связана с большим числом элементов. Во-вторых, кодирование сигналов интенсивности. Благодаря перекрытию, стимулы даже самых малых размеров будут возбуждать множество афферентов. Таким образом, одновременно в резуль-

тате компромисса решаются противоречивые требования кодирования интенсивности и топографии в разных разрядах совокупности одних и тех же афферентов. Возникает вопрос: как у любой воспринимаемой формы создаются резкие границы, если поля перекрываются? Ответом на этот вопрос должно быть наличие определенного механизма, действующего в ЦНС. Такой механизм был обнаружен. Это латеральное торможение.

Латеральное торможение – это один из видов реципрокного торможения. Наличие латерального торможения впервые показали Хартлайн и Ратлиф (1954). Они исследовали глаз мечехвоста (это беспозвоночное ракообразное). Глаз у мечехвоста состоит из множества отдельных функциональных единиц – омматидиев. Каждый омматидий снабжен собственным хрусталиком и рецепторными клетками. Такие сложные глаза имеют перекрывающиеся рецептивные поля, что напоминает сетчатку позвоночных. Если бы не латеральное торможение, то по краю тени зона возбужденных рецепторов имела бы расплывчатую границу, потому что омматидии вблизи линии, отделяющей свет от темноты, не были бы ни полностью выключены (off-рецепторы), ни полностью включены (on-рецепторы), а были бы возбуждены лишь частично. Суть латерального торможения состоит в следующем. Когда возбужден один омматидий (точечный свет), он тормозит лишь рядом расположенные клетки. Если освещать глаз диффузным светом – все омматидии будут возбуждены, но не очень сильно, так как каждый омматидий сдерживает друг друга. Клетки на освещенной стороне у границы между освещенной и темными частями тормозят своих соседей на темной стороне. Клетки на темной стороне, поскольку они не активированы, не тормозят клетки на светлой стороне. Клетки, лежащие в центре освещенного поля, тормозятся со всех сторон друг другом, а те, что лежат на границе освещенной стороны, – только с освещенной стороны. В итоге, у границы будет линия максимального возбуждения на освещенной стороне и минимального возбуждения в темной части.

В оценке некоторых пространственных характеристик, таких как локализация предмета в пространстве при зрительном опознании или локализация звука при слуховом восприятии, могут принимать участие несколько разных механизмов: слуховая сис-

тема оценивает неодновременность прихода звуковой волны в правое и левое ухо, регулирует поворот ушных раковин по направлению звука. Зрительная система регулирует угол сведения зрительных осей, обеспечивая проекцию объекта на корреспондирующие точки сетчатки, одновременно используя монокулярные признаки оценки глубины пространства, в частности, перекрытие объектов.

1.4. Субъективная сенсорная физиология

В основе субъективных феноменов – ощущений, лежат объективные процессы, происходящие в нервной системе. Так, электромагнитное излучение с длиной волны 650 – 700 нм воспринимается как красный цвет, а наличие сахара на языке – как сладкий вкус. Поэтому для всех органов чувств существует проблема объективного и субъективного аспектов. *Объективная сенсорная физиология имеет дело с материальными феноменами: рецепторными потенциалами, частотой импульсов в сенсорных волокнах, особенностями импульсации в нервных центрах, химическими процессами в рецепторах.*

С другой стороны, мы можем анализировать наши собственные ощущения и восприятия или основываться на аналогичном опыте других исследований. Это субъективная сенсорная физиология. Субъективная сенсорная физиология занимается изучением ощущений и восприятий – психическими процессами. Одно из направлений психологических исследований – наука психофизика, изучающая взаимоотношения между стимулом и вызываемым им ощущением.

В объективной сенсорной физиологии реакция на стимул может быть измерена, например, по амплитуде РП или частоте импульсов. Субъективную интенсивность ощущения нельзя измерить таким образом. Применяемые оценки должны быть адекватны самому ощущению. Такими критериями являются абсолютный порог чувствительности и дифференциальный порог (едва заметная разница – ЕЗР). В прошлом веке Вебер обнаружил экспериментально и вывел зависимость о том, что дифференциальный порог пропорционален относительному увеличению интенсивности стимула:

$$\Delta S/S = \text{const} \text{ или } EЗР = k * \Delta S/S;$$

где S – физическая мера сигнала, ΔS – его приращение.

Другими словами, ЕЗР составляет постоянную долю интенсивности стимула. Метод численного определения величины ощущения был введен в психологическую науку Г. Фехнером. Фехнер выдвинул постулат, состоящий в том, что для каждой модальности ощущений должно быть некоторое относительное увеличение силы стимула, которое всегда должно давать наблюдаемое изменение ощущения. Опираясь на закон Вебера, Фехнер развил представление, по которому ощущение пропорционально логарифму раздражения, т. е. величина ощущения пропорциональна логарифму стимула:

$$\psi = k * \log S.$$

Это один из первых количественных законов психологии, названный им **основным психофизическим законом**. В дальнейшем С. Стивенсом было показано, что ощущение пропорционально показателю степени стимула и может быть выражено уравнением:

$$\psi = k * S^n .$$

Величина ощущения пропорциональна степени величины стимула. Это закон Стивенса. Показатель степени меняется в зависимости от того, какая сенсорная система исследуется.

Таким образом, в настоящее время существует две формулировки основного психофизического закона: логарифмическая и степенная. Противоречия в этом нет, так как логарифмическую функцию можно рассматривать как частный случай степенной. Эти законы необходимы для оценки действия стимулов и вызываемых ими ощущений в практической деятельности человека.

§ 2. Зрительная система

- 2.1. Строение глаза и его оптическая система.
- 2.2. Механизм фоторецепции.
- 2.3. Теории цветного зрения.
- 2.4. Основные зрительные функции.

Зрение для многих животных и человека является одним из основных способов дистантной ориентировки в пространстве. Солнечная энергия поступает в виде электромагнитного излучения и дискретных частиц – фотонов. Спектр электромагнитного излучения простирается от γ -лучей с длиной волны 10^{-12} см до радиоволн 10^{-6} см. Диапазон электромагнитного излучения с длиной волны 10^{-8} см до 10^{-2} см называют светом. У разных животных имеются свои рабочие спектральные диапазоны, например у пчелы – это 300 – 650 нм, у водных обитателей диапазон волн ограничен сине-зеленой частью спектра из-за фильтрации излучения толщей воды – 500 – 600 нм. Человек видит диапазон от 400 до 740 нм. Излучение с короткой длиной волны (короче 300 нм) обладает слишком высоким уровнем энергии и способно вызывать повреждение молекулярных комплексов. Это гамма-, рентгеновские и ультрафиолетовые лучи. Все они губительны для жизненно важных молекул, хотя глаз человека с удаленным хрусталиком может воспринимать УФ-лучи. Глаза многих насекомых тоже воспринимают УФ-лучи. Этот диапазон излучения интенсивно поглощается озоновым слоем в верхних слоях атмосферы.

2.1. Строение глаза и его оптическая система

Орган зрительной рецепции – глаз – включает в себя рецепторный аппарат, находящийся в сетчатке, и оптическую систему, которая формирует изображение на сетчатке. Оптический аппарат глаза представляет собой систему из нескольких линз, которая формирует на сетчатке уменьшенное и перевернутое изображение внешнего мира.

Оптический аппарат глаза состоит из **прозрачной роговицы**, передней и задней камер (содержат водянистую влагу), **радужной оболочки, образующей зрачок, хрусталика**, окруженного прозрачной сумкой, и **стекловидного тела**, которое занимает большую часть глазного яблока. Стекловидное тело – это прозрачный гель, состоящий из внеклеточной жидкости с коллагеном и гиалуроновой кислотой в коллоидном растворе.

Сенсорный аппарат глаза – сетчатка – развивается в процессе онтогенеза как часть промежуточного мозга, отделившаяся от него на ранних стадиях развития и связанная с ним посредст-

вом пучка волокон – зрительного нерва. Сетчатка покрывает внутреннюю поверхность задней части глазного яблока и состоит из нескольких слоев. Самый наружный слой состоит из клеток пигментного эпителия, которые содержат черный пигмент меланин (содержится также в коже) и бурый пигмент липофусцин (в норме содержится во всех клетках, его количество увеличивается при старении). К слою пигментного эпителия примыкает слой фоторецепторов – палочек и колбочек. У млекопитающих, птиц и других позвоночных фоторецепторы представлены палочками и колбочками. У человека – 6 – 7 млн колбочек и 110 – 125 млн палочек.

Зрительные рецепторные клетки позвоночных. У человека и некоторых других млекопитающих с цветовым зрением колбочки ответственны за цветовое зрение, а более чувствительные к свету палочки – за ахроматическое зрение. Общее строение **фоторецепторов позвоночных (палочек и колбочек)** таково. У каждой клетки имеется рудиментарная ресничка, которая соединяет содержащий рецепторные мембраны наружный сегмент с внутренним сегментом, где находятся ядро, митохондрии, синапсы и др. структуры. Рецепторная мембрана зрительных клеток позвоночных состоит из плоских пластинок, образованных поверхностной клеточной мембраной, около того места, где начинается наружный сегмент. В колбочках млекопитающих внутренняя полость каждой пластинки открывается во внеклеточное пространство. В палочках пластинки полностью обособлены и образуют стопку дисков, лежащую внутри наружного сегмента. В мембраны пластинок (дисков) встроены молекулы фотопигмента. Поскольку палочки и колбочки расположены на задней поверхности сетчатки, поступающий свет должен пройти через все остальные слои сетчатки, чтобы стимулировать их. **Своими фоточувствительными члениками палочки и колбочки обращены в сторону, противоположную свету.** Далее идут слои нервных клеток. К фоторецепторам примыкает **слой биполярных нейронов.** За ним идет **слой ганглиозных клеток.** Между биполярными и ганглиозными клетками находятся еще два типа клеток: **горизонтальные и амакриновые**, которые выполняют важную роль в латеральных взаимодействиях. Горизонтальные клетки получают возбуждение от соседних фоторецепторов и иннервируют бипо-

лярные клетки. Амакриновые клетки соединяют между собой биполярные и ганглиозные клетки. Аксоны ганглиозных клеток образуют зрительный нерв. Зрительный нерв человека состоит примерно из миллиона волокон. Возбуждение от фоторецепторов передается на волокна зрительного нерва через две нервные клетки – биполярную и ганглиозную.

В центральном участке сетчатки площадью около 1 мм^2 , где наше зрение наиболее четко, “эволюция” сместила все другие слои к периферии, образовав здесь кольцо из утолщенной сетчатки и обнажив центральные колбочки так, что они оказались на самой поверхности. Это есть **центральная ямка** (fovea centralis). В отличие от остальной части сетчатки в этой зоне слой рецепторов не закрыт другими нейронами сетчатки, и острота зрения здесь максимальная (до 140 тыс. колбочек на 1 мм^2). Здесь каждая колбочка соединена с одной биполярной клеткой, с которой также соединена всего одна ганглиозная клетка. В месте выхода из сетчатки волокон зрительного нерва фоторецепторов нет – это **слепое пятно**. Фоторецепторы, соединенные с одной ганглиозной клеткой, образуют рецептивное поле ганглиозной клетки. Рецептивные поля различных ганглиозных клеток перекрывают друг друга и связаны между собой. Это обусловлено тем, что в сетчатке есть горизонтальные (звездчатые) и амакриновые клетки, соединяющие по горизонтали биполярные и ганглиозные клетки. Поэтому одна ганглиозная клетка может быть связана с десятками тысяч фоторецепторов.

Построение изображения на сетчатке. Ход лучей зависит от показателей преломления и радиуса кривизны **роговицы, хрусталика и стекловидного тела**. Преломляющую силу оптической системы выражают в диоптриях. Одна **диоптрия (D)** – преломляющая сила линзы с фокусным расстоянием в 100 см. Преломляющая сила оптической системы глаза в целом равна 59 D при рассматривании далеких предметов и 70,5 D при рассматривании близких. Преломляющая сила роговицы – 43,05 D, хрусталика – 19,11 при рассматривании вдаль, 33,06 – при рассматривании вблизи.

Различный коэффициент преломления различных сред глаза затрудняет расчеты, и для упрощения используют модель – **реду-**

цированный глаз, в котором условно считают, что преломление всех сред одинаковое и одна узловая точка находится на 7,15 мм кзади от роговицы и на 15 мм кпереди от сетчатки. Для построения изображения на сетчатке надо провести линии от концов предмета к узловой точке и продлить их до пересечения с сетчаткой. Изображение получается действительным, перевернутым и уменьшенным. Из подобия треугольников следует, что величина изображения на сетчатке ($A_1 B_1$) во столько раз меньше самого предмета (AB), во сколько расстояние от сетчатки до узловой точки ($d_o=15\text{ mm}$) меньше расстояния от предмета до глаза.

Механизм аккомодации. Для ясного видения предмета необходимо сфокусировать лучи от него на сетчатке. У позвоночных фокусировка происходит за счет изменения кривизны хрусталика и как следствие – изменение фокусного расстояния. Хрусталик заключен в капсулу, переходящую по краям в волокна цинновой связки, которая прикрепляется к ресничному телу (*corpus ciliare*). Цинновы связки всегда натянуты, и их натяжение передается капсуле, уплощающей хрусталик. В ресничном теле находятся гладкие мышечные волокна. При их сокращении происходит расслабление цинновых связок, и хрусталик принимает более выпуклую форму. Ресничные мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами (*n. oculomotorius*). Радиус кривизны передней поверхности хрусталика при аккомодации уменьшается с 10 до 6 мм, а задней с 6 до 5,5 мм. Для нормального глаза дальняя точка ясного видения находится в бесконечности, т. е. далекие предметы мы рассматриваем без всякого сокращения ресничных мышц. Ближайшая точка ясного видения на расстоянии 10 см от глаза, т. е. предметы, расположенные ближе 10 см, не могут быть ясно видны даже при максимальном напряжении аккомодации.

2.2. Механизм фоторецепции

Простейший вид чувствительности к свету – способность различать разные интенсивности диффузного освещения – **светочувствительность**. Специализированные клетки – фоторецепторы – содержат светочувствительный пигмент, связанный с рецепторной мембраной. Молекулы пигмента изменяют свою структуру при поглощении фотонов света.

Представление о том, что для процесса фоторецепции нужен какой-то пигмент, было выдвинуто в 1872 г. Дж. Дрейпером, который пришел к выводу, что для восприятия света необходимо его поглощение молекулами в зрительной системе. В 1878 г. Кюне выделил чувствительное к свету вещество – **родопсин**, который лучше всего поглощает свет с длиной волны 500 нм. Все палочки содержат один зрительный пигмент – родопсин. Родопсин отражает синие и красные лучи и поэтому выглядит пурпурным. Из-за этого он и получил название зрительного пурпура.

Позднее было установлено, что все исследованные зрительные пигменты состоят из двух главных компонентов: белка опсина и протетической группы, которая у позвоночных представлена ретиналем (альдегидная форма витамина A_1 , т. е. спирта ретинола).

В темноте опсин и ретиналь тесно связаны и ретиналь находится в 11-цис-конфигурации. Поглощение кванта света приводит к изомеризации 11-цис-ретиная и образованию через промежуточные продукты (люмиродопсин, метародопсин I и II) двух веществ: транс-ретиная и опсина. Считают, что конформационные изменения опсина вызывают активацию G-белка, запускающего ферментативный каскад, который приводит к гидролизу цГМФ и закрытию натриевых каналов. цГМФ является универсальным внутриклеточным посредником и регулирует активность мембранных каналов при поглощении квантов света фотопигментом. В темноте цГМФ «удерживает» каналы в открытом состоянии. Поглощение света фотопигментом приводит к уменьшению количества цГМФ в цитоплазме и тем самым к закрытию каналов. Когда снова наступает темнота, под действием другого фермента – гуанилатциклазы – происходит регенерация цГМФ. Повышение уровня цГМФ ведет к открытию Na^+ каналов и увеличению темнового тока. Последующие химические превращения ретиная не связаны с возбуждением рецепторных клеток, но необходимы для восстановления родопсина. Транс-ретиналь регенерируется под действием фермента ретинальизомеразы из витамина A_1 (ретинола), запасенного в клетках пигментного эпителия, которые активно поглощают этот витамин из крови. Недостаток витамина A в пище приводит к замедлению синтеза ретиная, в

результате чего чувствительность глаз к свету ослабевает и развивается «куриная слепота».

В отличие от фоторецепторов беспозвоночных, реагирующих на свет деполяризацией, *у позвоночных палочки и колбочки отвечают на воздействие светом гиперполяризационным рецепторным потенциалом*. Свет вызывает снижение проницаемости мембраны наружного сегмента для Na^+ . В темноте мембрана примерно одинаково проницаема для ионов Na^+ и K^+ . Ионы Na^+ входят через открытые в темноте натриевые каналы и создают ток, чувствительный к свету (темновой ток). Ионы Na^+ не накапливаются в клетке благодаря работе Na-K насоса. Когда фотопигмент поглощает свет, проницаемость наружного сегмента для Na^+ уменьшается, что ведет к уменьшению темнового тока и гиперполяризации. После прекращения световой стимуляции восстанавливается высокая проницаемость мембраны для Na^+ и МП сдвигается в положительном направлении, возвращаясь к уровню потенциала покоя. Вызываемые таким образом изменения передаются путем кабельного распространения тока на внутренний сегмент клетки, где модулируют непрерывный процесс высвобождения нейромедиатора из пресинаптических участков базальной области мембраны. **Под влиянием гиперполяризации, вызванной светом, освобождение медиатора замедляется!** Так электрическая активность фоторецепторной клетки влияет на электрическую активность нейронов сетчатки и волокон зрительного нерва.

Существует два вида зрения: палочковое и колбочковое. Палочковое зрение (ночное, ахроматическое) имеет низкую разрешающую способность (остроту зрения) и высокую световую чувствительность. Другой термин – скотоскопическое, т. е. зрение при низком уровне освещенности. Низкая разрешающая способность палочек связана с тем, что одно нервное волокно связано с большим количеством палочек. Так как все палочки содержат один зрительный пигмент – родопсин, то различия в длине волны света воспринимаются лишь как различия интенсивности света.

Цветное колбочковое зрение (хроматическое) по сравнению с ночным (палочковым) обладает более низкой чувствительностью по двум причинам: во-первых, колбочки менее чувствительны, чем палочки, во-вторых, на одной ганглиозной клетке их конвер-

гирует меньше, чем палочек. Однако уменьшение конвергенции приводит к увеличению остроты зрения. Разные типы колбочек имеют разные пигменты, поглощающие свет в разных областях спектра. Колбочки обеспечивают фотопическое зрение – зрение при высоких уровнях освещенности.

2.3. Теории цветного зрения

В 1704 г. И. Ньютон показал, что, пропустив белый цвет через призму, можно получить монохроматические цвета. Пропустив эти цвета через вторую призму, он снова получил белый цвет. Далее Ньютон изготовил волчок с цветовыми секторами, при вращении которого опять получался белый цвет. Эти открытия привели к осознанию того, что обычный белый цвет состоит из непрерывного ряда лучей с различными длинами волн. Художникам давно было известно, что любой цвет можно получить, комбинируя три основные краски: красную, желтую и синюю. Возможно, с учетом этих фактов М.В. Ломоносов в 1756 г. предположил, что три чувствительные материи глаза избирательно воспринимают три основных цвета: красный, желтый, голубой. В его **трехкомпонентной теории цветового зрения**, которую впоследствии активно поддержал и развил Томас Юнг в 1802 г., а затем и Герман фон Гельмгольц в 1866 г., постулируется, что рецепторы глаза избирательно воспринимают три основных цвета: красный, желтый и синий. Но цветовые рецепторы каждого типа в большей или меньшей степени возбуждаются светом с любой длиной волны. По Юнгу, ощущение оранжевого цвета возникает в результате одновременного возбуждения красных и желтых рецепторов. Таким образом, бесконечное многообразие спектральных цветов можно воспроизвести с помощью нескольких цветов. Прямое доказательство существования трех типов рецепторов было получено только в 1954 г. Марксом и Мак-Николом при исследовании спектров поглощения одиночных колбочек сетчатки золотой рыбки. Были обнаружены три типа колбочек, которые отличались по спектральным пикам поглощения световых волн и соответствовали трем зрительным пигментам. Аналогичные результаты были получены на сетчатках обезьяны и человека. Существование трех типов колбочковых пигментов было подтвер-

ждено электрофизиологическими данными. Три типа колбочек имеют широкие зоны чувствительности со значительным перекрытием, особенно для красных и зеленых колбочек. Так, “красная” колбочка реагирует не только на длинноволновый, т. е. красный свет. Она лишь реагирует на него лучше других колбочек. Сказанное относится и к другим типам колбочек.

Другая теория цветового зрения была предложена немецким физиологом и психологом Эвальдом Герингом (1834 – 1918) и получила название **теории оппонентных цветов**. В психофизических опытах еще до Геринга были известны явления одновременного и последовательного цветовых контрастов. Явление одновременного цветового контраста состоит в том, что если, например, яркий зеленый круг окружает серое кольцо, то последнее кажется красным. Серый круг на красном фоне приобретает зеленоватый оттенок. Последовательный контраст состоит в том, что если после длительного рассматривания ярко-красной поверхности перевести взгляд на белую поверхность, то последняя кажется зеленой. С позиций трехкомпонентной теории это необъяснимо.

Геринг обратил внимание на то, что чистые цвета группируются в пары таким образом, что один элемент пары никогда не обнаруживается в цвете одновременно с другим. Красный цвет, в этом смысле, противостоит зеленому, зеленый – синему, а белый – черному. Он назвал такие пары оппонентными и связал их с шестью специфическими механизмами в сетчатке. Геринг, учитывая результаты смешения цветов, предположил, что в глазу (но не в мозге) существуют три оппонентных процесса: один для ощущения красного и зеленого; другой для желтого и синего; третий, качественно отличный от первых двух – для черного и белого. Геринг указывал на то, что отсутствуют цвета, которые можно было бы описать как желтовато-синий или красно-зеленый, а также “взаимное уничтожение” синего и желтого или красного и зеленого при их смешении в надлежащих пропорциях – цвет при этом полностью исчезает, т. е. возникает ощущение белого цвета. Геринг рассматривал красно-зеленый и желто-синий процессы как независимые, в том смысле, что смесь синего и красного дает синевато-красный или пурпурный цвет. Аналогично, смесь красного и желтого дает оранжевый, смесь зеленого

и синего дает синевато-желтый, а смесь зеленого и желтого – зеленовато-желтый. Постулировался также третий оппонентный механизм – черно-белый. По теории Геринга, черно-белый процесс предполагает пространственное сравнение или вычитание отражающих способностей, в то время как желто-синий и красно-зеленый процессы происходят в одном и том же участке поля зрения и не связаны с окружением. По теории Геринга, желтый и синий цвет взаимно антагонистичны; смешиваясь, они уничтожают друг друга; то же касается и красно-зеленой пары. Из-за полярного характера восприятия этих цветов Геринг назвал эти цветовые пары оппонентными цветами. Из его теории следует, что не может быть зеленовато-красного или сине-желтого цвета. Реально нельзя представить себе такие цвета.

Долгое время обе теории рассматривали как альтернативные. Только после 50-х годов XX века, когда была зарегистрирована активность одиночных нейронов, предложенные Герингом оппонентные механизмы получили подтверждение. В горизонтальном (С-клетки) и ганглиозном (биполярные клетки) слоях сетчатки и НКТ были обнаружены цветоспецифичные нейроны. Освещение центра их рецептивного поля светом одного участка спектра вызывало их возбуждение, освещение светом других участков спектра – торможение.

Как это случалось и раньше в истории науки, две теории, на протяжении десятилетий казавшиеся несовместимыми, оказались верны. Обе эти теории не противоречат, а дополняют друг друга: трехкомпонентная – работает на уровне рецепторов сетчатки, оппонентная – на уровне обработки возбуждений в нейронных сетях зрительного анализатора.

Цветовая слепота. В соответствии с трехкомпонентной теорией цветового зрения, людей с нормальным цветовым зрением называют трихроматами. Известны случаи, когда люди не различают тех или иных цветов. Такая аномалия носит название ди-хромазии. Врожденное расстройство восприятия цвета называют дальтонизмом, по имени английского врача Дальтона, имевшего нарушение восприятия красного цвета и описавшего это явление. Дальтонизмом страдают около 8% мужчин и 0,5% женщин. Это генетические нарушения, связаны с отсутствием определенных

генов в определяющей пол непарной у мужчин X-хромосоме. Различают три основных вида врожденных дефектов цветового зрения: нарушение восприятия красного цвета (протан-дефект), зеленого (дейтран-дефект), синего (тритан-дефект). Расстройства чаще выражены в двух разновидностях: протанопии и дейтеранопии. Эти названия связаны с тем, что в зависимости от длины волны и ее расположения в спектре, цветовоспринимающие рецепторы обозначают греческими словами: *красный* – *протос* (*первый*), *зеленый* – *дейтерос* (*второй*), *синий* – *тритос* (*третий*). Встречается и полная цветовая слепота (монохромазия), когда предметы видятся лишь в разных оттенках серого цвета (около 0,01%). Считают, что у таких лиц в колбочках, как и в палочках находится родопсин.

2.4. Основные зрительные функции

Показателями, характеризующими функции зрительной системы, служат: световая чувствительность, контрастная чувствительность, световая и темновая адаптация, величина цветоощущения, острота зрения, поле зрения.

Световая чувствительность. Наименьшая величина светового раздражителя, впервые вызывающая цветоощущение на фоне темноты, называется абсолютным порогом цветоощущения. Установлено, что абсолютная чувствительность в желтом пятне незначительна. Она достигает максимума в $10 - 12^0$ от центра, т. е. в месте, где обнаруживается наибольшее скопление палочек. Далее происходит снижение, и периферия сетчатки практически становится не чувствительной к световым раздражениям. Для колбочкового (цветного зрения) наибольшая чувствительность – желтое пятно. На расстоянии от него в 10^0 чувствительность уменьшается в 4 раза, в 20^0 – в 10 раз.

Разностная (контрастная) чувствительность. Световая чувствительность дает возможность установить наличие светового раздражения в поле зрения, но не может обеспечить восприятие рассматриваемого объекта. Для того чтобы объект стал различимым, необходимо наличие разности яркости между фоном и объектом. Относительную величину впервые замечаемой (пороговой) разности яркостей объекта и фона принято называть раз-

ностным порогом яркости, а функцию зрительного анализатора, характеризующую эту способность – разностной, или контрастной, чувствительностью. Величина разностного порога чувствительности примерно равна $1/60 - 1/100$.

Зрительная адаптация. Способность зрительного анализатора регулировать световую чувствительность и осуществлять анализ полученных раздражений в весьма широких пределах называется зрительной адаптацией. В реальных условиях порог световой чувствительности зависит от исходной освещенности. Различают темновую и световую адаптацию. Повышение чувствительности при переходе от света к темноте – темновая адаптация, от темноты к некоторой яркости – световая адаптация. При темновой адаптации максимальная чувствительность достигается через 60 – 120 минут. Диапазон этих сдвигов огромен. По данным Нагеля, при переходе от дневного солнечного света к полной темноте за 20 минут световая чувствительность возрастает в 250 000 раз. Ход адаптации зависит от предшествующей яркости: если ее уровень высок, то кривая имеет S-образную форму. Световая адаптация протекает значительно быстрее. Наибольшее снижение абсолютной чувствительности наблюдается в первые 2 – 3 минуты и к 8 – 10 минутам достигает предельно низкого уровня. Чем выше яркость, на которую адаптируется глаз при переходе к свету, тем интенсивнее падает чувствительность.

Острота зрения. Острота зрения определяет то наименьшее расстояние между двумя точками, которое глаз может различить. Способность различать расстояние между точками зависит от угла, под которым видны эти точки. За нормальную остроту зрения принимают способность глаза различать объект с угловыми размерами в 1 минуту. При этом минимальное изображение ложится на 3 колбочки, так как размер каждой 20 – 30 сек. Максимальной остротой зрения обладает желтое пятно. К периферии от него острота зрения много ниже. При удалении от центра на 20^0 острота зрения падает в 10 раз. При слабом освещении острота примерно одинакова на всех участках, так как колбочки почти не участвуют в восприятии.

Поле зрения. Совокупность точек, одновременно видимых глазом при фиксации взгляда в одной центральной точке, называ-

ется полем зрения. Границы: кверху – 60^0 , книзу – 70^0 , кнаружи – 90^0 . Для цветного зрения – меньше. В поле зрения каждого глаза имеется физиологическая слотома, называемая слепым пятном. Это пятно совпадает с местом расположения диска зрительного нерва, где зрительный нерв выходит из глазного яблока через склеру.

Бинокулярное зрение. С помощью зрения удастся определить все пространственные характеристики объектов: направление, удаленность, глубину (восприятие пространства и оценка расстояния). Восприятие удаленности объекта представляет собой перцептивное действие, которое осуществляется при помощи моно- и бинокулярных механизмов восприятия глубины пространства. Монокулярное восприятие глубины пространства оценивается по разнице величины знакомых предметов, перекрыванию или наложению предметов, перспективе и параллаксу при движении головы. При удаленности более 6 м бинокулярное восприятие пространства тоже основано на этих признаках.

В основе бинокулярного восприятия удаленности лежит **бинокулярный параллакс** – различие в проекционных отображениях объекта на сетчатке левого и правого глаза, возникающее вследствие различий в пространственном положении обоих глаз. Мерой бинокулярного параллакса для данной точки пространства служит разность углов, под которыми она видна правому и левому глазу. Эта мера называется **диспаратностью**, т. е. это и есть **бинокулярный параллакс**. Точки сетчаток правого и левого глаза, одновременное возбуждение которых дает слитное восприятие, называют **корреспондирующими**. Минимальная диспаратность, приводящая к восприятию различий в удаленности, характеризует стереоскопическую остроту зрения. Она равна ~ 15 угл. сек. Вплоть до значений 15 – 30 угл. мин объект воспринимается слитно. При больших значениях восприятие становится лабильным.

§ 3. Вестибулярная и слуховая системы

- 3.1. Строение и организация вестибулярного аппарата.
- 3.2. Механизм рецепции.
- 3.3. Физические свойства звуковых стимулов.

3.4. Анатомические основы слуха.

3.5. Теории слуха.

3.6. Механизм слуховой рецепции.

Органы слуха и равновесия у позвоночных тесно связаны анатомически и располагаются рядом, в каменистой части височной кости во внутреннем ухе. В процессе эволюции они развились из переднего конца системы боковой линии. Вестибулярный орган является одной из частей перепончатого лабиринта, образующего внутреннее ухо. Другой его частью является орган слуха. Перепончатый лабиринт заполнен одной жидкостью – эндолимфой и погружен в другую, называемую перилимфой.

Перепончатый лабиринт с рецепторным аппаратом организован так, что ответы (возбуждение) возникают в трех его различных частях **соответственно трем различным силам его вызывающим. Это сила тяжести, вращательное и линейное движение. В улитке – это воздушные колебания.** Поэтому лабиринт играет основную роль при ориентации организма в пространстве.

3.1. Строение и организация вестибулярного аппарата

Простейшим органом, сформировавшимся в процессе эволюции для определения ускорения тела и его положения в пространстве относительно силы тяжести, является **статоцит** беспозвоночных. Различные формы этого органа имеются у животных самых разнообразных групп – от медуз до позвоночных.

Статоцит состоит из полости, выстланной механорецепторными клетками, которые снабжены ресничками и соприкасаются с так называемыми статолитами (песчинками, известковыми конкрециями). Статолит или захватывается из внешней среды, или секретируется эпителием статоцита. В обоих случаях статолит должен иметь больший удельный вес, чем окружающая его жидкость. При изменении положения тела статолит раздражает волоски рецепторных клеток, вызывая их возбуждение.

Вестибулярный орган состоит из двух камер (отделов): саккулюса (круглого мешочка) и утрикулюса (овального мешочка). Другое их название – статолитовый аппарат (macula

utricle и macula sacculi). От саккулюса отходит еще одна камера, которая называется **лагена**. У млекопитающих она превращается в улитку. У рептилий и птиц есть и лагена, и улитка.

От утрикулуса отходят три полукружных канала, которые лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Три полукружных канала идеально приспособлены для сигнализации о движении головы в трехмерном пространстве. Каждый канал заканчивается расширением – ампулой. Каждая ампула содержит структуру в форме выступа, или гребня, – кристу, на которой находятся опорные и сенсорные волосковые клетки. Цилии волосковых клеток вдаются в желатинозную массу – **купулу**. Когда голова движется с ускорением в одной из трех плоскостей, инерционный сдвиг эндолимфы в соответствующем канале приводит к относительному смещению студенистого выступа – **купулы**. Движение купулы стимулирует волосковые клетки, расположенные около ее основания. Все клетки расположены так, что их киноцилии находятся на одной и той же стороне. Поэтому все волосковые клетки купулы возбуждаются при ускорении жидкости в одном направлении и тормозятся при ускорении в другом. При смещении купулы на цилии волосковых клеток действует усилие сдвига и возникает ответ.

3.2. Механизм рецепции

В вестибулярном органе рецепторы представлены волосковыми клетками. Волосковые клетки позвоночных – это чрезвычайно чувствительные механорецепторы в системе боковой линии рыб и амфибий, органах слуха и равновесия. Волоски представлены одной **киноцилией** и примерно двумя дюжинами неподвижных **стереоцилий**. Киноцилия состоит из двух центральных волокон и 9 периферических фибрилл. Стереоцилии содержат один фибриллярный осевой стержень и множество тонких, продольно расположенных актиновых филаментов. Длина стереоцилий возрастает от одного края клетки к другому.

Волосковые клетки чувствительны к направлению механического смещения стереоцилий. **Изгиб в сторону самой длинной стереоции ведет к деполяризации** волосковой клетки, а **изгиб в противоположную сторону – к возникновению гиперполяри-**

зационного рецепторного потенциала. Рецепторный потенциал модулирует свойственное клетке спонтанное освобождение медиатора в области ее базального конца. В свою очередь скорость выделения медиатора определяет частоту разрядов в сенсорных окончаниях, с которыми волосковые клетки образуют химические синапсы. В зависимости от направления изгиба цилий, выделение медиатора, следовательно, и частоты разрядов в афферентном окончании увеличиваются или уменьшаются по сравнению со спонтанным уровнем, соответствующим нулевому смещению цилий. Особенность ответа волосковых клеток на стимуляцию состоит в том, что зависимость «вход – выход» у них асимметрична. Это значит, что изменение потенциала, вызываемое смещением в сторону самой длинной стереоцилии (т.е. деполяризация), больше, чем изменение, вызванное смещением в противоположную сторону (т.е. гиперполяризация). Таким образом, вестибулярные рецепторы – это вторичные сенсорные клетки; они не обладают собственными отростками, а иннервируются афферентными волокнами (дендритами) нейронов вестибулярного ганглия. Затем аксоны этих нейронов образуют вестибулярный нерв, который идет в вестибулярные ядра ствола мозга. На рецепторных клетках также оканчиваются **эфферентные волокна**, которые изменяют чувствительность рецепторов, оказывая как возбуждающее, так и тормозящее действие.

Органы равновесия реагируют на изменения в скорости вращения или поступательного движения головы. Естественным стимулом для полукружных каналов служит **угловое ускорение (вращение)**. Линейное ускорение не влияет на них, так как взаиморасположение каналов, купулы и ресничек при этом не изменяется. По картине активности нервных волокон, приходящих из трех полукружных каналов с каждой стороны, мозг получает информацию об угловом ускорении головы.

Другая часть органа равновесия – отолитовый аппарат – сигнализирует о положении головы относительно направления силы тяжести, а у низших позвоночных еще и воспринимает механические вибрации (например, звуковые волны).

В утрикулусе, саккулусе и лагене массы волосковых сенсорных и опорных клеток образуют овальные участки, которые назы-

вают **макулами**. У человека площадь макулы утрикулюса составляет $2,3 \times 2,1$ мм, макулы саккулюса – $2,2 \times 1,2$ мм. Цилии волосковых клеток макулы вдаются в желатинозное вещество, состоящее в основном из мукополисахаридов. В нем заключены кристаллы углекислого кальция. Эта минеральная конкреция (кристаллы кальцита), окруженная желатинозной массой, называется отолитом, или отолитовой мембраной. **Отолитовая мембрана**, содержащая кристаллы кальцита, имеет существенно больший удельный вес (приблизительно 2,2), чем эндолимфа (около 1), заполняющая внутренние полости. Тяжесть отолита и его движение создают усилие сдвига, которое действует на цилии нижележащих волосковых клеток и вызывает в них ответ. Если орган подвергается действию линейного ускорения, сила инерции, действующая на эндолимфу и отолитовую мембрану, различна. Таким образом, весь отолитовый аппарат очень легко скользит по сенсорному эпителию подобно тому, как движутся по инерции незакрепленные предметы в резко затормозившем автомобиле.

Когда тело выпрямлено и голова находится в нормальном положении, макула утрикулюса расположена почти горизонтально, так что отолитовая мембрана не прикладывает усилия к сенсорному эпителию. Когда голова наклоняется, макула утрикулюса оказывается расположенной под углом, и тяжелая отолитовая мембрана соскальзывает по эпителию. Стимуляция макулы саккулюса происходит также, но эта структура расположена почти вертикально при нормальном положении головы.

Таким образом, **при любом положении головы каждая из отолитовых мембран занимает определенное положение относительно подлежащего сенсорного эпителия**, что дает определенную картину возбуждения в нервных волокнах, которая обрабатывается в центральном отделе вестибулярной системы.

3.3. Физические свойства звуковых стимулов

Звуки – это упругие механические колебания среды, которые распространяются в виде продольных волн сжатия и растяжения. Эти механические колебания воздушной среды воспринимаются органом слуха. Звук распространяется в воздухе в виде волны со

скоростью 335 м/сек. Человек воспринимает звуки в частотном диапазоне от 16 Гц до 20 кГц.

Интенсивность звука – количество энергии, проходящей через единицу площади поверхности, перпендикулярно к направлению распространения звуковой волны. Для практических целей легче измерять не энергию колебаний, а **звуковое давление**. Как и любое другое, звуковое давление выражают в $\text{Н/м}^2 = \text{Па}$ (паскаль). Звуковое давление линейно связано с амплитудой звуковых колебаний, поэтому его квадрат пропорционален энергии звука. Минимальный слуховой порог у человека для чистого тона на частоте 1000 Гц в абсолютных величинах принято считать $2 \cdot 10^{-5}$ Па.

Ощущение громкости связано с интенсивностью физического раздражителя логарифмической зависимостью. Поэтому вместо шкалы абсолютных значений звукового давления и интенсивности звука в акустике пользуются относительной логарифмической шкалой, наиболее объективной и соответствующей физиологической особенности восприятия. Отношение максимального звукового давления, достигающего болевого порога, к минимальному на пороге слышимости составляет 10^{14} . Десятичный логарифм этого числа равен 14, значит, указанные звуки отличаются по давлению на 14 логарифмических единиц. Эту единицу измерения называли **бел** (Б). В акустике пользуются более мелкой единицей (0,1 бела), называемой децибел (дБ). Шкала децибелов имеет то преимущество, что весь огромный диапазон интенсивностей звуков – от едва слышимых до чрезмерно громких – выражается в диапазоне от 0 до 140 дБ.

3.4. Анатомические основы слуха

В органе слуха выделяют наружное, среднее и внутреннее ухо. Звуковые волны направляются в слуховую систему через наружное ухо – ушную раковину и наружный слуховой проход к барабанной перепонке. У человека наружный слуховой проход имеет длину 2,7 см и напоминает органную трубу, закрытую с одного конца барабанной перепонкой. Резонанс наблюдается, если длина резонатора составляет $\frac{1}{4}$ длины волны. Наружный слуховой проход имеет резонансную частоту около 3 кГц, что соответствует максимальной чувствительности слуха в области 1 – 4 кГц.

Барабанная перепонка – это тонкая соединительнотканная мембрана, которая образует преграду между наружным и средним ухом. Толщина барабанной перепонки 0,1 мм, волокна идут в различном направлении, поэтому она не имеет своей резонансной частоты. По своей форме она напоминает вдавленную внутрь воронку. В середину ее с внутренней стороны вплетена рукоятка молоточка. В полости среднего уха расположена цепочка подвижно сочлененных косточек: **молоточек (malleus), наковальня (incus) и стремечко (stapes)**. Ручка молоточка прочно связана с барабанной перепонкой, а основание стремечка помещено в отверстие каменистой части височной кости – овальное окно. Здесь стремечко граничит с внутренним ухом. Слуховые косточки усиливают давление колебаний воздуха на барабанную перепонку следующим образом. **Во-первых**, косточки работают как рычаг, обеспечивая выигрыш в силе в 1,3 раза. **Во-вторых**, поверхность барабанной перепонки равна 70 мм^2 , а поверхность мембраны овального окна равна $3,2 \text{ мм}^2$, поэтому обе мембраны и связывающие их косточки работают как **трансформатор давления**. Поскольку площадь овального окна составляет примерно $1/22\text{--}25$ площади барабанной перепонки, энергия звука, воздействующая на барабанную перепонку и передаваемая слуховыми косточками овальному окну, концентрируется на меньшей площади, поэтому давление на овальное окно больше примерно в 20 раз, чем исходное на барабанную перепонку. Энергия звука передается через систему слуховых косточек с барабанной перепонки во внутреннее ухо, усиливаясь при этом в 20 – 25 раз!

Такое увеличение давления необходимо для передачи колебаний, так как инерция жидкости улитки по другую сторону овального окна больше, чем инерция воздуха, действующего на барабанную перепонку. Другой важной функцией среднего уха является защита внутреннего уха от механических нагрузок при воздействии очень громких звуков за счет изменения характера колебаний стремечка в зависимости от силы звука. При пороговых значениях звукового давления стремечко колеблется как поршень, его абсолютные смещения малы и повторяют движения барабанной перепонки, которые составляют около 10^{-11} м. При средней силе звука стремечко начинает совершать колебательные

движения вокруг вертикальной оси у овального окна (подобно открываемой и закрываемой двери). При очень громких звуках стремечко начинает совершать вращательные движения вокруг горизонтальной оси овального окна, таким образом предотвращается избыточно сильное движение жидкости во внутреннем ухе.

Полость среднего уха соединяется с глоткой посредством евстахиевой трубы. При глотании труба открывается, вентилируя среднее ухо, и уравнивает давление в нем с атмосферным. Внутреннее ухо помещается в каменистой части височной кости вместе с органом равновесия. Из-за своей формы слуховой орган назван улиткой (*cochlea*). Из позвоночных настоящая улитка имеется только у млекопитающих; птицы и крокодилы обладают почти прямолинейным кохлеарным протоком. У остальных позвоночных кохлеарных протоков нет. Восприятие звуковых волн у низших позвоночных осуществляют волосковые клетки, связанные с отолитами утрикулуса и саккулуса и лагеной (одной из трех макул).

Улитка представляет собой костный суживающийся к концу спиральный канал, закрученный наподобие раковины улитки, образующий у человека 2,5 завитка. Диаметр костного канала у основания – 0,5 мм, на вершине – 0,04 мм. Длина развернутой улитки около 35 мм, а ее объем около 100 мкл (примерно две капли воды). По всей длине костный канал разделен двумя перепонками: тонкой вестибулярной мембраной, или мембраной Рейснера, и более плотной и упругой – основной мембраной. Вестибулярная мембрана и основная мембрана разделяют костный канал улитки на три узких хода или иначе три параллельных свернутых вместе канала: нижнего – барабанного (*scala tympani*), верхнего – вестибулярного (*scala vestibuli*) и среднего – перепончатого (*scala media*). Первые два канала на вершине улитки (верхний и нижний) соединяются между собой через отверстие – **геликотрему**. Они заполнены перилимфой, которая по составу сходна с внеклеточной жидкостью и содержит много ионов Na^+ (140 ммоль/л). Перилимфа и спинномозговая жидкость очень близки по своему составу.

Средняя лестница заполнена эндолимфой и не сообщается с полостями других каналов. Эндолимфа богата ионами K^+ (145 ммоль/л) и сходна с составом внутриклеточной среды. Пе-

ри- и эндолимфатические области улитки соединяются с соответствующими областями вестибулярного аппарата.

Основание стремечка в овальном окне примыкает к перилимфатическому пространству вестибулярной лестницы. Отверстие замыкается кольцевой связкой, так что перилимфа не может вытекать. В основании нижней (барабанной) лестницы есть еще одно отверстие, открывающееся в среднее ухо – круглое окно. Оно также закрыто тонкой мембраной, предотвращающей вытекание перилимфы.

Вестибулярная (верхняя) лестница отделяется от средней лестницы рейснеровской мембраной, а основная (базиллярная) мембрана разделяет среднюю и барабанную (нижнюю) лестницы.

Утолщение, проходящее вдоль основной мембраны, – **кортиев орган**, содержит рецепторы, окруженные поддерживающими клетками. Рецепторы представлены волосковыми клетками, каждая из которых имеет примерно 24 стереоцилии – неподвижные субмикроскопические ворсинки или волоски. Стереоцилии содержат один фибриллярный стержень и множество тонких, продольно расположенных актиновых филаментов. Длина стереоцилий возрастает от одного края клетки к другому. Еще волосковые клетки обычно имеют одну киноцилию (она присутствует у волосковых клеток боковой линии рыб и органа равновесия). Киноцилия состоит из двух центральных волокон и 9 периферических фибрилл. *В рецепторах кортиевого органа киноцилии редуцированы* и, вероятно, не играют особой роли в механорецепции.

Различают наружные и внутренние волосковые клетки. Наружные клетки расположены в три ряда, а внутренние – в один. У человека приблизительно 3500 внутренних и 12000 наружных клеток. Волосковые клетки являются вторичными сенсорными клетками. Стереоцилии трех наружных рядов волосковых клеток соприкасаются с текториальной (наружной мембраной). Стереоцилии внутреннего ряда с ней не контактируют. Как полагают, стереоцилии внутреннего ряда стимулируются тогда, когда слой вязкой слизи, покрывающий текториальную мембрану, смещается перпендикулярно оси цилии. Возможно, это указывает на большую чувствительность этих стереоцилий к ускорению или скорости смещения, чем к степени смещения слизи. Непосредст-

венный контакт внешних волосковых клеток с текториальной мембраной определяет их чувствительность не только к скорости, но и к степени смещения. Волосковые клетки расположены правильными рядами.

Афферентные (чувствительные) нервные волокна, иннервирующие волосковые клетки, приходят из биполярных клеток спирального ганглия, расположенного в центре улитки. Центральные отростки клеток ганглия идут в ЦНС (внутренние бугорки четверохолмия). Около 90% нервных волокон спирального ганглия оканчиваются на внутренних волосковых клетках, каждая из которых образует контакты с множеством нервных волокон. Только оставшиеся 10% волокон иннервируют более многочисленные наружные волосковые клетки. Всего слуховой нерв содержит 30 – 40 тысяч афферентных волокон. Обнаружены и эфферентные волокна, которые идут к кортиевоу органу, но их функциональное значение до конца не ясно. Известно, что они могут тормозить активность афферентных волокон.

На внешней стороне средней лестницы расположена сосудистая полоска (*stria vascularis*) с высокой метаболической активностью и хорошим кровоснабжением. Она играет важную роль в обеспечении улитки энергией и регуляции состава эндолимфы. Различные ионные насосы, включая калиевый, поддерживают здесь постоянство ионной среды и положительный потенциал (+80 мВ) эндолимфы. МП слуховых клеток составляет 70 мВ. Таким образом, разность между потенциалом эндолимфы и потенциалом клетки достигает 150 мВ!

3.5. Теории слуха

Вибрация воздуха, действуя на барабанную перепонку через слуховые косточки, молоточек, наковальню и стремечко, передается на овальное окно и действует на перилимфу. В среднем ухе расположены две мышцы: *m. tensor tympani* и *m. stapedius*. Первая из них, сокращаясь, усиливает натяжение барабанной перепонки, ограничивая амплитуду колебания при сильных звуках, вторая – фиксирует стремя и ограничивает его движения.

Энергия вибрации, пройдя через жидкости улитки и через мембраны (рейснерову и базилярную), разделяющие ее каналы,

рассеивается, благодаря мембране круглого окна. Распределение колебаний в жидкости улитки зависит от частоты колебаний, поступающих на мембрану овального окна.

Для объяснения механизмов восприятия звука было предложено несколько теорий: **резонансная теория Гельмгольца, телефонная теория Резерфорда, теория бегущей волны Бекеша и теория стоячих волн Эвальда.**

По современным представлениям (Бекеша, Эвальд), в улитке имеют место явления резонанса. Однако резонирующим субстратом является не определенное волокно основной мембраны, как считал Гельмгольц, а столб жидкости (перилимфы и эндолимфы) определенной длины. Механика возбуждения улитки под действием звуковых колебаний была исследована Георгом фон Бекеша и сформулирована в виде **гидродинамической теории возбуждения улитки (1960).** Бекеша предположил, что основная мембрана колеблется по типу бегущей волны.

Смещение барабанной перепонки передается через косточки мембране овального окна и далее на средний (эндолимфатический) канал через рейснерову и базилярную мембраны. Колебания эндолимфатического канала вызывают формирование волны колебания, распространяющейся от стремечка к геликотреме, подобно волне, возникающей, если потрянуть свободный конец веревки с закрепленным другим концом. Базилярная мембрана отличается от веревки тем, что ее механические свойства в разных участках не одинаковы. От овального окна к вершине она расширяется и утолщается от 0,04 мм до 0,5 мм. Рядом со стремечком она уже имеет примерно в 100 раз большее значение модуля упругости, чем у вершины. Благодаря неоднородным механическим свойствам основной мембраны волны разной частоты приводят в движение разные ее участки. Поскольку при действии звука стремечко находится в состоянии постоянных колебаний, вдоль эндолимфатического канала к геликотреме непрерывно следуют волны, которые называют бегущими. Жесткость базилярной мембраны снижается от стремечка к геликотреме. Амплитуда волны, движущейся к геликотреме, сначала увеличивается, становясь даже больше, чем в начальном участке, а затем, под действием упругих свойств заполненных жидкостью каналов, ослаб-

ляется и полностью исчезает, прежде чем достигнет геликотремы. Где-то между местом возникновения и местом затухания волны должен быть участок, где ее амплитуда максимальна. Этот амплитудный максимум зависит от частоты колебаний: при высоких частотах он располагается ближе к стремечку, при более низких – к геликотреме. Низкие частоты (менее 100 Гц) вызывают колебания наиболее массивной части мембраны около геликотремы. Высокие частоты (8000 Гц и более), наоборот, приводят в движение участок мембраны вблизи овального окна. Для частоты 1600 Гц максимум колебаний находится около середины улитки.

В результате, каждая точка базилярной мембраны подвергается наиболее эффективному смещению под действием стимула определенной частоты. Это явление называется **дисперсией частоты**. Сенсорные клетки возбуждаются наиболее сильно там, где амплитуда колебаний максимальна, поэтому при действии разных частот возбуждаются различные клетки (**теория места**). При средних уровнях звукового давления механические смещения мембраны составляют от 10^{-10} до 10^{-11} м.

3.6. Механизм слуховой рецепции

В результате механических колебаний основной мембраны лишь в области амплитудного максимума происходит возбуждение волосковых клеток. В этом месте базилярная и текториальная мембраны сдвигаются относительно друг друга. Первым этапом преобразования механической микродеформации мембраны волосковых клеток, вызванных энергией стимула, является относительный боковой сдвиг кортиевого органа и текториальной мембраны, к которой прикреплены стереоцилии наружных волосковых клеток. Боковое смещение кончиков стереоцилий является для них адекватным стимулом. Результатом является активация ионных каналов в рецепторной мембране и прохождение тока ионов через мембрану в волосковую клетку. Рецепторные потенциалы модулируют приток в клетку ионов Ca^{++} по кальциевым каналам, находящимся в базальной области волосковой клетки. Кальций регулирует выделение синаптического медиатора, природа которого не выяснена, влияющего на частоту разрядов в афферентных волокнах слухового нерва.

Предпосылкой этого процесса является существование **эндокохлеарного** потенциала. Микроэлектродные измерения показали, что эндолимфатическое пространство обладает положительным (+80 мВ) зарядом по отношению к вестибулярной лестнице. Сосудистая полоска и кортиев орган заряжены отрицательно (-70 мВ). Поскольку между эндолимфатическим пространством и внутриклеточной средой существует значительная разность потенциалов ($\cong 150$ мВ), при возникающих синхронно со стимулом изменениях сопротивления мембраны возникают локальные ионные токи, меняющие мембранный потенциал волосковых клеток.

Регистрация электрической активности в разных участках улитки показала, что колебания электрического потенциала в ней соответствуют по частоте, фазе и амплитуде вызывающим их звуковым волнам. Это так называемые **микрофонные потенциалы улитки** – результат суммации рецепторных токов, которые возникают в многочисленных волосковых клетках, стимулируемых движениями базилярной мембраны. Рецепторные токи волосковых клеток точно отражают движения этой мембраны во всем диапазоне звуковых частот (16 – 20000 Гц), воспринимаемых ухом.

Слуховая ориентация в пространстве (бинауральный слух). Слуховая система обеспечивает очень точную оценку направления звука. Основой слухового восприятия направленного слуха служит различие в физических параметрах акустических сигналов, достигающих правого и левого уха. **Во-первых**, так как звук распространяется с конечной скоростью, он достигает более удаленного уха несколько позже. Изменение времени прихода всего лишь на 30 мксек уже достаточно для создания впечатления смещения звука от срединной плоскости. По времени ухо определяет задержку звука всего в $3 \cdot 10^{-4}$ сек, что соответствует отклонению источника звука на 3° от средней линии. Только когда различия во времени прихода сигналов достигают 2 мсек, звуки воспринимаются раздельными. **Во-вторых**, сравнительная интенсивность звука слабее на той стороне, которая повернута от источника раздражения, так как звуковая волна попадает здесь в акустическую «тень» головы. Слуховая система способна обнаружить разницу интенсивности звука в 1 дБ.

§ 4. Хеморецепция

- 4.1. Механизмы хеморецепции (вкусовой и обонятельной).
- 4.2. Вкусовая чувствительность.
- 4.3. Обоняние.
- 4.4. Теория обоняния.

Развитие видов химической чувствительности связано с их значением для полового и пищевого поведения, избегания вредных веществ, хищников и вредных условий жизни.

Обоняние, более чувствительное к летучим веществам, дает предварительную информацию, направляя организм к пахучему предмету или прочь от него.

Вкус относится к контактными видам чувствительности. Он обладает тесными рефлекторными связями с процессами поглощения и переваривания пищи или обеспечивает выбрасывание вредных веществ из ротовой полости.

В основе вкусовой чувствительности лежит химическая чувствительность к жидким веществам, находящимся в растворах. В основе обоняния лежит взаимодействие молекул пахучих веществ с обонятельными клетками. Молекулы пахучих веществ, отделяясь от своей основной массы и передвигаясь токами воздуха, могут действовать на расстоянии. Различие между вкусом и обонянием определяется только местоположением и чувствительностью рецепторов. Даже у наземных животных обоняние и вкус тесно связаны между собой.

Ощущения вкуса и запаха возникают на основе избирательной реакции сенсорных клеток на присутствие молекул некоторых соединений. Вкусовые и обонятельные клетки действуют как экстерорецепторы. Другие хемочувствительные клетки действуют как интерорецепторы, например для определения CO_2 . Вкус и обоняние, по сравнению с другими чувствами, проявляют значительно большую способность к адаптации. При постоянном действии стимула уровень возбуждения в афферентных волокнах заметно снижается и соответственно этому ослабляется и восприятие.

4.1. Механизмы хеморецепции (вкусовой и обонятельной)

Первым процессом, участвующим в активации хеморецепторов, является химическое взаимодействие между стимулирующей молекулой и рецепторным белком. Из вкусовых органов были выделены белки, обладающие свойствами ферментов. Каждая рецепторная клетка **реагирует с высокой степенью избирательности на определенную группу веществ**. Малейшие изменения в структуре вещества могут изменить характер его восприятия и сделать его полностью неэффективным. Возможно, что на эффективность воздействия той или иной молекулы влияют ее размер (длина цепи) и распределение вдоль нее электрических зарядов (т.е. расположение функциональных групп). Однако тот факт, что во многих случаях молекулы вещества, сильно различающиеся по химическому строению, вызывают одно и то же обонятельное ощущение, до сих пор не нашел своего объяснения.

Каким же образом вкусовая или обонятельная клетки преобразуют химический стимул? Одним из объяснений может быть проведение аналогии с постсинаптической мембраной химического синапса, которую можно рассматривать как высокоспециализированную хемосенсорную мембрану. Связав медиатор АХ, постсинаптические рецепторные молекулы мембраны подвергаются конформационным изменениям, приводящим к активации Na^+ и K^+ мембранных каналов. В результате возникает направленный в клетку синаптический ток (аналогичный рецепторному току), который деполяризует ее и генерирует ПД. Известно, что участок связывания АХ лежит на белковой молекуле. Таким образом, конформационное изменение при связывании молекулы пахучего вещества могло бы быть одним из способов преобразования химического стимула в открытие каналов для прохождения через мембрану рецепторного тока.

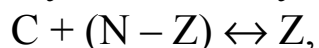
4.2. Вкусовая чувствительность

Биологическое значение вкусовой чувствительности состоит в том, что, во-первых, происходит проверка съедобности пищи; во-вторых, благодаря наличию вегетативных эфферентов, вкусо-

вые ощущения рефлекторно связаны с секрецией пищевых желез и действуют не только на интенсивность секреции, но и на состав секрета в зависимости от вкусовых качеств.

Теории вкуса. Существует несколько теорий, объясняющих процессы взаимодействия молекул вкусовых веществ с рецепторными клетками. П.П. Лазарев в 1920 г., исходя из роли ионов в процессе возбуждения, предполагал, что вкусовые луковицы каждого сосочка содержат высокочувствительные вещества белковой природы, разлагающиеся под влиянием адекватного стимула.

В настоящее время наиболее разработанной является теория Бейдлера. Он предположил, что вкусовые стимулы – молекулы или ионы вкусовых веществ – взаимодействуют с активными центрами – рецепторами – определенными участками клеточной мембраны. Активные центры представляют собой полиэлектролиты белковой природы, содержащие большое количество заряженных боковых цепей. Взаимодействие вкусовых стимулов с активными центрами протекает по типу мономолекулярной реакции:



где C – концентрация стимулирующего вкусового вещества; N – общее число активных центров рецептора; Z – число активных центров, связанных при концентрации вкусового вещества, равной C .

Величина ответа R рецепторной клетки прямо пропорциональна числу связанных активных центров ($R = Z$), а максимальный ответ $R_{\max}$ наблюдается, когда заняты все активные центры ($R_{\max} = N$). Взаимодействие частиц вкусового вещества с активными центрами рецептора представляет собой не ферментативный, а физический процесс адсорбции, в основе которого лежит слабое дисперсионное взаимодействие. О физической природе свидетельствует то, что реакция вкусовых рецепторов на соленый стимул не меняется при повышении температуры от 20 до 30° С.

Организация вкусовой чувствительности. У некоторых рыб вкусовые хеморецепторы распределены по всему телу. У насекомых вкусовые рецепторы находятся на лапках и усиках. Для них вкус представляет один из видов кожной чувствительности, подобно температурной и болевой. Большинство наземных позвоночных животных утратили эту чувствительность на всей по-

верхности кожи за исключением ротовой полости и языка. Однако афферентные пути от вкусовых рецепторов идут в составе нервов, несущих информацию от рецепторов давления, температуры, боли, а некоторые нервные окончания в языке отвечают одновременно на вкусовую и температурный или вкусовую и тактильный раздражители.

Вкусовые клетки – вторичные рецепторы. При раздражении в них возникает рецепторный потенциал, который через синапсы передается в афферентные волокна двух черепно-мозговых нервов, обеспечивающих вкусовую рецепцию: барабанная струна (*chorda tympani*) – веточка VII пары лицевого нерва (*n. facialis*), которая иннервирует переднюю и боковые части языка и IX пара – языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*), иннервирует заднюю часть языка. Каждое нервное волокно ветвится и получает сигналы от рецепторных клеток различных вкусовых почек.

Вкусовые клетки имеют потенциал покоя в пределах 30 – 50 мВ. При действии вкусового стимула на клетку наблюдается медленная деполяризация клеточной мембраны и формируется генераторный потенциал величиной от 15 до 45 мВ.

Сенсорные вкусовые клетки у человека расположены на поверхности языка. Вместе с группами поддерживающих клеток они образуют **вкусовые почки** в эпителии сосочков языка, а также на задней стенке глотки, мягком небе, миндалинах и надгортаннике. **В каждой почке находится 40 – 60 вкусовых клеток.** Крупные сосочки у основания языка содержат до 200 вкусовых почек каждый, тогда как более мелкие грибовидные и листовидные сосочки, расположенные на передней и боковой поверхностях, содержат лишь по несколько почек. У взрослого человека на языке расположено несколько тысяч вкусовых почек. Железы языка, расположенные между сосочками, секретируют жидкость, которая промывает вкусовые почки. На дистальной части рецепторных клеток находятся микроворсинки, которые выходят в общую камеру. Камера через пору на поверхности языка сообщается с внешней средой. Стимулирующие молекулы вещества через пору проникают в камеру и действуют на ворсинки клеток.

Качество вкуса. Человек различает 4 основных вкусовых качества: сладкое, кислое, соленое, горькое. Вкус сладкого связан главным образом с природными сахарами, такими как сахароза и глюкоза. Вкус NaCl соленый. Другие соли, например KCl, вызывают ощущение горького и соленого. Подобные смешанные ощущения характерны для многих естественных раздражителей и соответствуют природе их компонентов. Веществами с кислым вкусом являются кислоты, а горький вкус имеют многие растительные алкалоиды.

На поверхности языка можно выделить области специфической чувствительности. Так, вкус горького в первую очередь ощущается основанием языка. Другие вкусовые раздражители действуют на боковые поверхности и кончик языка с перекрыванием областей. Вкусовые ощущения вероятно сходны у всех млекопитающих. В экспериментах было показано, что другие млекопитающие различают те же вкусовые качества, что и человек. Однако регистрация активности отдельных вкусовых нервных волокон выявила отсутствующие у человека особенности вкусовой чувствительности. У кошек были обнаружены «водяные волокна» либо реагирующие на раздражение водой, либо имеющие вкусовой профиль, включающий воду как один из раздражителей. У человека чувствительности к чистой воде не обнаружено. У мух выделили три узкоспецифичных рецептора: на соли, на сахара, на чистую воду.

Реакции клеток и волокон на раздражители. В большинстве случаев одиночная клетка реагирует на вещества, обладающие разными вкусовыми качествами – сладкое, соленое, кислое, горькое, тогда как другие клетки могут обладать повышенной чувствительностью только к одному стимулу. В отличие от вкусовых клеток вкусовые **сосочки строго специфичны**. При электрическом раздражении отдельных сосочков возникает какое-либо одно из четырех ощущений. Сосочки отличаются строгой локализацией на поверхности языка и делятся на соленые, кислые, сладкие и горькие. При этом в **афферентном волокне** возникает определенная картина импульсации. Такой специфический вид импульсации носит **название вкусового профиля** волокна.

4.3. Обоняние

Обоняние – процесс восприятия запаха, вид чувствительности, направленный на восприятие разнообразных пахучих веществ. Для многих видов животных запах имеет сигнальное значение, в связи с чем обоняние используется ими для поиска и выбора пищи, места обитания, для ориентации, коммуникации с особями своего вида (феромоны), полового поведения. **По роли обоняния в жизнедеятельности** и степени развития обонятельного анализатора животных делят на три группы:

1) макросматиков (большинство млекопитающих, собаки, крысы);

2) микросматиков (птицы, приматы – человек);

3) аносматиков (зубатые киты – дельфины и кашалоты).

У человека обоняние играет значительно меньшую роль, чем другие виды сенсорного восприятия – зрение и слух.

Качества запаха. Разные авторы предлагают множество разных вариантов классификаций запахов по качеству. Классы запахов, как правило, именуются по их естественным источникам или по типичным представителям данного класса, *например, цветочный, эфирный, мускусный, камфарный, гнилостный, едкий*. Трудность классификации состоит в том, что корреляция между запахом и химическими свойствами вещества много меньше, чем у вкуса.

Молекулы пахучих веществ поступают к рецепторам периодически во время вдоха через ноздри, в меньшей степени – из полости рта, благодаря диффузии через хоаны. Поэтому во время еды возникает смешанное ощущение запаха и вкуса. Обнюхивание – характерная черта поведения многих животных – позволяет увеличить поток воздуха над обонятельной системой и таким образом увеличить концентрацию стимулирующих молекул.

Обонятельный анализатор относится к химическим анализаторам дистантного действия. Обонятельный эпителий имеет толщину 100 – 150 мкм и содержит рецепторные и опорные клетки. Он окрашен в желтый цвет из-за присутствия пигмента в опорных клетках. Чувствительные обонятельные клетки находятся в основном в верхней носовой раковине и частично в средней.

Всего в обонятельной области у человека на площади около 10 см^2 содержится приблизительно $10^5 - 10^6$ рецепторов. У других позвоночных число их может быть гораздо больше, так, по Шмидту, у немецкой овчарки число рецепторов составляет $2,2 \cdot 10^8$. По другим данным рецепторных клеток у человека 10 млн, у кролика – 100 млн, у собаки – 200 млн.

4.4. Теория обоняния

Обонятельный рецептор представляет собой нейрон, клеточная мембрана которого образует ряд ресничек длиной до 100 мкм и диаметром 0,1 мкм. Обонятельная рецепторная клетка имеет веретенообразную форму. На поверхности рецепторного слоя она утолщается в виде обонятельной булавы, от которой отходят 10 – 12 волосков (ресничек). Реснички клеток погружены в слой слизи, покрывающей обонятельный эпителий и не способны активно двигаться. Пахучие вещества, переносимые с вдыхаемым воздухом, вступают в контакт с мембраной ресничек.

Обонятельные рецепторы являются первичными биполярными сенсорными клетками, от которых отходит два отростка: от верхней части дендриты, заканчивающиеся булавами, несущими по 10 – 12 подвижных ресничек или волосков. От основания клеток отходят аксоны. Аксоны клеток по 15 – 20 стволиков объединены в пучки, которые называются *fia olfactoria*, и объединены в обонятельный нерв. Пройдя продырявленную пластинку решетчатой кости, волокна поступают в обонятельную луковицу.

Механизм, посредством которого пахучие вещества возбуждают рецепторы, вероятно сходен с тем, посредством которого химические вещества возбуждают вкусовые рецепторы, или с механизмом действия медиаторов на дендритную зону нейрона. Предполагается, что на мембране нейронов существуют рецепторные участки разного рода, на которых адсорбируются молекулы только определенной формы. Когда такой рецепторный участок занят, мембрана становится проницаемой для ионов и деполяризуется. Это так называемая **стереохимическая теория обоняния**, выдвинутая Монкрифом и подробно разработанная Эймуром в 1962 г. По этой теории запах вещества обусловлен не

химическим строением молекул, а их формой и размерами. Согласно представлениям Эймура, вещества, обладающие сходным запахом, должны иметь сходную форму молекул. Эймур сопоставил большое количество данных о форме молекул с ощущениями, которые они вызывают, пришел к выводу о наличии **семи первичных (простых) запахов: камфарного, мускусного, цветочного, мятного, эфирного, острого и гнилостного**. В этом смысле первичные запахи аналогичны трем основным цветам зрения и четырем вкусам вкусового анализатора. Каждому первичному запаху соответствует определенная форма молекул и лунки на поверхности рецептора. Молекулы пахучего вещества вызывают ощущение запаха в том случае, если их форма соответствует форме лунок рецептора, в которые они плотно входят. Этот принцип аналогичен принципу «ключ в замке» при взаимодействии фермента и субстрата. Теория Эймура нашла подтверждение в том, что оказалось возможным предсказать запах вещества исходя из формы его молекул. Так было синтезировано несколько органических веществ, рассчитана их вероятная формула, и предсказан запах. Однако острые и гнилостные запахи не вмещаются в стереохимическую теорию. Острые едкие запахи свойственны тем соединениям, молекулы которых из-за нехватки электронов имеют положительный заряд и сильное сродство к электронам. Гнилостные запахи, наоборот, вызываются молекулами, обладающими избытком электронов.

Чувствительность обоняния. При действии очень малых концентраций обоняние неспецифично. Первоначально запах **выявляется** и только при увеличении концентрации до определенного предела – **идентифицируется**. Так, запах скатола в низких концентрациях не так неприятен, как при превышении порога. Поэтому различают **порог выявления** запаха и **порог его распознавания**. Расчеты показывают, что одиночная обонятельная клетка может деполяризоваться и генерировать ПД в ответ на действие нескольких или даже одной молекулы вещества (в электрофизиологических экспериментах на насекомых были получены доказательства способности одиночной рецепторной клетки реагировать на одну молекулу вещества). Одиночные рецепторные клетки способны реагировать на довольно значительное чис-

ло различных пахучих веществ. Соответственно различные обонятельные рецепторы (так же, как и вкусовые) имеют перекрывающиеся профили запахов. Таким образом, каждое пахучее вещество связано со специфической картиной возбуждения в популяции чувствительных клеток (по аналогии со вкусом можно назвать **обонятельный профиль возбуждения**); при этом концентрация пахучего вещества отражается на общем уровне возбуждения.

§ 5. Соматовисцеральная чувствительность

- 5.1. Механорецепция.
- 5.2. Проприорецепция.
- 5.3. Терморецепция.
- 5.4. Болевая чувствительность (ноцицепция).

Сенсорные модальности в коже и связанных с ней структурах – механорецепция, проприорецепция, терморецепция, ноцицепция (болевая), составляют категорию соматовисцеральной чувствительности. Общим для всех этих модальностей является то, что их рецепторы не собраны в обособленный орган чувств (как глаз или ухо), а рассеяны по всему телу. Кроме того, их афферентные волокна не образуют специальных нервов, а распределены по многочисленным нервам и центральным трактам.

5.1. Механорецепция

Механорецепция (синоним осязание) включает такие виды чувствительности, как ощущение давления, прикосновения, вибрации, щекотки. Кожа содержит много механочувствительных рецепторов с разнообразными свойствами, благодаря которым каждый их тип хорошо приспособлен для восприятия того или иного качества рецепции. Все механорецепторы представляют собой специализированные нервные окончания, расположенные в глубине кожи. Их подразделяют на две группы: голые и инкапсулированные. Голые окончания имеют особую форму и контактируют со специализированной клеткой-сателлитом эпидермально-

го происхождения или окружены ею, но не заключены в капсулу. В инкапсулированных окончаниях капсулы представляют собой выросты перинеурального эпителия, окружающего нервные волокна, и выполняют лишь механическую функцию, не участвуя в процессе преобразования стимула. Поскольку инкапсулированные рецепторы лежат в коже на сравнительно большой глубине, они относительно меньше подвергаются болевым и температурным раздражениям, чем свободные нервные окончания. В то же время на них легко передается механическая деформация лежащих над ними тканей.

Рецепторы давления. В коже (как голой, так и покрытой волосами) заложены рецепторы преимущественно чувствительные к давлению. Эти рецепторы медленно адаптируются к действию стимула и поэтому их называют МА-рецепторы. Медленно адаптирующимися датчиками интенсивности давления в лишенной волос коже служат клеточные комплексы, или диски Меркеля. Диски Меркеля представляют собой специализированную клетку с дольчатым ядром, которая заключает в себе нервное окончание, частично окруженное оболочкой из шванновской клетки, расположенной рядом. В покрытой волосами коже животных, например у кошек и обезьян, находятся более сложные сенсорные органеллы, которые называются тельцами Пинкуса-Игго. Рецепторы давления, которые реагируют преимущественно на интенсивность стимула, а не на его изменение во времени, называют пропорциональными рецепторами (П-рецепторами). Так как они плохо адаптируются, то они реагируют на продолжительность действия стимула.

Рецепторы прикосновения (датчики скорости). В лишенной волос коже имеются рецепторы, ответы которых зависят от скорости воздействия стимула. Частота разрядов такого рецептора при действии перемещающегося стимула зависит от того, с какой скоростью перемещается (вдавливается в кожу) стимул (игла, стержень). Такие рецепторы можно назвать датчиками скорости. При прямоугольных стимулах они адаптируются в течение 50 – 500 мсек. Поэтому их можно назвать быстро адаптирующимися рецепторами (БА-рецепторами).

Функцию БА-рецепторов выполняют датчики скорости – тельца Мейснера. В участках кожи, лишенных волос, они находятся в сосочках кожи. В покрытой волосами коже датчики скорости принимают форму рецепторов волосяных фолликулов. Их различные типы обнаружены у млекопитающих, но пока точно неизвестно, есть ли они все у человека. Тельце Мейснера состоит из капсулы, внутри которой заложены ветвящиеся окончания чувствительных нервных волокон. Соответственно рецепторы, реагирующие на скорость движения как рецепторы прикосновения, называют дифференциальными рецепторами (Д-рецепторами).

Рецепторы вибрации (датчики ускорения). Адекватным стимулом для рецепторов этого типа будет ускорение смещения кожи. Рецепторы очень быстро адаптируются, поэтому они не могут улавливать ни глубину, ни скорость вдавления. Адекватным стимулом для рецепторов этого типа будет ускорение смещения кожи, такие рецепторы можно назвать датчиками ускорения. Рецепторы такого типа расположены в жировой или соединительной ткани подкожного слоя и представляют собой нервные окончания, заключенные в сравнительно крупное многослойное образование наподобие луковицы, состоящее из соединительной ткани и шванновских клеток. Это тельца Пачини (синоним Фатер-Пачини). Кроме подкожной клетчатки они обнаружены в сухожилиях и фасциях мышц, в надкостнице, сумке суставов и брыжейке. Тельце Пачини представляет собой необычно крупный рецептор от 0,5 до 0,7 мм в поперечнике и около 1 мм в длину. Оно состоит из окончания афферентного нерва с веточками, которые оканчиваются утолщениями, окруженными тридцатью соединенными друг с другом пластинками из клеток плоского эпителия, толщиной 1 мкм. Нервное волокно, входя в тельце, теряет миелиновую оболочку и эндоневрий. Сердцевина тельца разделена на две симметричные части узким пространством, в котором находится эллиптическое нервное окончание.

К рецепторам всех типов подходят миелинизированные волокна группы А α и В (диаметр 5 – 10 мкм, скорость 30 – 70 м/сек). Наряду с миелинизированными афферентами каждый кожный нерв содержит немиелинизированные волокна типа С. Некоторые из них представляют эфферентные постганглионар-

ные симпатические волокна, другие являются афферентами, оканчивающимися свободными нервными окончаниями. Рецепторные функции этих окончаний до конца не выяснены. Одни из них являются температурными рецепторами, другие могут служить ноцицепторами.

5.2. Проприоцепция

Проприоцепция, или мышечно-суставное чувство, дает представление о пространственном положении частей тела относительно друг друга. Применяется синоним – глубокая чувствительность, который отражает тот факт, что большая часть проприоцепторов расположена в мышцах, сухожилиях, суставах. **Различают следующие виды или качества проприоцепции: чувство положения, движения и силы.**

Проприоцепторы, обеспечивающие восприятие этих качеств, – это мышечные веретена, сухожильные аппараты Гольджи и суставные рецепторы.

Мышечные веретена (нервно-мышечные веретена) представляют собой скопления тонких коротких мышечных волокон, покрытых капсулой из соединительной ткани. Мышечные волокна, заключенные в соединительнотканную капсулу, называются интрафузальными (лат. *fusus* – веретено), тогда как обычные волокна мышц называют экстрафузальными, или рабочими. Существует два типа интрафузальных мышечных волокон, различающихся по расположению ядер. В одних ядра расположены цепочкой, в ряд – в середине волокна, в других – образуют тесное скопление (ядерную сумку), занимающее на коротком протяжении весь просвет волокна. В каждое мышечное веретено на уровне ядерной части проникает афферентное (чувствительное) толстое миелиновое волокно диаметром 10 – 20 мкм. Эти ветви обвиваются вокруг средней части интрафузального волокна на протяжении около 300 мкм, образуя так называемое аннулоспинальное окончание. **Мышечные веретена расположены параллельно экстрафузальным волокнам мышцы и возбуждаются при ее растяжении.** Уровень возбудимости мышечных веретен регулируется γ -мотонейронами, расположенными в передних рогах спинного мозга. Отростки (аксоны) γ -мотонейронов –

γ-эфференты иннервируют периферические части интрафузальных волокон, уменьшая или увеличивая степень их растяжения и, следовательно, уровень возбудимости.

Сухожильные аппараты Гольджи образованы разветвлениями отростков афферентных нейронов в виде гроздевидных окончаний, которые оканчиваются в сухожильных нитях скелетных (экстрафузальных) волокон и окружены соединительнотканной капсулой. У человека тельца Гольджи достигают 2 – 3 мм в длину и 1 – 1,5 мм в ширину. Эти нервные окончания в сухожилиях чувствительны к напряжению, развиваемому мышцей при ее сокращении. **Сухожильные рецепторы Гольджи соединены с мышечными волокнами последовательно** (а не параллельно, как мышечные веретена) **и реагируют на развитие напряжения в мышце**, а не на изменение ее длины.

Рецепторы суставных сумок возбуждаются при изменении положения сустава. Эти рецепторы почти не адаптируются. Обнаружены рецепторы, которые активны в различные фазы движения: покой, сгибание, разгибание. Если сустав имеет несколько степеней свободы, то в суставе имеются группы рецепторов для любого направления движения (вращения, отведения, приведения, сгибания, разгибания). В суставных сумках содержатся рецепторы типа Руффини. В связках находятся рецепторы типа Гольджи и рецепторы, подобные тельцам Пачини. Истинные тельца Пачини локализованы в рыхлой соединительной ткани, окружающей сустав. Все рецепторы снабжаются миелинизированными афферентными волокнами типа Аβ и Аγ. Кроме того, имеются афферентные свободные немиелинизированные нервные окончания типа С.

Структура осязаемого мира и ощущения собственного тела (схема тела). Глубокая чувствительность и механорецепция, а также до некоторой степени кожная терморецепция – все вместе позволяет нам построить трехмерный осязаемый мир. Наши пространственные представления формируются в основном за счет зрительного восприятия, но многие свойства внешнего мира доступны преимущественно тактильному исследованию. Такие свойства, как жидкий, клейкий, твердый, эластичный, мягкий, жесткий, гладкий, шероховатый и др. воспринимаются только

при активном движении руки и плохо или совсем не воспринимаются при пассивном прикосновении.

Общее субъективное впечатление о положении тела в пространстве создается интегративной оценкой информации, поступающей от лабиринтов (орган равновесия) в виде чувства положения тела и положения головы относительно земного притяжения и проприорецепторов. Такое осознание пространственного положения своего тела в пространстве называется схемой тела. Вместе с тем, схема тела жестко фиксирована и частично не зависит от афферентных проприоцептивных сигналов.

5.3. Терморецепция

Кожная терморецепция, или температурная чувствительность, обладает двумя объективно и субъективно выявляемыми качествами – чувством тепла и холода. В коже имеются холодовые и тепловые точки, с которых можно вызвать эти ощущения. Они распределены в коже неравномерно. Холодовых точек больше, чем тепловых. На поверхности кисти 1 – 5 холодовых точек на 1 см² и только 0,4 тепловых. Наибольшая плотность терморецепторов на лице: 16 – 19 холодовых точек на 1 см². Холодовые рецепторы расположены на поверхности кожи в эпидермисе, а тепловые – в глубине. Заложенные в коже холодовые рецепторы (колбы Краузе) и тепловые рецепторы (тельца Руффини) не только служат для обнаружения тепла или холода, но и принимают участие в терморегуляции организма. Тельца Руффини представляют собой расширенное нервное окончание. Колбы Краузе расположены в дерме в области перехода слизистой в кожу. У человека они состоят из рыхлого клубка миелинизированных и немиелинизированных волокон, окруженного клубком неинкапсулированной ткани. Кроме кожных, существуют центральные терморецепторы, находящиеся, в основном, в гипоталамусе и таламусе.

Терморецепторы у некоторых животных обладают очень высокой чувствительностью. Так, терморецепторы гремучей змеи, расположенные в лицевой ямке, увеличивают частоту разрядов при повышении температуры в ямке всего на 0,002⁰ С. Гремучая змея может улавливать лучистую теплоту (инфракрасные лучи) от мыши, температура тела которой выше температуры окру-

жающей среды на 10^0 с расстояния 40 см. Змея может также определять и направление излучения.

Тепловые и холодовые рецепторы генерируют импульсы даже тогда, когда температура кожи сохраняется постоянной в субъективно нейтральной зоне ($31 - 36^0$). Ощущения возникают только тогда, когда импульсы достигают ЦНС с достаточной частотой. Наибольшая активность холодовых рецепторов наблюдается в диапазоне $25 - 35^0$, а тепловых $35 - 45^0$. Ощущение тепла при температуре выше 36^0 связано с усилением активности тепловых рецепторов, при температуре выше 43^0 присоединяется болезненное ощущение горячего. Активность холодовых рецепторов в диапазоне $25 - 33^0$ примерно одинаковая, но при более низкой температуре (25^0) ощущение холода связано не только с возбуждением холодовых рецепторов, но и с дополнительной одновременной информацией от тепловых рецепторов (ослабление их активности). Адаптация терморецепторов к новой температуре происходит быстро – за несколько секунд.

Отведение активности от рецепторов показало, что нагревание холодовых рецепторов после их сильного охлаждения может вызывать их возбуждение. Очень сильные тепловые стимулы (слишком горячая вода в ванне) часто вызывает парадоксальное ощущение холода. Причина, возможно, в том, что холодовые рецепторы, в норме молчащие при 40^0 , отвечают коротким разрядом, если их быстро нагреть выше 45^0 .

5.4. Болевая чувствительность (ноцицепция)

В отличие от других сенсорных модальностей боль дает нам мало информации о внешнем мире. Она информирует нас о грозящей опасности, так как вызывается вредными (повреждающими) стимулами. Боль выполняет защитную функцию. Боль не является эмоцией, но болевые ощущения могут вызвать эмоциональную реакцию. Боль побуждает организм к действию. Только очень немногие люди не чувствительны к боли, и они часто получают серьезные травмы в виде ожогов, порезов, повреждений суставов.

Рецепторы боли (ноцицепторы) у человека находятся в коже, соединительнотканной оболочке мышц, внутренних органах, надкостнице, роговице глаза. Вероятно, эти рецепторы неспеци-

фичны и могут возбуждаться под действием различных факторов. В коже, кроме специфически избирательных термо- и механочувствительных рецепторов, найдены механотермочувствительные, которые возбуждаются при температуре выше 45° , т. е. когда возникает чувство боли. В скелетных мышцах обнаружены хемочувствительные болевые рецепторы. Гладкомышечные стенки полых внутренних органов содержат висцеральные ноцицепторы. Эти рецепторы отвечают как на растяжение, так и на сокращение органа. Особенно сильно они возбуждаются при изометрическом сокращении (когда выход из органа заблокирован), при этом возникает очень сильная боль.

По качеству **боль разделяют на соматическую и висцеральную**. Если соматическая боль возникает в коже, ее называют поверхностной. Глубокая боль исходит от мышц, сухожилий, связок. Известный пример глубокой боли – головная боль. В медицинской литературе описано до 20 видов головных болей. Наиболее тяжелая головная боль – мигрень. Она отличается тем, что периодически повторяется, обычно бывает на одной стороне, ее вызывает изменение тонуса мышц кровеносных сосудов, причина которого неизвестна. В результате нарушается кровоток, т. е. это боль вазомоторного типа.

Сообщение о боли идет в головной мозг по двум путям. Один путь – быстрые миелинизированные волокна А δ (12 - 14 м/с) идут в таламус, а затем к сенсорным и моторным областям коры. Этот путь, вероятно, позволяет различать, где, когда и какое произошло повреждение. Другой – безмякотный медленный путь С (0,5 – 0,7 м/с) идет к РФ, продолговатому мозгу, мосту, гипоталамусу и таламусу. Эта система как бы обеспечивает восприятие боли и ее эмоциональную окраску

В задних рогах спинного мозга был обнаружен нейромедиатор нейропептидной природы – вещество Р, который передает болевые сигналы в ЦНС (его действие повышает возбудимость нейронов спинного мозга на длительное время – порядка 100 мсек). Однако нервная система (НС) не только вырабатывает вещества, передающие болевые сигналы, но и снабжает нас противоядиями – веществами, которые снимают боль. Их называют эндорфинами (эндогенные морфины). Эндорфины контролируют

восприятие боли. Они выделяются в области промежуточного и среднего мозга. Роль эндорфинов в регулировании чувства боли состоит в следующем. Восприятие боли необходимо для того, чтобы предупредить организм об опасности. Однако очень сильная боль может полностью вывести нас из строя. Эндорфины регулируют степень боли, которую мы ощущаем, что дает нам возможность прервать контакт с источником боли и принять необходимые меры.

Часть 2. Физиология поведения

Высшая нервная деятельность (ВНД) – это совокупность наиболее сложных форм деятельности НС, обеспечивающая приспособление организма к условиям жизни.

По И.П. Павлову, **ВНД** – условно-рефлекторная деятельность ведущих отделов головного мозга (у человека – большие полушария и передний мозг), обеспечивающая адекватные и наиболее совершенные отношения организма к внешнему миру, т. е. поведение. **Низшая нервная деятельность** – активность низших отделов головного и спинного мозга, обеспечивающих взаимоотношения и интеграцию частей организма между собой. Физиология ВНД в настоящее время – это наука о мозговых механизмах поведения и психики.

§ 6. Структурно-функциональная организация большого мозга

- 6.1. Модулирующие системы мозга.
- 6.2. Эволюция и строение коры.
- 6.3. Модель функционирования коры мозга.
- 6.4. Функциональные области коры.

6.1. Модулирующие системы мозга

Существует понятие «модулирующие», или «активационные», системы мозга. Это системы, которые регулируют тонус

коры и подкорковых образований, оптимизируют уровень бодрствования по отношению к выполняемой деятельности, обуславливают адекватный выбор поведения в соответствии с актуализированной потребностью.

К активирующим образованиям относят ретикулярную формацию среднего мозга, задний гипоталамус, голубое пятно ствола мозга. К инактивирующим (тормозным) структурам относят преоптическую область гипоталамуса, ядра шва в стволе мозга, фронтальную кору.

Среди модулирующих, или активационных, систем мозга наиболее важными являются ретикулярная, таламическая и лимбическая системы.

Ретикулярная система активации

Структурную основу ее составляет ретикулярная формация (РФ) мозга, которая представлена сетью нейронов с диффузными многочисленными связями между собой и двухсторонними связями практически со всеми структурами ЦНС: спинным мозгом, лимбической системой, базальными ганглиями, таламусом, гипоталамусом. Ретикулярная формация располагается в толще серого вещества продолговатого, среднего, промежуточного мозга и регулирует уровень активности коры, мозжечка, таламуса, спинного мозга. Так как внешний вид нервной ткани этих областей под микроскопом напоминает сеть, то О. Дейтерс, впервые описавший ее строение в первой половине XIX в., назвал ее сетчатой, или ретикулярной, формацией. РФ участвует в создании и регуляции уровня возбудимости и тонуса всех отделов ЦНС, оказывая на них тормозящие и возбуждающие влияния.

Важнейшей церебральной системой, выполняющей интегративные и контролирующие функции ЦНС, является РФ ствола мозга. Функционально в РФ ствола выделяют каудальную и роstralную области, находящиеся в реципрокных отношениях. Ростральная область, расположенная в основном в среднем мозге, выступает в качестве активирующей, а каудальная находится в продолговатом мозге и играет роль тормозной системы. Ретикулярные нейроны продолговатого мозга и моста связаны в основном с таламусом и субталамусом, а нейроны среднего мозга – с

гипоталамусом. Связь РФ с базальными ганглиями осуществляется через проекционные волокна среднего мозга.

Таким образом, ствол и РФ – жизненно важные церебральные образования, интегрирующие, контролирующие и настраивающие общие и специфические реакции в процессе адаптивной деятельности. *РФ выполняет неспецифическую функцию, связанную с процессами активации, благодаря чему РФ участвует в регуляции уровня бодрствования и внимания.*

Таким образом, *РФ действует как сенсорная система второго типа параллельно специфической сенсорной системе.* Система активации, заложенная в РФ, получает коллатерали из различных специфических афферентных путей, которая затем передает свое тонизирующее влияние выше в кору больших полушарий. Об этом свидетельствуют эксперименты, когда при регистрации активности одиночных нейронов РФ было обнаружено, что одна и та же клетка реагировала на кожное раздражение передней лапы, спины, прикосновение к вибриссам, звуковой хлопок, одиночное раздражение сенсомоторной коры. Таких неспецифических клеток обнаруживается в РФ около 49% и только около 7% клеток обнаруживали специфичность. Неспецифичность РФ позволяет считать, что общий уровень сенсорной активности в РФ абстрагируется от специфических сенсорных входов. В свою очередь повышение уровня активности в РФ ведет к повышению кортикальной активности. В общем виде функция этой области рассматривается как функция тонической системы, способной усиливать возбудимость клеток коры мозга. Возбуждение из РФ идет к неспецифическим ядрам таламуса и других подкорковых структур (гипоталамус, лимбические структуры), а затем в кору.

Кроме восходящих ретикулокортикальных связей, существуют и нисходящие влияния коры на РФ, причем объем этих проводящих путей уступает по объему только путям, идущим от периферических рецепторов. Такого рода механизмы влияния коры на РФ по типу обратной связи, по-видимому, служат основой рефлекторного ответа животного на новый раздражитель, то что И.П. Павлов назвал ориентировочным рефлексом: поворот головы и глаз, перераспределение мышечного тонуса, блокада α -рит-

ма). Кортикоретиккулярный механизм представляет собой пример системы с обратной связью, когда высший центр осуществляет контроль за сенсорным входом. Показана роль РФ в организации внимания. Обратные связи РФ, регулирующие приток сенсорных импульсов, как бы устраняют из сферы сознания постороннюю информацию и таким образом способствуют концентрации внимания.

Влияние РФ на спинной мозг и проприорецепторы. В зависимости от места раздражения РФ возникают облегчающие или тормозящие влияния на рефлексы поддержания позы, растяжения, фазическую двигательную активность, децеребрационную ригидность. Более ста лет назад в 1862 г. И.М. Сеченов, работая в лаборатории Клода Бернара и экспериментируя на лягушках, показал, что наложение кристаллика соли на область зрительных бугров у лягушки, вызывает торможение спинномозговых рефлексов. На основании этих опытов И.М. Сеченов сделал два кардинальных открытия. Одно из них – открытие центрального торможения – было оценено сразу, другое – роль ретикулоспинальных влияний, удалось понять лишь после 1946 года, когда Реншоу установил, что антидромное торможение спинальных мотонейронов связано с разрядами вставочных нейронов, вызываемых через возвратные коллатерали аксонов. Эти вставочные клетки впоследствии получили название клеток Реншоу.

Таламическая система активации

Таламус – массивное парное образование овальной формы, занимает основную массу промежуточного мозга. Наибольших размеров достигает у человека в связи со значительным развитием новой коры. Объем таламуса у взрослого человека составляет 20 см^3 , т. е. 1,43% всего полушария. Таламус рассматривается как подкорковое звено сенсорных и моторных систем мозга. В таламусе насчитывают около 150 небольших ядер, которые организованы в единый комплекс и взаимодействуют с новой корой, базальными ганглиями и образованиями лимбической системы. Механизмы таламуса обеспечивают переключение сенсорной информации, идущей к коре головного мозга.

В анатомической классификации ядер таламуса выделяют 6 групп: переднюю, ядра средней линии, медиальную, вентральную, заднюю и претектальную. Всем ядрам таламуса в определенной степени присуща переключательная, интегративная и модулирующая функция. По функциональным признакам ядра таламуса подразделяют на релейные, ассоциативные и модулирующие ядра.

1. Релейные (переключательные, проекционные) ядра таламуса относятся к «внешним» таламическим ядрам. Основная задача релейных ядер – переключение потоков импульсации, поступающих в проекционные зоны коры. Каждое релейное ядро получает нисходящие волокна из собственной проекционной зоны коры. Тем самым создается морфологическая основа для функциональных связей между таламическим ядром и его корковой проекцией в виде замкнутых нейронных кругов циркулирующего возбуждения.

Различают два вида релейных ядер: сенсорные и несенсорные.

1.1. Сенсорные ядра. Сенсорным релейным ядром, несущим зрительную информацию, является наружное коленчатое тело (НКТ), проецирующееся на стриарную кору (17 поле). Слуховые импульсы переключаются во внутреннем коленчатом теле. Проекционной корковой зоной для них служат 41 и 42 поля и поперечная извилина Гешля. Ядром, где конвергируют многие виды чувствительности, является заднее вентральное ядро (VPL). К нему поступают афференты спинно-таламического тракта, тройничного нерва, вторичные сенсорные вкусовые волокна, афференты от интерорецепторов. Проекционными областями для VPL служат соматосенсорные области коры. Заднее вентральное ядро обеспечивает восприятие локальных и модально специфических признаков тактильных, кинестетических, болевых и висцеральных раздражителей.

1.2. Несенсорные релейные ядра таламуса осуществляют переключение в кору импульсных потоков, поступающих в них из несенсорных экстраталамических образований мозга. Это в основном передняя и вентролатеральная группа ядер таламуса.

В передние ядра таламуса поступает афферентация из маммилярных ядер гипоталамуса, интраламинарных ядер средней линии, РФ ствола и стриатума. Кортиковые проекции передних ядер – лимбическая кора и гиппокамп. В свою очередь лимбическая кора и гиппокамп посылают волокна к гипоталамусу. В результате образуется замкнутый нейронный круг (круг Пейза = гиппокамп – свод – маммилярные тела – передние ядра таламуса – лимбическая кора – поясная извилина – гиппокамп), который рассматривается как структурно-функциональная основа эмоционального возбуждения. Поэтому иногда передние ядра называют «лимбическими» ядрами таламуса.

2. Ассоциативные ядра относятся к «внутренним» ядрам таламуса, так как их основные афференты приходят не из периферических отделов анализаторов, а из других таламических ядер. Афферентные волокна ассоциативных ядер направляются в ассоциативные области коры, где эти волокна, отдавая коллатерали в IV и V слои коры, идут к I и II слою, образуя аксодендритические контакты с дендритами пирамидных нейронов.

К ассоциативным ядрам относятся ядро подушки (pulvinar) и группа задних ядер. Импульсы, возникающие при раздражении рецепторов, вначале достигают релейных сенсорных и неспецифических ядер, где они переключаются на ассоциативные нейроны, а после определенной организации и интеграции направляются в ассоциативные зоны. Ассоциативные ядра обеспечивают взаимодействие возбуждений не только между таламическими ядрами, но и различных корковых полей, обеспечивая совместную работу полушарий для лобных и лимбических отделов коры, участвующих в системных механизмах сложных поведенческих реакций, включающих эмоциональные и мнестические процессы.

3. Неспецифические (модулирующие) ядра таламуса обеспечивают модулирующую функцию. Эти ядра считают продолжением РФ ствола. Они относятся к РФ таламуса. Нейроны неспецифических ядер обладают полисенсорным входом, через который по многочисленным интра- и экстраталамическим путям поступают разномодальные сигналы. Здесь же встречаются «нейроны внимания, или детекторы новизны», отвечающие на новизну сигнала. Неспецифическая таламокортикальная система, хотя

и называется диффузной, структурно и функционально различна. Особенность связей и полисенсорность нейронов обеспечивают интегративную функцию неспецифического таламуса, реализующуюся посредством модулирующих влияний двух видов: активирующего и тормозного в восходящем направлении на кору и нисходящем на РФ ствола.

Неспецифические ядра таламуса вместе с областями коры, находящимися под его модулирующим влиянием, образуют неспецифическую таламокортикальную систему и называются *палеоталамус*. Различают еще специфическую таламокортикальную систему, которая объединяет релейные и ассоциативные ядра вместе со своими кортикальными проекциями и которую называют *неоталамус*.

6.2. Эволюция и строение коры

Кора большого мозга в филогенетическом развитии позвоночных животных является новообразованием, специально направленным на более экономичные способы удовлетворения потребностей организма из окружающей среды или на изменение этой среды для более экономного приспособления ее к потребностям организма.

В филогенетическом ряду млекопитающих масса головного мозга стремительно нарастает. У человека спинной мозг составляет лишь 2% его массы, у человекообразных обезьян – около 6%, а у остальных млекопитающих достигает 25 – 45%. Это соответствует нарастающей *цефализации функций, т. е. их сосредоточению в структурах головного мозга*. Главная особенность мозга млекопитающих состоит в бурном развитии нового высшего его отдела – коры больших полушарий, которая собирает информацию от всех сенсорных систем, осуществляет высший анализ и становится аппаратом тонкой условно-рефлекторной деятельности, а у человека – органом его психической деятельности, сознательного мышления. Развивая свою экранную поверхность, новая кора покрывает весь головной мозг и ввиду недостатка этого пространства собирается в складки, образуя извилины и борозды. Только 1/3 ее площади открыта в виде извилин на поверхности мозга, а 2/3 скрыты в глубине борозд.

У корковых животных любой поведенческий акт направляется деятельностью коры большого мозга, но при этом осуществляется с помощью очень сложных функциональных систем, объединяющих головной и спинной мозг. При активации каждой из этих функциональных систем центральной нервной системы все другие системы активно выключаются. Активное выключение одних нервных механизмов, наряду с возбуждением других, происходит во всей центральной нервной системе, от коры большого мозга до спинного мозга включительно. *В этом проявляется целостность деятельности центральной нервной системы в каждом поведенческом акте.*

Строение коры.

Масса мозга взрослого человека колеблется от 1100 до 2000 г. Общая площадь поверхности больших полушарий составляет около 2500 см², две трети из которых расположены в глубине борозд. Большие полушария разделены по средней линии вертикальной щелью и соединяются друг с другом большой спайкой (мозолистым телом).

В структуре больших полушарий головного мозга выделяют лобные, теменные, височные и затылочные доли (в каждом полушарии). Доли разделяются основными бороздами головного мозга. Каждое полушарие разделяют на четыре доли, используя для ориентиров извилины и борозды мозга. Центральная (Роландова) борозда отделяет лобную долю от теменной доли. Она служит также ориентиром для разделения передней и задней половины полушарий. Другая борозда – латеральная (Сильвиева) – отделяет височную долю от лобной и теменной. Теменно-затылочная борозда отделяет, соответственно, теменную и затылочную доли. Задняя часть коры называется затылочной. В качестве пятой доли иногда отдельно выделяют лимбическую кору, в которую входят части лобной, теменной и височной долей, которые дугообразно окружают промежуточный мозг.

Архитектоника коры больших полушарий головного мозга. Головной мозг содержит около 10 – 13 млрд нейронов и 100 – 130 млрд клеток нейроглии. Кора головного мозга представляет собой слой нервных клеток толщиной от 2 до 6 мм, покрываю-

ший все доли. В состав этой сложной высокоспециализированной структуры входит около трех четвертей всех нейронов ЦНС, число которых составляет от 15 до 50 млрд. Увеличение площади коры, наблюдаемое у видов, находящихся на высших ступенях филогенетической лестницы, позволило сделать вывод, что кора связана с ВНД. Особенно сильно развился *неокортекс*, расположенный на дорсальной и латеральной поверхности полушарий. Другой тип коры – *палеокортекс* – находится на базальной и медиальной поверхности полушарий и имеет отношение к висцеральным функциям и эмоциям.

Величина корковых нервных клеток колеблется в широких пределах от 8 – 9 мкм до 150 мкм. В коре выделяют два основных типа нейронов – это пирамидные и звездчатые клетки. Эти клетки располагаются в коре определенными слоями.

Пирамидные нейроны делятся на три группы: самые малые – вставочные, средней величины – ассоциационные и крупные – проекционные. Каждый **пирамидный нейрон** имеет сому, напоминающую пирамиду, и множество дендритов. Один из них выходит из верхушки клетки. Он называется верхушечным, или апикальным, дендритом. Верхушечный дендрит дихотомически делится и поднимается к верхнему слою. Множество дендритов отходит от тела клетки горизонтально. Эти дендриты называются базальными. Апикальные и базальные дендриты пирамидных нейронов густо покрыты шипиками. Количество шипиков на дендритах одного пирамидного нейрона может достигать до 6000.

Аксон пирамидного нейрона выходит из небольшого холмика у основания клетки. У мелких пирамидных нейронов аксоны заканчиваются, не выходя из коры. Аксоны средних и больших пирамид отдают множество коллатералей в коре, а главные стволы уходят в подкорковое белое вещество. Часть из них возвращается в кору данного полушария или заканчивается в коре другого полушария. Они служат для объединения разных участков коры полушарий головного мозга и называются *ассоциационными*. Другие аксоны направляются к подкорковым образованиям и далее к различным отделам головного и спинного мозга. Эти пирамиды называются *проекционными*.

Звездчатые нейроны представляют собой небольшую шаровидную клетку. Звездчатые нейроны отличаются от пирамидных и веретенообразных клеток главным образом тем, что у них нет верхушечных дендритов, а есть лишь короткие, отходящие от всей поверхности клетки дендриты, поэтому клетка имеет форму не пирамиды, а звезды. Другая отличительная черта заключается в том, что их дендриты в большинстве случаев лишены шипиков.

Звездчатые клетки подразделяют на две группы. Звездчатые нейроны с околоклеточной аксонной сетью характеризуются густым разветвлением аксона в области дендритов. При этом аксон, контактируя с телом и дендритами своего нейрона, может вызывать повторное возбуждение клетки, т. е. *звездчатые нейроны способны к самовозбуждению*.

Звездчатые нейроны с околоклеточной сетью бывают сосредоточены главным образом в IV слое как раз того участка коры, где оканчивается главная масса афферентных волокон из специфических ядер промежуточного мозга, в так называемых ядерных, или первичных, зонах воспринимающих областей коры. Есть основание считать, что субъективное отражение внешнего мира (ощущения, восприятия, представления, образы) возникает в первичной зоне анализаторов под влиянием специфической афферентной импульсации. Звездчатые нейроны с околоклеточной сетью в IV слое первичных зон являются теми нервными элементами коры, которые вызывают при своем возбуждении субъективные переживания. *Поэтому звездчатые клетки с околоклеточной нервной сетью можно назвать сенсорными*. Следовательно, звездчатые клетки имеют прямое отношение к самой высшей функции коры мозга – к субъективному восприятию внешнего мира.

Звездчатые нейроны без околоклеточной аксонной сети встречаются во всех слоях коры, у них мало коротких дендритов, а аксоны удаляются от клетки в другие слои. Они играют роль передатчика возбуждений, что и мелкие пирамидальные клетки с короткими аксонами. *Звездчатые клетки второго типа служат в основном для передачи возбуждения от афферентных таламических волокон к ассоциационным нейронам*.

В зависимости от клеточного строения различают 6 слоев коры:

I слой – молекулярный. Он беден клетками и представлен в основном ветвлениями восходящих дендритов пирамидных нейронов, среди которых расположены редкие горизонтальные клетки и клетки-зерна, сюда же поступают волокна неспецифических ядер таламуса, регулирующие через дендриты этого слоя уровень возбудимости коры большого мозга, внутрикорковые отростки.

II слой – наружный зернистый. Он содержит мелкие клетки диаметром 4 – 8 мк, состоит из звездчатых клеток, определяющих длительность циркулирования возбуждения в коре большого мозга, т. е. имеющих отношение к памяти. Сюда подходят афференты от рецепторов и органов чувств, аксоны ассоциативных корковых пирамидных нейронов.

III слой – мелкие и средние пирамиды. Вместе со II слоем обеспечивают корково-корковые связи различных областей мозга. В этом слое оканчиваются афферентные волокна таламуса.

IV слой – внутренний зернистый. Он содержит мелкие звездчатые клетки, малые и средние пирамиды. Присутствует не во всех областях. Преимущественно выражен в зрительной доле. Здесь заканчиваются специфические таламокортикальные пути, т. е. пути, начинающиеся от рецепторов анализаторов.

V слой – большие пирамидные клетки (клетки Беца), аксоны которых образуют пирамидные пути, аксоны их идут в ствол мозга и спинной мозг.

VI слой – мультиформный. Он состоит из пирамидных (больших, средних и малых), звездчатых и веретенообразных клеток. Слой полиморфных клеток, большинство нейронов этого слоя образует коркоталамические пути.

Крупноклеточные слои (V и VI) считаются преимущественно эфферентными, а мелкоклеточные (II и IV) – афферентными. Основные афферентные проекционные пути от специфических подкорковых образований подходят во II и особенно в IV слой. Эти мелкоклеточные слои наиболее развиты в центральных отделах слухового, зрительного и кожного анализаторов. Наиболее крупноклеточная кора относится к центральным отделам двигательного анализатора.

Цитоархитектоническая карта коры мозга человека. Разные области коры характеризуются различной толщиной и составом клеточных слоев. Эти вариации занимают определенные, ясно ограниченные территории. В большом мозге млекопитающих насчитывают 11 хорошо выявленных больших корковых областей. На основании гистологических и физиологических исследований каждая такая область была разделена еще на несколько самостоятельных участков. В начале XX века анатомом Полем Бродманом (1909) была составлена **цитоархитектоническая карта коры** мозга человека, **состоящая из 11 областей и 52 полей**.

Корковые архитектурные поля представляют собой области, регулирующие различные функции и имеющие различную морфологию.

Выделяют 52 поля в 11 областях коры больших полушарий головного мозга по Бродману:

- I. Постцентральная область – поля 1, 2, 3, 43.
- II. Прецентральная область – поля 4, 6.
- III. Лобная область – поля 8–12, 44–47.
- IV. Островок – поля 13–16.
- V. Теменная область – поля 5, 7, 39, 40.
- VI. Височная область – поля 20–22, 36–38, 41, 42, 52.
- VII. Затылочная область – поля 17–19.
- VIII. Поясная область – поля 23–25, 31–33.
- IX. Ретроспленальная область – поля 26, 29, 30.
- X. Область гиппокампа – поля 27, 28, 34, 35, 48.
- XI. Обонятельная область – поле 51.

Площадь поверхности лобной доли составляет 25–28% от площади всей коры больших полушарий головного мозга.

6.3. Модель функционирования коры мозга

Кора головного мозга у человека, вероятно, наиболее сложна по структуре и наиболее многообразна по функциям из всего того, что мы знаем. Согласно гипотезе американского физиолога Вернера Маунткастла, механизмы ее функционирования сходны у всех людей. И все-таки активность ее нейронных ансамблей создает у каждого из нас уникальное сознание собственного «Я», отличное от всех других. **Маунткастлом был предложен прин-**

цип структурно-функциональной организации коры. Он базируется на трех постулатах (положениях).

Во-первых, кора головного мозга состоит из сложных многоклеточных ансамблей нейронов. **Основная структурно-функциональная единица – ансамбль, или мини-колонка,** – образована примерно 100 вертикально связанными нейронами всех слоев коры. В такую мини-колонку входят:

1) нейроны, получающие входные сигналы от подкорковых структур, например, от специфических сенсорных и моторных ядер таламуса;

2) нейроны, получающие входные сигналы из других областей коры;

3) все нейроны локальных сетей, образующие вертикальные клеточные колонки;

4) клетки, передающие выходные сигналы обратно к другим областям коры, таламусу, лимбической системе.

Главное заключается в том, что сенсорные сигналы, идущие от одного и того же участка, возбуждают группу нейронов, расположенных по вертикали.

Во-вторых, **несколько таких сходных в своей основе простых вертикальных ансамблей могут объединяться с помощью межколоночных связей в более крупную единицу, перерабатывающую информацию – модуль, или модулярную колонку.** Модули различаются по источнику получаемых ими входных сигналов и по пунктам, которым адресуются их выходные сигналы. Каждый модуль действует как единица, перерабатывающая информацию.

В-третьих, **модули группируются в более крупные совокупности в зависимости от того, откуда в основном получает информацию данная совокупность модулей. Эти совокупности мы называем первичной зрительной, слуховой или двигательной корой.**

Такие совокупности совместно функционируют в составе обширных петель, по которым информация, выходя из колонок, передается другим кортикальным и субкортикальным мишеням, а затем возвращается обратно в кору. Эти петли обеспечивают упорядоченное повторное поступление информации в кортикаль-

ные ансамбли. Каждая из этих совокупностей, выполняющих одну главную функцию, содержит также более мелкие подгруппы вертикальных единиц, каждая из которых связана с особыми подгруппами других совокупностей, выполняющих свои специфические первоочередные функции. Эти взаимосвязанные подгруппы представляют собой специфическим образом соединенные сети нейронов, которые ветвятся по всей коре. Такая организация **обеспечивает параллельную обработку информации по разным каналам**. По подсчетам Маунткастла, у человека в такой организационной структуре участвуют миллиарды нейронов, образующих колонки в коре большого мозга.

Модель может обладать следующими важными особенностями. Во-первых, **любая подгруппа модулей может входить в состав различных систем.** Каких именно систем – это зависит от получаемой в данный момент информации. Во-вторых, **и это наиболее важно**, осуществление самой сложной функции мозга – способности осуществлять абстрактное мышления, осознавая собственное «Я» в совокупности с окружающим миром – **может быть результатом деятельности всей «распределенной» системы в целом.** Небольшие повреждения (мозга или коры) не смогут уничтожить этот результат в целом, а могут лишь ухудшить его.

По мнению Маунткастла, предложенная модель организации коры может служить основой для объяснения предполагаемых механизмов мышления и сознания. Поскольку «распределенные» системы имеют дело не только с первичными, но и с повторными входными сигналами, кора располагает как информацией внутреннего происхождения (повторной), так и текущей информацией о внешнем мире. Этот непрерывный просмотр воспринимаемых образов, наряду с функцией сравнения с прошлыми образами, позволяет коре объединять образы, сформированные в ближайшем прошлом, с текущими образами внешнего мира. Сравнение внутренних показаний с текущей информацией и составляет предполагаемую основу сознания.

6.4. Функциональные области коры

В зависимости от характера распространения возбуждения по коре в каждой области коры выделяют следующие зоны:

1. Зоны, получающие возбуждение от органов чувств или управляющие движениями, называются первичными зонами. Различают первичные сенсорные и моторные зоны. Первичные сенсорные зоны обладают высокой модальной специфичностью: каждая из них активируется только стимулами определенной модальности. В затылочной доле расположены первичные зрительные центры, в передней части теменной – соматосенсорные, получающие возбуждение от органов чувств или управляющие движениями. Первичные моторные зоны лобной доли управляют определенными частями тела. Все первичные области топологически организованы так, что в коре существует упорядоченное представление различных частей тела, определенных частей поля зрения, свойств звуков. Их повреждение приводит к строго определенным дефектам: слепота в одной части поля зрения, избирательная потеря слуха, утрата чувствительности или паралич в определенной части тела.

2. У человека значительная часть коры не связана с определенными видами ощущений. Эти области называют непроекционными (ассоциативными) зонами. Традиционная наука о мозге считает, что здесь образуются ассоциативные связи между специализированными областями и интегрируется приходящая из них информация. **Различают вторичные и третичные ассоциативные зоны.** Вторичные зоны расположены рядом с первичными и обладают некоторой модальной специфичностью. Они представляют центры обработки соответствующей сенсорной информации более высокого уровня. Здесь информация интегрируется в осмысленное целое. Их повреждение приводит к расстройствам восприятия (зрительная, тактильная, слуховая агнозии).

В задних отделах коры выделяют, по терминологии И.П. Павлова, “ядерные зоны и периферию” анализаторов или, по терминологии Кэмпбелла и Геншена, первичные, вторичные и третичные поля.

Третичные зоны у человека (по А.Р. Лурия) расположены на стыке вторичных зон теменной, височной и затылочных долей. Третичные поля не имеют непосредственной связи с периферией и связаны лишь с другими корковыми зонами. В этих зо-

нах нет модальной специфичности. Здесь перекрываются сенсорные поля и формируются комбинации ощущений более высокого порядка. Тактильные, кинестетические импульсы, объединяясь со зрительными, создают ощущение формы и размера объекта на основе следов памяти о нем. При повреждении этих зон происходит расстройство восприятия нескольких модальностей. На этом уровне проявляется межполушарная асимметрия. Повреждение внутри этих зон в правом полушарии ведет к расстройствам способности оперировать с пространственными отношениями. Это так называемый синдром игнорирования (больной не обращает внимания на левую сторону пространства). Повреждение третичных зон слева ведет к затруднению в понимании речи и способности называть предметы.

Функциональное значение третичных полей состоит в том, что с их участием осуществляются сложные надмодальные виды психической деятельности – символической, речевой, интеллектуальной.

В анатомической классификации кору подразделяют на четыре доли: лобную, теменную, височную и затылочную. Большинство мозговых функций обеспечивается совместной работой многих структур.

Часть больших полушарий, расположенную впереди от центральной борозды, называют **лобной долей**. В эту долю входят прецентральная (моторная и премоторная) и собственно лобная (префронтальная) область. В процессе онтогенеза кора лобной области созревает позже, чем прецентральная кора, а в пределах лобной области позже всего заканчивают свое развитие поля 44 и 45, связанные со специфической человеческой речевой функцией. Речь является одной из филогенетически поздних функций больших полушарий. Цитоархитектонические поля, имеющие отношение к речевой функции, существуют только у человека. Путем длительного опыта формировались навыки построения двигательного речевого стереотипа. Часть двигательного анализатора стала специализироваться для осуществления речевой функции. Эта область сформировалась рядом с проекционной областью регуляции движений губ, языка, гортани. В заднем отделе нижней

лобной извилины (слева) находится область Брока, которая связана с моторной функцией речи.

Одновременно с процессом формирования двигательной функции речи развивался процесс различения, узнавания речевых сигналов по их звучанию и порядку расположения – **гнозия речи** (гнозия – способность узнавания чего-либо). В результате для этого в системе слухового анализатора сформировалась специализированная область анализа и синтеза речевых звуков – область Вернике – в заднем отделе верхней височной извилины. Через посредство этой зоны в коре происходит анализ и синтез звуковой речи, сопоставление ее элементов с теми или иными представлениями, предметами, понятиями, т. е. узнавание устной речи.

Для лобной коры характерна смазанность границ между полями и наличие между ними переходных зон. Длинные ассоциативные волокна связывают лобную кору со всеми другими отделами коры больших полушарий. Лобная кора получает восходящие влияния из дорсомедиальных и передних ядер таламуса. Эфферентные пути связывают префронтальную кору с таламусом, субталамической областью, хвостатым ядром, гипоталамусом, ядрами лимбической системы. Такая обширная система связей создает условия для интеграции информации из внешней и внутренней среды. Области передней части лобных долей (префронтальные), возможно, обеспечивают высшие интегративные функции: интеллект, личность, организацию и планирование действий. Благодаря обширным двухсторонним связям лобной коры с лимбической системой к сенсорной картине добавляется эмоциональный оттенок, а также информация, взятая из памяти. При помощи обширных нервных связей лобная кора взаимодействует с височной корой в осуществлении ряда высших мозговых функций. Уникальная способность человека – использование языка – основана на совместной работе ассоциативных полей височных и лобных долей, а также затылочной доли. В задней части лобной доли расположена первичная моторная область. Вторичная моторная область лежит впереди от первичной и называется премоторной областью. Эта область участвует в организации движений высокого уровня. Повреждение моторной области (первичной) ведет к параличам.

Соматосенсорная кора объединяет прецентральную и постцентральную области, которые связаны с моторным и кожным сенсорным анализаторами. Прецентральная область занимает переднюю центральную извилину и задние отделы верхней и средней лобных извилин на латеральной поверхности каждого полушария.

Она состоит из заднего поля 4 и переднего поля 6. Поле 6 (моторная кора) является центральной (ядерной) зоной двигательного анализатора. Здесь отсутствует слой зернистых клеток и ярко выражен V слой, откуда берет начало пирамидный тракт, обеспечивающий произвольные движения. Моторная зона коры имеет четкую соматотопическую организацию. Проекция тела в моторной коре весьма детализирована: более важные в физиологическом отношении части тела имеют более обширное корковое представительство. **Постцентральная область** занимает постцентральную извилину и включает поля 1–3 и 43. Поля 1–3 располагаются на задней центральной извилине и парацентральной дольке. Поле 43 лежит горизонтально на роландовой покрышке. К постцентральной области приурочены анализаторы кожной и проприоцептивной чувствительности. Проекционные зоны для кожной чувствительности – поля 4 и 5. В постцентральной области каждого полушария находится соматотопическая проекция противоположной стороны тела. Проекция тела в сенсорной коре так же, как и в моторной детализирована: более важные в физиологическом отношении части тела имеют более обширное корковое представительство.

Височная область отличается большей сложностью строения и многообразием функций. На наружной поверхности височной доли находится первичная проекционная слуховая зона (поля 41 и 42). Эта зона обеспечивает механизмы непосредственного восприятия и дифференцировку звуков. Рядом находится вторичная слуховая зона (поля 21 и 22). Основной функцией вторичной слуховой зоны доминантного полушария является восприятие речи (при поражении – синдром сенсорной афазии). Слуховая агнозия связана с повреждением височной доли (левого) доминантного полушария.

Височная кора участвует в процессах памяти, в частности, в решении вопроса о том, что именно подлежит хранению, а также в хранении и извлечении информации не только о самих прошлых событиях, но и о том, как они оценивались – были приятными или неприятными. Ассоциативные зоны височной коры связаны с лимбической системой. Поражение височных долей у человека ведет к развитию амнестического синдрома, дереализации и деперсонализации, выраженным эмоциональным расстройствам, нарушению влечений, памяти. Потерю памяти наблюдали при относительно локальных повреждениях височных долей и гиппокампа, который находится в глубине височной коры. В зависимости от локализации происходили разные нарушения. Поражение левой височной области вызывало нарушение слуховой памяти, височной правой – ухудшение зрительной памяти.

Теменная область расположена в задних отделах больших полушарий и относится к числу ассоциативных корковых зон. Интерпариетальная борозда делит теменную область на две части: верхнюю (поля 5 и 7) и нижнюю (поля 39 и 40). К нижней части примыкает височно-теменно-затылочная область (поле 37). Верхние теменные поля 5 и 7, прилегающие сзади к постцентральной извилине, имеют отношение к восприятию кожной и проприоцептивной чувствительности.

Ассоциативные поля теменной доли объединяют информацию, приходящую от соматосенсорной коры (это возбуждения от кожи, сухожилий, мышц, связок, суставов относительно положения тела и его движений), и информацию от зрительной и слуховой коры, идущую из затылочных и височных областей. Эта объединенная информация помогает нам иметь точное представление о положении собственного тела в пространстве и во время его передвижений. *Такое осознание пространственного положения своего тела в пространстве называется схемой тела.* Слияние сенсорной информации с информацией аппарата памяти позволяет нам осмысленно интерпретировать специфические зрительные сигналы, звуки и тактильные ощущения. Нижние теменные поля имеют отношение к организации тонкодифференцированных целенаправленных предметных действий (праксических), реализация которых возможна только на основе зрительного контроля и правильной ори-

ентирования в пространстве. Теменная кора играет большую роль в межанализаторном синтезе сенсорной информации и интегративной деятельности головного мозга.

Таким образом, кора головного мозга является высшим отделом ЦНС и осуществляет процессы переработки информации, принятия решения и реализации действий, иными словами, поведение индивида.

§ 7. Учение о ВНД как основа поведения организма

7.1. Предпосылки развития учения о ВНД.

7.2. Условный рефлекс (УР) как форма адаптации животных и человека.

7.3. Методика и механизмы образования условных рефлексов.

7.4. Торможение условных рефлексов.

7.5. Специфические виды условно-рефлекторной деятельности.

7.1. Предпосылки развития учения о ВНД

Высшая нервная деятельность (ВНД) – это совокупность наиболее сложных форм деятельности НС, обеспечивающая приспособление организма к условиям жизни. Термин ВНД, по словам И.П. Павлова, включает в себя формы деятельности организма, обращенные на взаимодействие с внешней средой и ее факторами, иными словами, его поведение.

Корковое животное характеризуется тремя типами деятельности, обуславливающей три типа поведения.

Первый тип корковой деятельности регулирует врожденное, или инстинктивное, поведение. Оно полностью зависит от наследственной организации коры большого мозга и всей ЦНС. При этой деятельности каждое звено поведения вызывается через прирожденные нервные связи коры и подкорки предшествующими внутренними и внешними раздражениями по принципу стимул – реакция.

Второй тип корковой деятельности регулирует индивидуально приобретенное автоматизированное поведение, т. е. условно-рефлекторное поведение, которое вырабатывается при многократном повторении индивидуального поведения в одной и той же обстановке.

Третий тип корковой деятельности регулирует индивидуальное поведение, направляемое образами. Такое поведение опирается на индивидуальный опыт, на создание образа жизненно важного объекта, проецируемого во вне в определенном месте внешней среды. В этом случае каждое звено поведения является условным рефлексом, но вся последовательность этих звеньев является результатом действия жизненно важного образа.

Основную форму связи живого организма с внешней средой составляют врожденные или, по терминологии И.П. Павлова, безусловные рефлексы. Будучи единственной формой связи со средой у низкоорганизованных животных, они представляют значительную часть поведения у высших животных и человека. Эти врожденные связи носят стандартный характер и обеспечивают уравнивание, приспособление организма только в условиях постоянной или почти неизменной среды. Такие безусловные связи осуществляются при помощи ЦНС на всех уровнях ее организации по строго определенным, постоянным нервным путям – рефлекторным дугам. На ранних этапах эволюции, когда организм еще непосредственно связан со средой, любое воспринимаемое воздействие извне вызывает ответную деятельность, т. е. ответная безусловно-рефлекторная реакция является единственной формой восприятия раздражителя. Круг воспринимаемых раздражителей ограничен, ограничен и круг ответных реакций.

Другой тип связей охватывает обширную область поведения высших животных и человека, именовавшуюся в допавловский период психической, или душевной, деятельностью, а в свете павловского учения, получившую название ВНД. Работы И.П. Павлова показали, что любое изменение во внешней среде или самом организме, которое может быть воспринято органами чувств, может при определенных условиях само стать раздражителем или сигналом для деятельности систем организма, для его состояния в целом. В отличие от врожденных рефлексов, такие ре-

акции носят временный характер. Эти реакции И.П. Павлов **назвал условными рефлексам**и потому, что их образование, закрепление, осуществление и сохранение зависят от условий существования организма. Нервные пути, по которым осуществляются эти временные связи, не являются готовыми, а формируются в процессе деятельности. Возникновение механизма временной связи делает возможным тонкое приспособление организма к окружающей среде.

В процессе индивидуального развития организмы усваивают, какие поведенческие реакции дают наилучшие результаты, в соответствии с этим меняют свое поведение. Соотношение врожденных (стабильных) и приобретенных (лабильных) механизмов функциональной деятельности организма определяет варианты индивидуального поведения.

Безусловные рефлексы являются генетически заданными и жестко подогнанными под определенные, соответствующие данному виду экологические условия. Они возникают при появлении специфического для каждого рефлекса раздражителя, обеспечивая выполнение жизненно важных функций организма независимо от случайных, переходящих условий среды. Особенностью безусловных рефлексов является то, что их реализация определяется как внешними воздействиями, так и внутренними детерминантами. Под влиянием индивидуального опыта врожденные рефлексы могут претерпевать изменения. Так, например, у новорожденных детенышей обезьян сразу после рождения проявляется «цеплятельный» рефлекс, благодаря которому детеныш остается подвешенным к груди матери. К 5 – 6 недельному возрасту цеплятельный рефлекс заменяется хватательным, имеющим условно-рефлекторное происхождение. Для многих врожденных рефлексов характерен феномен угасания (переход в латентное состояние). У новорожденного ребенка существует ряд безусловных рефлексов: хватательный рефлекс – плотное сжатие кисти при давлении на ладонь или касании; рефлекс Бабинского – выпрямление большого пальца и разведение остальных при раздражении подошвы; при раздражении щеки – появление рефлекторных движений рта и головы в поисках пищевого раздражителя. Эти рефлексы в процессе онтогенетического развития переходят в латентное состояние (исчезают),

однако они могут проявляться на любых этапах жизни, даже в старческом возрасте, в частности, при органических поражениях мозга. Объяснение этому следующее: в онтогенезе развитие ЦНС идет от более древнего каудального отдела к филогенетически более молодому – ростральному. Центры простых врожденных рефлексов расположены в более древних каудальных отделах мозга. Поэтому рефлекс проявляется до тех пор, пока не созрели высшие центры, и исчезает, когда высшие центры начнут оказывать тормозящее действие.

По биологической значимости среди безусловных рефлексов П.В. Симонов предлагает выделять три группы.

1. Витальные – обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма. К ним относят: пищевой, питьевой, оборонительный, ориентировочный рефлексы.

2. Ролевые (зоосоциальные) безусловные рефлексы – реализуются только в результате взаимодействия с другими особями вида. Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, территориального поведения, формирования групповой иерархии, выделения лидера или ведомого.

3. Безусловные рефлексы саморазвития – ориентированы на освоение новых пространственно-временных сред, обращены к будущему. К ним относятся исследовательское поведение, безусловный рефлекс свободы (сопротивления), имитационные (подражательные) рефлексы, игровые рефлексы.

Инстинкт – это комплекс двигательных актов, или последовательность действий, свойственных организму данного вида, реализация которых зависит от функционального состояния организма (доминирующей потребности) и сложившейся в данный момент ситуации. Инстинкт – это тоже безусловный рефлекс. Этологи определяют **инстинкт** как жестко фиксированный компонент действий организма, характеризующийся неизменной и непроизвольной программой, реализация которой определяется внешним экологически значимым стимулом.

Первая попытка проанализировать психическую деятельность как физиологическую работу мозга была сделана И.М. Сеченовым. В своей работе «Рефлексы головного мозга» (1863) и последующих трудах он проводил мысль о том, что внеш-

нее проявление мозговой деятельности всегда «сводится окончательно к одному лишь явлению – мышечному движению» и что в основе всех проявлений психической деятельности человека лежат рефлексы.

I. Рефлекс понимался им как универсальная и своеобразная форма взаимодействия организма со средой. И.М. Сеченов выделял два вида рефлексов:

1. Постоянные, врожденные, «чистые», осуществляемые низшими отделами НС.

2. Рефлексы головного мозга – изменчивые, приобретенные в индивидуальной жизни. Эти рефлексы он одновременно представлял и физиологическим, и психическим явлением. Таким образом, была **впервые показана** неотделимость психических процессов от мозга и одновременно обусловленность психики внешним миром.

II. Физиологический субстрат рефлекторных актов характеризуется им как нейродинамика. Деятельность нервных центров представляется как непрерывная смена процессов возбуждения и торможения. Обнаруженное Сеченовым явление торможения в ЦНС послужило основанием для объяснения специфики поведенческих рефлекторных реакций головного мозга. Состояние страстности, аффекта Сеченов рассматривал как усиление двигательной реакции, а невысказанную мысль представлял себе как незаконченный рефлекс, последнее звено которого, т. е. движение, заторможено. Здесь впервые на первый план ставятся межцентральные отношения. Если до Сеченова усиление или угнетение рефлекторных реакций трактовалось как усиление воли, сознания, разума, то Сеченов дает этому физиологическое объяснение, показывая, как центры головного мозга могут усиливать или ослаблять спинальные рефлексы (центральное торможение).

Продолжателем работ и последователем И.М. Сеченова был И.П. Павлов. Уже в первых своих экспериментальных работах он стремился изучать нервные механизмы регуляции процессов, происходящих в организме. Разработанный Павловым метод **хронических** фистул позволил ему исследовать на целостном, неповрежденном организме при обязательном учете как взаимодействия органов, так и влияний окружающей среды. Именно изучая ре-

акции слюнных желез, Павлов установил важнейшие закономерности ВНД. При постоянстве условий окружающей среды работа слюнных желез необычайно стереотипна. Вместе с тем, она в значительной степени зависит от силы и характера действующего раздражителя и весьма легко изменяется под влиянием воздействий окружающей среды. Павлов заметил, что не только вид и запах пищи, но и другие раздражители, так или иначе с нею связанные, легко вызывают рефлекторное отделение слюны. Если кормление собаки каждый раз сопровождается звучанием звонка, то последний перестает быть безразличным раздражителем, не имеющим отношения к пищевой реакции, и становится сигналом пищи, т. е. раздражением, вызывающим пищевую рефлекс. Усмотрев в подобных явлениях результат физиологической работы мозга, которая проявляется в образовании новых рефлексов, Павлов разработал метод объективного экспериментального изучения ВНД – метод условных рефлексов. Учение Павлова об условных рефлексах имеет большое значение не только для физиологии, но и для науки вообще, в частности для психологии, философии, педагогики, ибо оно раскрывает механизмы процессов, происходящих в наиболее высокоорганизованной материи.

И.П. Павлов провозгласил, что исследование условных рефлексов (УР) опирается на три принципа рефлекторной теории: **детерминизм, анализ и синтез, структурность.**

Роль И.П. Павлова в исследовании процессов ВНД.

1. Создан лабораторный метод объективного изучения приспособительной деятельности человека и животных – метод УР.
2. Доказана приспособительно эволюционная роль УР.
3. Впервые предложена идея о локализации и замыкании нервных связей УР на уровне коры БП.
4. Показано наличие процессов торможения на уровне коры мозга.
5. Сформулировано учение об анализаторах, дано развитие идей И.М. Сеченова об их строении: периферические рецепторы, проводящие пути и мозговые центры.
6. Сформулировано представление о динамике нервных процессов в коре как возбуждении и торможении.

7. Выдвинуто положение о принципе системности в деятельности мозга и коры (динамический стереотип).

7.2. Условный рефлекс (УР) как форма адаптации животных и человека

Условный рефлекс (временная связь) – универсальный приспособительный механизм, обеспечивающий пластические формы поведения. **Условный рефлекс** – это реакция не на стимул, а на сигнал, предшествующий стимулу. **Условные рефлексы** – это рефлексы на будущие события.

Биологическое значение условных рефлексов состоит в их предупредительной роли, они имеют для организма приспособительное значение, готовя организм к будущей полезной поведенческой деятельности и помогая ему избежать вредных воздействий, тонко и эффективно адаптироваться к окружающей природной и социальной среде. Благодаря этому организм получает возможность минимизировать действие раздражителя, если он вреден для организма или, наоборот, усилить его действие, если он полезен.

Рефлекс (в том числе и условный) не раз и навсегда заданный жесткий акт (при постоянстве внешних влияний), а целостная саморегулирующаяся система. Изменчивость рефлекса возникает при несоответствии действия вызвавшей его причине. Фактором неадекватного соотношения рефлекса внешним воздействиям может быть то, что детерминантами рефлекса являются не только текущие внешние воздействия, но и внутреннее состояние организма, определяемое в первую очередь наличием актуализированной потребности.

Благодаря условным рефлексам организм активно и избирательно относится к окружающей действительности. Оценивая биологический смысл рефлекторных реакций, А.А. Ухтомский писал, что рефлекс выступает как аппарат, с помощью которого организм деятельно идет навстречу среде, осваивая и расширяя сферу своих интересов. Рефлекс выступает как физиологический механизм активности организма. Вырабатывая условный рефлекс, организм активно преобразует свою среду, превращая условный раздражитель в значимый фактор воздействия.

Впервые выделив такое явление, как УР, Павлов увидел в нем высшую форму рефлекторной деятельности – реакцию не на раздражитель, а на сигнал, предшествующий этому раздражителю. Реакция человека и животного на сигнал имеет то преимущество, что позволяет избежать действия раздражителя, если он отрицателен (опасен), или поспешить навстречу этому раздражителю, если он положителен (полезен).

Кроме того, сам по себе УР был использован как метод исследования закономерностей ВНД – деятельности организма, направленной на взаимодействие с внешней средой. Выработка УР и изучение их форм явилось ключом к пониманию физиологических основ психической деятельности. Временная связь составляет основу ассоциаций, которые в свою очередь являются элементами обучения. Обучение – это усвоение нового на основе старого, связано с закономерностями формирования УР и базируется на свойстве НС, называемом памятью. **Память представляет собой следовые явления в широком смысле, в данном случае это следы в структурах ЦНС.**

Отличие условных рефлексов от безусловных.

1. Безусловные рефлексы (БР) врожденные, они наследуются и характеризуются постоянством. Условные рефлексы (УР) приобретаются в течение жизни, не наследуются и менее постоянны. Любой БР проявляется сразу. УР проявляются не сразу: они вырабатываются постепенно, при наличии определенных условий. Это связано с тем, что БР протекает через готовые рефлекторные дуги, а для осуществления УР необходимо, чтобы в коре установились новые связи между нервными центрами, называемые условными связями, и тем самым произошло замыкание новой, ранее не существовавшей рефлекторной дуги.

2. Безусловные рефлексы являются видовыми, т. е. они характерны для всех представителей данного вида, а УР являются индивидуальными, т. е. приобретаются отдельной особью в течение ее жизни.

3. Условные рефлексы связаны с высшим отделом мозга – корой больших полушарий (КБП), тогда как БР могут осуществляться через различные нижележащие отделы мозга. У животных

с высокоразвитой ЦНС наличие именно этого отдела мозга необходимо для осуществления УР.

4. Условные рефлексы вырабатываются на базе безусловных. Для образования УР необходимо сочетание во времени какого-либо изменения внешней среды или внутреннего состояния организма, воспринятого КБП, с осуществлением того или иного БР. Только при этом условии изменение внешней среды или внутреннего состояния организма становится раздражителем УР – условным раздражителем, или сигналом. Раздражение, вызывающее БР, – безусловное раздражение – должно при образовании УР сопутствовать условному раздражению, подкреплять его.

Классификация условных рефлексов. Все условные рефлексы подразделяют на те же группы, что и безусловные, на базе которых они были выработаны.

1. *По биологическому значению* различают рефлексы пищевые, оборонительные, половые и др.

2. *По виду рецепторов, с которых идет выработка*, условные рефлексы делят на экстерорецептивные, проприорецептивные, интерорецептивные (по афферентному звену рефлекторной дуги).

Проприорецептивные условные рефлексы лежат в основе научения животных и человека двигательным навыкам (ходьбе, производственным операциями и др.).

Экстерорецептивные условные рефлексы формируют **приспособительное** поведение животных по добыванию пищи, избеганию вредных воздействий, продолжению рода и т.д. Для человека важнейшее значение имеют экстерорецептивные словесные раздражители, формирующие поступки и мысли.

Интерорецептивные условные рефлексы. Примером условно-рефлекторного изменения деятельности внутренних органов могут служить условные рефлексы на фармакологические (лекарственные) средства. Например, если неоднократно сочетать звук метронома с введением апоморфина, вызывающего рвоту, то через некоторое время метроном сам по себе будет вызывать и у человека, и у животного рвоту без введения апоморфина.

3. *По функции отдела нервной системы и характеру эфферентного ответа* различают условные рефлексы соматические

(двигательные) и вегетативные (сердечно-сосудистые, секреторные, выделительные и др.).

Существует ряд классификаций, применяемых только к условным рефлексам.

I. По отношению сигнального раздражителя к безусловному (подкрепляющему) раздражителю все условные рефлексы делят на натуральные и искусственные (лабораторные).

Натуральные условные рефлексы формируются на сигналы, являющиеся естественными признаками подкрепляющего раздражителя. Например, запах, цвет мяса могут быть условными сигналами подкрепления мясом. Легко возникают условные рефлексы без специальной выработки на время. Так, прием пищи в одно и то же время ведет к выделению пищеварительных соков и других реакций организма (например, лейкоцитоз к моменту приема пищи).

Искусственные (лабораторные) – это условные рефлексы на такие сигнальные раздражители, которые в природе не имеют отношения к безусловному, подкрепляющему раздражителю.

II. По сложности различают:

а) простые условные рефлексы, вырабатываемые на одиночные раздражители (классические условные рефлексы И.П. Павлова);

б) комплексные условные рефлексы, т. е. на несколько сигналов, действующих одновременно или последовательно;

в) цепные рефлексы – на цепь раздражителей, каждый из которых вызывает свой условный рефлекс (динамический стереотип).

III. По соотношению времени действия условного и безусловного раздражителей различают рефлексы наличные и следовые. Для выработки условных наличных рефлексов характерно совпадение действия условного и безусловного раздражителей, последний включается несколько позже. Следовые рефлексы вырабатывают в условиях, когда безусловный раздражитель подают через 2 – 3 мин после выключения условного, т. е. выработка условного рефлекса происходит на след от сигнального стимула.

IV. По выработке условного рефлекса на базе другого условного рефлекса различают условные рефлексы второго,

третьего и других порядков. Рефлексы первого порядка – это условные рефлексы, выработанные на базе безусловных рефлексов (классические условные рефлексы). Рефлексы второго порядка вырабатываются на базе условных рефлексов первого порядка, при которых безусловный стимул отсутствует. Рефлекс третьего порядка образуется на базе условного рефлекса второго порядка. Чем выше порядок условных рефлексов, тем труднее идет их выработка. У собак удастся образовать условные рефлексы только до третьего порядка.

V. Условные рефлексы на время. При неоднократной подаче безусловного раздражителя с неизменным интервалом между подачами образуется рефлекс на время, т. е. за некоторое время до подачи подкрепления возникает условная эффекторная реакция.

VI. В зависимости от сигнальной системы различают условные рефлексы на сигналы первой и второй сигнальных систем, т. е. на слово, а не на звуки. *Последние вырабатываются только у человека.* Например, после образования условного зрачкового рефлекса на свет (сужение зрачка) произнесение слова «свет» также вызывает у испытуемого сужение зрачка.

Условные рефлексы бывают положительные и отрицательные.

7.3. Методика и механизмы образования условных рефлексов

К изучению условных рефлексов И.П. Павлов приступил еще в 1900 г. Эксперименты проводились на собаках с выведенным наружу протоком околоушной слюнной железы. Первые годы обстановка опытов была весьма примитивной: собака, удерживаемая лямками, стояла в станке; на фистулу железы укреплялась воронка и сосуд для сбора слюны. Экспериментатор сидел рядом с животным и проводил необходимые манипуляции: приводил в действие раздражители, подставлял кормушку, считал количество капель выделившейся слюны. При такой методике неизбежны существенные помехи, связанные с присутствием экспериментатора. Так, при выработке УР на звук метронома, условным раздражителем становились и движения экспериментатора, включавшего маятник прибора. Мало того, любые раздражители,

в частности, случайные движения экспериментатора, влияли на протекание реакции, усиливая или ослабляя ее.

В настоящее время в целях устранения посторонних раздражителей при изучении УР деятельности строят хорошо изолированные, звуконепроницаемые камеры, в которые помещают животное. Экспериментатор находится вне камеры. Для наблюдения за поведением животного применяют оптические или телевизионные системы. Включение и выключение раздражителей, а также регистрация ответных реакций автоматизированы и могут выполняться по заданной программе или вручную с пульта наблюдения и управления, находящегося перед экспериментатором. Как правило, в каждом эксперименте условные раздражители применяют многократно. Если промежуток времени между их повторными включениями всегда один и тот же, то само время легко может стать условным раздражителем. Чтобы избежать этого, варьируют длительность интервалов между раздражителями.

Механизм образования условно-рефлекторных связей. Каждый достаточно сильный раздражитель, даже не связанный с какой-либо определенной деятельностью организма, можно считать безусловным, ибо он вызывает особую, безусловно-рефлекторную, реакцию, названную Павловым ориентировочной, или исследовательской (ОИР). Так, например, в ответ на звук собака поворачивает голову в сторону раздражителя, прислушивается, настораживается (перераспределение тонуса). Поэтому так называемые индифферентные, или безразличные, раздражители не могут считаться полностью безразличными.

У животного с сохраненной корой действие любого БР сопровождается появлением очага возбуждения и в КБП. Предположим, что в лабораторных условиях эксперимента приводится в действие новый раздражитель, например, вспыхивает лампочка. Такой раздражитель, обычно называемый индифферентным, в действительности вызывает ОИР, причем в зрительной области коры возникает очаг возбуждения. У нормального животного при повторении раздражения ОИР ослабевает, а затем и совсем исчезает, что связано с постепенным ослаблением очага возбуждения в КБП.

Если через короткое время после включения лампочки (примерно через 10 – 30 сек) дать животному пищу, которая является безусловным раздражителем, в КБП возникнут два очага возбуждения: один – в зрительной области, другой – в так называемом пищевом центре. Очаг, возникающий под влиянием безусловного раздражителя, должен быть более сильным, а, *следовательно, в той или иной степени доминантным*. Он притягивает к себе возбуждение из очага зрительной коры. В нижележащих отделах НС взаимодействие между нервными центрами, установившееся в связи с возникновением доминанты, после ее исчезновения прекращается. В коре же взаимодействие как бы оставляет после себя след, который становится более прочным по мере того, как повторяется совпадение во времени одних и тех же раздражителей. Внешне этот след проявляется в образовании нового УР или в установлении новой, не существовавшей ранее условной связи между двумя пунктами коры. В результате образования такой связи возбуждение из очага, вызванного действием условного раздражителя, передается в пищевой центр, а отсюда по эфферентным путям через соответствующие центры ствола мозга к слюнным железам.

Дуга условного рефлекса проходит через два участка КБП. **В первый приходят афферентные импульсы, возникшие под действием условного раздражителя.** Затем, в результате установившейся условной связи, возбуждение из этого участка переходит во **второй, который возбуждается при действии безусловного раздражителя.** Связь между очагами УР и БР формируется не только за счет кортикальных связей, но и при участии подкорковых структур.

На клеточном и молекулярном уровнях временная связь замкнется с помощью механизмов памяти. В начале выработки условного рефлекса связь осуществляется только с помощью механизмов кратковременной памяти – распространение возбуждения между двумя возбужденными корковыми центрами. По мере повторения действия условного и безусловного раздражителей и повторяющегося возбуждения соответствующих центров кратковременная память переходит в долговременную, т. е. происходят структурные изменения в нейронах.

Стадии образования условных рефлексов

Процесс формирования классического условного рефлекса проходит три стадии.

1. Стадия прегенерализации. Она характеризуется выраженной концентрацией возбуждения (главным образом в проекционных зонах коры условного и безусловного раздражителей) и отсутствием условных поведенческих реакций.

2. Стадия генерализации условного рефлекса, в основе которой лежит процесс диффузного распространения (иррадиации) возбуждения. Условные реакции могут возникать на сигнальный и другие раздражители (явление афферентной генерализации), а также в интервалах между предъявлениями условного стимула (межсигнальные реакции).

3. Стадия специализации. Она наступает, когда межсигнальные реакции угасают и условный ответ возникает только на сигнальный раздражитель. Этот процесс обеспечивает тонкое различение стимулов, специализацию условно-рефлекторного навыка.

7.4. Торможение условных рефлексов

И.П. Павлов, изучая УР, пришел к выводу о том, что вся деятельность мозга строится на двух процессах: возбуждении и торможении. Природа этих процессов не была целью исследований Павлова, его интересовали феноменологические проявления этих процессов, как они проявляются в поведенческих реакциях. Он считал, что баланс между возбуждением и торможением определяет внешнее поведение животных и человека, и выдвинул собственную терминологию и схему классификации взаимодействия возбуждения и торможения при условно-рефлекторной деятельности. И.П. Павлов считал, что возбуждение и торможение могут иррадиировать (распространяться) и концентрироваться. При наличии концентрированного возбуждения и торможения между этими процессами могут проявляться индукционные процессы: положительная и отрицательная индукция, по времени – одновременная и последовательная. Эта терминология, предложенная И.П. Павловым, справедлива лишь для объяснения поведенческих проявлений и ни в коей мере не может быть использована для объ-

яснения механизмов нервной деятельности, как это пытались сделать многие последователи.

Сам процесс коркового торможения по его внешнему проявлению, то есть проявляющийся в изменении поведения организма, по И.П. Павлову имеет несколько форм.

Существуют два вида торможения условных рефлексов, принципиально отличающихся друг от друга: безусловное (врожденное) и условное (приобретенное), каждое из которых имеет собственные варианты.

Внешнее (безусловное) торможение. Оно проявляется в ослаблении или прекращении наличного (протекающего в данный момент) условного рефлекса при действии какого-либо постороннего раздражителя. Безусловное торможение называют внешним потому, что оно возникает вне дуги условного рефлекса. По Павлову, его причиной служит явление отрицательной индукции.

Виды внешнего торможения. По степени выраженности влияния посторонних раздражителей на условно-рефлекторную деятельность выделяют два варианта торможения: постоянный и гаснущий тормоз.

Постоянный тормоз – это такой дополнительный раздражитель, который с повторением не теряет своего тормозящего действия. Эти раздражители имеют существенное значение для организма и требуют от него принятия решительных мер по их устранению, поэтому условно-рефлекторная деятельность затормаживается. Постоянный тормоз связан с осуществлением жизненно важных, или необходимых, безусловных рефлексов (оборонительные, половые, обеспечения жизнедеятельности), в этих случаях работает принцип доминанты.

Гаснущий тормоз – это посторонний сигнал, который с повторением его действия теряет свое тормозящее влияние, поскольку не имеет существенного значения для организма. В основе гаснущего тормоза лежит ориентировочный рефлекс.

Механизм внешнего торможения. Согласно теории И.П. Павлова, посторонний сигнал сопровождается появлением в коре большого мозга нового очага возбуждения, который при средней силе раздражителя оказывает угнетающее влияние на текущую условно-рефлекторную деятельность по механизму доминанты.

Внешнее торможение является безусловно-рефлекторным. Поскольку в этих случаях возбуждение клеток ориентировочно-исследовательского рефлекса, возникающего от постороннего раздражителя, находится вне дуги наличного условного рефлекса, это торможение называли внешним. Более сильный или более важный в биологическом или социальном отношении раздражитель подавляет (ослабляет или устраняет) другую реакцию.

Еще один вид внешнего торможения – **запредельное (охранительное) торможение**, возникает тогда, когда сила раздражителя (не обязательно физическая, может быть и слово) превышает физиологические возможности нервного субстрата. Запредельное торможение возникает при длительном нервном возбуждении, при действии чрезвычайно сильного сигнала или нескольких несильных. Поскольку появление указанного торможения не требует специальной выработки, оно, как и внешние торможения, является безусловно-рефлекторным и выполняет охранительную роль.

Все виды внешнего торможения способствуют экстренному приспособлению организма к меняющимся условиям внешней и внутренней среды и дают возможность при необходимости переключиться на другую деятельность в соответствии с ситуацией.

Внутреннее (условное) торможение. Оно возникает в пределах самой дуги условного рефлекса **при неподкреплении** условного раздражителя, т. е. когда раздражитель теряет свое сигнальное значение. **Внутреннее (условное), или приобретенное,** торможение условных рефлексов – это активный нервный процесс, который требует своей выработки, как и сам рефлекс. Поэтому его и называют условно-рефлекторным торможением: оно является приобретенным, индивидуальным. Согласно теории И.П. Павлова, оно локализовано в пределах («внутри») дуги данного условного рефлекса. Это торможение развивается не сразу, является изменчивым и динамичным. И.П. Павлов выделил **четыре вида условного торможения:**

1. *Угасательное торможение.* Оно развивается, если выработанный условный рефлекс не подкреплять. При этом вначале условный рефлекс ослабевает, а затем полностью исчезает. Угасший условный рефлекс быстро восстанавливается при его подкреплении.

2. *Дифференцировочное торможение.* Оно развивается при неподкреплении раздражителей, близких по свойствам к подкрепляемому раздражителю. Этот вид торможения лежит в основе различения сигналов и позволяет животным и человеку адекватно ориентироваться в окружающем мире. Первоначальная генерализация возбуждения, возникающая на начальных стадиях выработки УР и обусловленная механизмом доминанты, в дальнейшем сменяется избирательным реагированием.

3. *Запаздывание УР.* Если условный и безусловный раздражители совмещены во времени или отделены друг от друга интервалом не более 2–3 сек, то возникают совпадающие рефлексy. Если подкрепление отдалит от действия условного сигнала, то ответная реакция тоже будет отставленной. В экспериментах с пищевыми УР отставание может достигать 2–3 минут, при оборонительных – 30–60 сек. Запаздывание в результате торможения играет большую роль для точной ориентировки во времени.

4. *Условный тормоз.* Этот вид торможения вырабатывается на фоне наличного УР, если к данному сигналу присоединять новый раздражитель и это сочетание не подкреплять. По существу, это вариант дифференцировочного торможения. Так, если вырабатывать условный слюноотделительный рефлекс на свет, затем к условному сигналу «свет» подключить дополнительный раздражитель, например «звонок», и не подкреплять эту комбинацию, то на нее постепенно условный рефлекс угасает. После этого присоединение сигнала «звонок» к любому условному рефлексу ослабляет его, т. е. «звонок» стал условным тормозом для любого условного рефлекса.

Механизм условного (внутреннего) торможения условных рефлексов. В основе угасания лежит механизм усиления тормозящих влияний на ранее возбуждавшиеся клеточные элементы системы условного рефлекса. Торможение условных рефлексов можно объяснить тем, что при неподкреплении условного раздражителя исключаются доминантные взаимоотношения двух очагов возбуждения, остается только возбуждение от условного сигнала.

Значение всех видов условного (внутреннего) торможения условных рефлексов заключается в устранении ненужной в дан-

ное время деятельности, тонком приспособлении организма к окружающей среде. Внешнее и внутреннее торможение в совокупности являются координационными, они обеспечивают приспособительную деятельность организма.

Динамический стереотип. Отдельные УР в определенной ситуации могут связываться между собой в комплексы. В опытах Э.А. Асратяна у собак *вырабатывали в определенной последовательности* рефлексy на различные раздражители, например свет, звонок, метроном, касалка. Затем, после выработки и упрочения условных рефлексов, на каждый из раздражителей применили в опыте вместо каждого условного сигнала один условный сигнал «свет». При этом на один раздражитель, а именно на свет, получили различные условные рефлексy как при последовательном действии всех перечисленных сигналов. В коре произошла связь между всеми пунктами условных сигналов, и достаточно было включить на первом месте стереотипа раздражитель «свет», как создавались условия для включения последующих сигналов.

Таким образом, в коре больших полушарий при длительном использовании одной и той же последовательности условных сигналов (внешний стереотип) создается определенная система связей (внутренний стереотип).

Если воспроизводить ряд УР в строго определенном порядке, с четкими временными интервалами и весь комплекс многократно повторять, то в мозге сформируется единая система, характерная своей специфической последовательностью рефлекторных реакций. Животное как бы связывает разрозненные ранее раздражители в единый комплекс. В дальнейшем в ответ на применение только первого раздражителя возникнут реакции не только на первый, но и на все последующие раздражители. *Такое явление получило название динамического стереотипа.* Биологический смысл синтеза рядов реакций и их автоматизация сводится к тому, чтобы освободить корковые центры для решения сложных задач, уменьшить расходы энергии корковых клеток.

Динамический стереотип – характерная особенность психической деятельности человека. Автоматические цепи поступков, сопровождающих поведение, представляют собой динамические стереотипы. В жизни человека стереотип играет значительную

роль, так как профессиональные навыки связаны с образованием определенного стереотипа. Вместе с тем, динамический стереотип мешает созданию нового (легче человека научить заново, чем переучить). Устранение стереотипа и создание нового нередко сопровождаются значительным нервным напряжением (стрессом).

7.5. Специфические виды условно-рефлекторной деятельности

I. Оперантное научение (от лат. *operatio* – действие) – это научение, в ходе которого организм добивается полезного результата с помощью активного поведения. Существуют *два основных подобных вида научения – метод проб и ошибок и инструментальный условный рефлекс*.

1. *Метод проб и ошибок*. Американский ученый Э. Торндайк (1890), видный представитель направления бихевиоризма (от англ. *behaviour* – поведение), помещал голодных кошек в так называемые проблемные клетки, которые открывались в том случае, если кошка предпринимала какие-то определенные действия: тянула за веревку, приподнимала запорный крючок и т.д. Когда кошка выходила из клетки, она получала пищу. По мере повторения процедуры выхода из клетки (увеличения числа проб и ошибок) скорость выполнения задачи возрастала. Одним из видов оперантного обучения является самостимуляция. Это самораздражение структур мозга для получения удовольствия, положительных эмоций или избегание самораздражения.

2. *Инструментальный условный рефлекс* – это научение действию с *помощью вознаграждения (подкрепления)*. Животное (крыса) по световому сигналу нажимает на рычаг и выключает электрический ток, чтобы избежать раздражения. Крыса также научается реагировать на световой раздражитель: нажимает на рычаг, чтобы получить пищу, т. е. она использует какой-то инструмент, отсюда и название этого вида научения. Научение с помощью инструментального условного рефлекса происходит по сигналу, а научение методом проб и ошибок – без сигнала.

II. Научение с помощью мышления (когнитивное научение).

Под когнитивным научением понимается такой вариант, когда организм оказывается в ситуации, с которой он ранее не встречался, и находит правильное решение в результате мышления. При условном рефлексе по сигналу тоже имеет место мышление, т. е. оценка результата действия, но это происходит после выполнения действия. *В научении с помощью мышления первично мышление, а потом – действие, так как это целенаправленное научение.*

Выделяют несколько видов такого научения.

Во-первых, в эту форму научения включают научение с помощью **рассудочной, или психонервной, деятельности.**

Психонервная деятельность. В 1935 г. И.С. Бериташвили предложил концепцию, из которой следовало, что у высших позвоночных животных и у человека имеется особая форма деятельности мозга – психонервная деятельность, или образная память. Суть психонервной деятельности состоит в том, что у животных возникает определенный образ *при однократном восприятии* конкретных явлений окружающей действительности (пищи, врага и т.д.), т. е. всех тех объектов внешней среды, которые имеют какую-либо связь с биологически важным состоянием животного (кормлением, самозащитой или размножением).

Еще один вид когнитивного научения, близкий к психонервной деятельности, – **экстраполяционные рефлексy**, описанные Л.В. Крушинским (1960). Они состоят в способности животных определять направление дальнейшего перемещения значимого для него раздражителя, например, перемещение пищи, движущейся по прямой линии после исчезновения ее из поля зрения. Способность к экстраполяции хорошо развита у птиц, хищных млекопитающих, дельфинов.

Во-вторых, в форму когнитивного научения входит **научение путем наблюдения.** Различают два вида подобного научения.

1. Простое подражание. Например, обезьяна в общении с исследователями в экспедиции научилась мыть банан перед едой, не понимая, зачем это делается.

2. Викарное научение (от лат. *vicarius* – заместитель), которое также осуществляется посредством наблюдения, но при этом результат действия оценивается. Такое научение свойственно

только человеку. Особенно часто используют научение путем наблюдения (подражания) дети, причем в раннем онтогенезе оно является преимущественно просто подражательным. С возрастом викарное научение начинает все больше превалировать над подражательным научением.

Таким образом, научение с помощью мышления осуществляется, во-первых, путем наблюдения, во-вторых, путем решения задачи в условиях, в которых организм оказывается впервые.

III. Специфический вид научения – научение путем инсайта (озарения) – внезапное нестандартное правильное решение задачи. Иногда после отдельных проб и ошибок возникает идея результативного действия, которое может совершенствоваться в процессе достижения цели. Этот вид научения является следствием объединения опыта, накопленного в памяти, с той информацией, которой располагает индивид при решении проблемы.

§ 8. Психофизиологические основы индивидуальных различий

- 8.1. Функциональная структура поведенческого акта.
- 8.2. Свойства нервной системы и понятие конституциональных свойств.
- 8.3. Учение И.П. Павлова о типах ВНД. Темперамент.
- 8.4. Специфические типы ВНД человека.
- 8.5. Функциональная асимметрия мозга.

8.1. Функциональная структура поведенческого акта

Для обеспечения целенаправленного поведения отдельные частные механизмы, или условные и безусловные рефлексy, объединяются, интегрируются в целостную структуру приспособительного, поведенческого акта. Принцип объединения различных рефлексов, частных механизмов для обеспечения целостного поведения был назван П.К. Анохиным принципом функциональной системы. По определению П.К. Анохина, **функциональная система (ФС)** – единица интегративной деятельности целого орга-

низма. Она осуществляет избирательное вовлечение и объединение структур и процессов в выполнение какого-либо акта или функции организма. Иначе говоря, **функциональная система** есть динамическая организация (рефлекторных актов), в которой взаимодействие всех ее составляющих направлено на получение определенного полезного приспособительного результата.

Выделяют два типа функциональных систем. Системы первого типа обеспечивают постоянство определенных констант внутренней среды организма, т. е. гомеостаз, за счет систем саморегуляции, звенья которых не выходят за пределы самого организма (поддержание температуры тела, кровяного давления, констант крови). Системы второго типа обеспечивают взаимодействие и приспособление организма к внешней среде через изменения поведения. Именно системы второго типа лежат в основе приспособительных типов поведения.

Поведение с позиций теории ФС рассматривается как приспособительный акт разной степени сложности, в основе которого лежат следующие процессы:

- афферентный синтез;
- стадия принятия решения;
- формирование акцептора результата действия;
- эфферентный синтез, формирование программы действий (формирование интеграла эфферентных возбуждений);
- формирование и получение результата действия;
- обратная афферентация о параметрах полученного результата и сопоставление их с ранее сформированным акцептором результата действия, т. е. оценка результата действия.

Афферентный синтез – это первая стадия поведенческого акта, на которой решается вопрос «Какой результат должен быть получен системой?». Афферентный синтез включает в себя четыре основных компонента: *доминирующая мотивация; обстановка афферентация, соответствующая данному моменту; пусковая афферентация и информация за счет активации аппарата памяти.*

Доминирующая мотивация появляется в связи с возникновением у животного или человека какой-либо потребности. Другие составляющие стадии афферентного синтеза – это внешние сти-

мулы, связанные с пусковой и обстановочной афферентацией. Пусковая афферентация – это условные и безусловные раздражители, поступающие через сенсорные системы и запускающие определенное поведение или отдельный поведенческий акт. Способность пусковых стимулов инициировать определенный тип поведения зависит от той обстановки, от условий, в которых применяются, действуют пусковые стимулы обстановочной афферентации. Афферентный синтез включает использование аппарата памяти. Именно за счет памяти оценивается роль пусковых и обстановочных афферентаций, используется необходимый прошлый опыт для формирования будущего поведения. Нейрофизиологический механизм стадии афферентного синтеза состоит в том, что происходит конвергенция возбуждений различной модальности на нейронах коры БП и возникновение **доминантного очага возбуждения**. Смысл этой стадии состоит в том, что происходит взаимодействие различных афферентных потоков и синтез информации для **того, чтобы решить: что делать? как делать? когда делать?**

Стадия принятия решения осуществляет формирование конкретной конечной цели, к которой стремится организм, определяет тип и направленность поведения. Принятие решения является тем пунктом, который переводит один системный процесс – афферентный синтез – в другой – программу действий, после которого все комбинации возбуждений приобретают исполнительный характер. На нейронном уровне проблема принятия решения состоит в объединении активности отдельных нейронов в единую систему. Стадия принятия решения реализуется через специальную и очень важную стадию поведенческого акта – формирование аппарата акцептора результата действия (модель будущего – в теории Н.А. Бернштейна).

Акцептор результата действия является наиболее сложным элементом ФС. Это аппарат, программирующий результаты будущих событий. В нем актуализирована врожденная и индивидуальная память организма в отношении внешних раздражителей, а также способов действий, необходимых для достижения реальной цели. Акцептор результата действия обеспечивает прогнозирование признаков будущего результата действия и сравнение их

при помощи обратной афферентации с параметрами реального результата системы.

Его роль состоит в том, что он дает возможность организму исправить ошибку поведения. Нейрофизиологический механизм акцептора результата действия – гипотетический. Предполагается, что он представлен сетью вставочных нейронов, объединенных в кольцевые структуры. Возбуждение, возникшее в сети, продолжает в ней циркулировать длительное время. За счет такого механизма достигается продолжительное удержание цели, которая является основным регулятором поведения. На следующем этапе разворачивается стадия программы действий, или эфферентного синтеза.

На стадии эфферентного синтеза формируются центральные механизмы, которые обеспечивают получение определенного результата. Эта стадия характеризуется тем, что действие уже сформировано, но внешне еще не реализовано.

На следующей стадии – **стадии формирования и получения результата действия** – эфферентное возбуждение достигает исполнительных механизмов, рабочих органов и действие осуществляется. В ходе реализации целенаправленного поведения через обратную афферентацию осуществляется постоянное сравнение и оценка реального результата со спланированным в акцепторе действия. Именно результат оценки определяет дальнейшее поведение организма.

Конечный этап – **стадия получения и оценки результата действия**. Осуществляется **обратная афферентация** о параметрах полученного результата и сопоставление их с ранее сформированным акцептором результата действия. Если при сличении происходит рассогласование, то возникает активирующая ориентировочная деятельность, которая побуждает организм к поиску новых решений. Если прогноз и результат совпали, организм переходит к следующему этапу деятельности.

Согласно теории функциональной системы, поведение хотя и строится на рефлексорном принципе, но оно не может быть определено как цепь или последовательность рефлексов. **Поведение отличается от совокупности рефлексов наличием особой структуры, включающей в качестве обязательного компо-**

нента элемента программирования, который выполняет функцию опережающего отражения действительности.

Постоянное сравнение результатов поведения с программирующими механизмами обуславливает активность и целенаправленность поведения.

8.2. Свойства нервной системы и понятие конституциональных свойств

Жизненный опыт показывает, что поведение отдельных индивидуумов при одинаковых внешних условиях различно. Нейрофизиологическая концепция индивидуально-психологических различий связана с именем И.П. Павлова, сумевшего выделить из многочисленных вариаций поведения и рефлекторных реакций наиболее важные и существенные качества в виде типологических свойств НС. Такими качествами являются **сила, подвижность и уравновешенность процессов возбуждения и торможения.**

Индивидуальные различия организмов неразрывно связаны с понятием конституции. **Конституция** (лат. *constitutia* – состояние, устройство) – комплекс индивидуальных относительно устойчивых морфологических, физиологических и психических свойств организма, обусловленных наследственностью (генотипом), а также длительными и интенсивными влияниями окружающей среды. В мировой литературе отсутствует общепринятая теория или единая классификация конституциональных типов.

Исторически сложилось два понимания термина «конституция». В широком смысле конституция рассматривается как функциональное единство всех физиологических и физических свойств человеческой индивидуальности. В более узком смысле – как тип телосложения, габитус, соматотип, физические особенности человека. Тело человека может обладать самыми различными размерами и пропорциями, строением, всегда было интересно сопоставить определенные внешние черты с поведением. Классификация строения тела по различным типам называют **соматотипированием.**

Ранние схемы соматотипирования были разработаны Гиппократом. Он считал, что типы телосложения (т.е. конституция) и

темперамент определяются жидкостями тела. Он различал **четыре типа конституции: влажный, сухой, холодный и теплый.**

В XIX веке в учении о конституции господствовал морфологический, описательный метод, когда в основу подразделения людей на конституциональные типы были положены совокупности наружных признаков, характеризующих строение тела, внешний облик человека – *habitus*. Были предложены классификации конституции, построенные на основе учета пропорций человеческого тела и размеров внутренних органов.

Большое влияние на развитие учения о конституции оказали взгляды немецкого психиатра и психолога **Эрнста Кречмера (1888 – 1964)**. Он предложил выделять **три типа конституции: астенический (лептосомный), пикнический и атлетический**, предназначенные для того, чтобы описать психологические черты личности. По его мнению, телосложение является одним из самых тонких фенотипических проявлений индивидуума. Кречмер связывал особенности морфологического строения человека с его личностными особенностями и возможностями развития психической патологии.

В дальнейшем американским врачом и психологом **В. Шелдоном (W.H. Sheldon, 1954)** были продолжены исследования связи между строением тела и характером, начатые Кречмером. Шелдоном была предложена классификация типов телосложения. В основу классификации конституциональных типов был положен учет преимущественного развития дериватов одного из зародышевых листков. Он различал эктоморфный, мезоморфный и эндоморфный типы конституции. После того как Шелдон получил и описал три основных соматотипа, он предпринял исследование связи между соматотипом и темпераментом человека.

В России получила распространение классификация, предложенная врачом-терапевтом **М.В. Черноруцким (1927)**. Он выделил три типа: **астенический, нормостенический и гиперстенический**. Отнесение к тому или иному типу производится на основании величины индекса Пинье (ИП). $ИП = \text{рост} - (\text{вес} + \text{объем груди в покое})$. У астеников $ИП > 30$, у гиперстеников $ИП < 10$, у нормостеников $10 - 30$.

Астенический тип конституции отличается узкой, плоской грудной клеткой, с острым эпигастральным углом, длинной шеей, тонкими и длинными конечностями, узкими плечами, продолговатым лицом, слабым развитием мускулатуры, бледной и тонкой кожей. Для **гиперстенического типа** характерны широкая коренастая фигура с широкой шеей, круглой головой, широкая грудь и выступающий живот. У **нормостеников** хорошо развиты кости и мышечная ткань, пропорциональное телосложение, широкий плечевой пояс, выпуклая грудная клетка.

Поскольку в основе конституции лежат достаточно устойчивые структурные и функциональные свойства организма человека, то конституциональные особенности определяют реактивность и устойчивость организма. В структуре адаптационных перестроек лежат различные стратегии, которые определяются типом конституции человека.

Таким образом, понятие «конституция» включает особенности телосложения человека, а темперамент – душевные (психические) свойства человека.

8.3. Учение И.П. Павлова о типах ВНД. Темперамент

В начале XX в. И.П. Павлов экспериментально показал, что у животных в ходе выработки и угасания УР проявляют различные свойства ВНД. На основании соотношения процессов возбуждения и торможения оказалось возможным подразделить животных на определенные группы. Эта классификация животных по типу ВНД, как оказалось, совпала с умозрительной классификацией четырех типов темперамента Гиппократа для типов людей и дожившей до наших дней. Преимущества павловской классификации заключались в том, что она вытекала из тестирования отдельных типологических черт исследуемых животных.

И.П. Павлов выделил **три параметра** для характеристики нервных процессов у разных типов животных и человека.

1. Сила процессов возбуждения и торможения. При изучении условно-рефлекторной деятельности животных было выявлено, что чем больше интенсивность раздражителя или чем чаще она применяется, тем больше ответная условно-рефлекторная реакция. Однако при достижении определенной интенсивности или часто-

ты раздражения условно-рефлекторный ответ начинает снижаться. В целом эта зависимость была сформулирована как **«закон силы»**. Исследования показали, что у разных животных закон силы проявляется неодинаково. У одних запредельное торможение, при котором начинается снижение условно-рефлекторного ответа, наступает при меньшей интенсивности или частоте раздражения, чем у других. Первые были отнесены к «слабому типу», а вторые – к «сильному типу». Сила торможения определяется по скорости угасания условно-рефлекторного ответа без его подкрепления, т. е. по длительности сохранения условно-рефлекторной реакции.

2. Уравновешенность процессов возбуждения и торможения рассматривалась И.П. Павловым как **соотношение между силой** возбуждательного и тормозного процессов. Оба процесса могут быть одинаково сильными или слабыми или имеется заметное преобладание одного из них. Уравновешенность определяют по числу положительных и тормозных условно-рефлекторных реакций (отношение числа ошибок или правильных ответов на положительный и тормозной сигнал), скорости выработки положительных и отрицательных условно-рефлекторных ответов, трудности или легкости выработки дифференцировок.

3. Подвижность нервных процессов рассматривается как быстрота возникновения и прекращения процессов возбуждения и торможения, легкость перехода одного процесса к другому. Подвижность характеризует быстроту функционирования нервной системы, и в настоящее время исследователи выделяют до семи показателей, характеризующих подвижность. В зависимости от этих параметров нервные процессы могут быть подвижными (лабильными) или инертными.

Индивидуальный набор (сочетание) свойств обеспечивает индивидуальную форму приспособления организма к окружающей среде. Свойства НС являются врожденными природными свойствами. Воздействие окружающей среды, которому подвергается организм после рождения, может влиять на процесс формирования его основных свойств.

Таким образом, в формировании типа ВНД наряду с факторами наследственности большую роль играет и внешняя среда.

Теоретически возможно значительное количество различных комбинаций основных свойств нервной системы. И.П. Павлов выделил только четыре комбинации, по своим свойствам приближающихся к сангвиникам, холерикам, флегматикам, меланхоликам по классификации Гиппократу.

По Гиппократу	По Павлову
Сангвиник	Сильный, уравновешенный, подвижный
Флегматик	Сильный, уравновешенный, инертный
Холерик	Сильный, неуравновешенный с преобладанием возбуждения
Меланхолик	Слабый, со слабыми процессами возбуждения и торможения

Животные, **относящиеся к типу сангвиников**, отличаются быстрой выработкой УР и быстрым их угасанием, их динамический стереотип легко поддается переделке; такие собаки общительны, легко ориентируются в новой обстановке, не проявляют излишней агрессии, в однообразной монотонной обстановке быстро засыпают.

Животные-**холерики** отличаются сильным преобладающим возбуждением, агрессивностью, импульсивностью, возбуждение у них часто становится застойным, способность к переделке стереотипов нестабильна; такие собаки трудно поддаются дрессировке вследствие срыва тормозных процессов.

Животные-**флегматики** имеют сильный тип как возбуждения, так и торможения. Оба процесса уравновешены. Однако переделка стереотипов происходит с трудом, подвижность процессов низкая; такие собаки слабо реагируют на новые раздражители, как бы игнорируя все, что делается вокруг них.

Меланхолики – это животные со слабыми процессами возбуждения и торможения. УР у них вырабатываются с трудом, в связи с этим трудно определить их подвижность и уравновешенность. Такие собаки трусливы, дают пассивно-оборонительную реакцию.

Темперамент.

В основе психологической индивидуальности человека лежат нейродинамические свойства. В структуре человеческой индивидуальности нейродинамическая конституция занимает ведущее место. Именно деятельность нервной системы обеспечивает постоянное взаимодействие организма с окружающей средой. **Центральным образованием психодинамической организации человека, т. е. особенностью его поведения и взаимоотношений с другими членами общества, является понятие темперамента.**

Современная трактовка латинского слова темперамент (*temperamentum* – дословный перевод – **надлежащее соотношение частей, соразмерность**) означает характеристику психической активности индивида (поведение) со стороны его динамических особенностей: интенсивности, скорости, темпа, ритма психических процессов.

Темперамент включает в себя два основных компонента – **эмоциональность и общую активность (двигательную и речевую).**

Под эмоциональностью понимают разнообразие, подвижность, силу чувств, аффектов, настроений индивида (его радость, гнев, печаль, страх).

Общая активность характеризует взаимодействие человека с окружающей средой и другими людьми (темп, ритм, интенсивность, выносливость, пластичность).

В научной и популярной литературе наибольшее распространение получила классификация типов темперамента Гиппократ, предложенная почти 2500 лет назад. Он выделил **четыре типа темперамента: сангвиник, флегматик, холерик, меланхолик**, которые соответствовали преобладанию в организме крови, слизи, желчи и гипотетической черной желчи.

Сангвиниками называют людей подвижных, с разнообразной и богатой мимикой, легко переживающих неудачи, стремящихся к смене впечатлений.

Холерики импульсивны, вспыльчивы, стремительны в своих поступках, подвержены резкой смене настроений.

Меланхолики сдержанны, склонны к глубоким переживаниям даже малозначительных событий, застенчивы.

Флегматики медлительны, трудно переключаются с одного вида деятельности на другой, характеризуются постоянством чувств и настроений.

Представление о природе темперамента развивалось в тесной связи с учением о конституции. И.П. Павлов подчеркивал, что темперамент является составной частью конституции, а именно, индивидуальным типом эмоционально-волевой саморегуляции процессов жизнедеятельности организма человека. Различные устойчивые сочетания характеристик психических свойств человека образуют типы темперамента.

В практике исследований ВНД человека помимо типологии темперамента Гиппократ широко используют типологию **Ганса Айзенка** (H. Eysenck, род. 1916, англ. психолог). Согласно Айзенку, тип темперамента индивида определяется сочетанием двух характеристик психической активности:

- степени общительности и открытости внешнему миру (**экстраверсия или интроверсия**);
- особенностями эмоциональных процессов (их устойчивости) (**эмоциональная стабильность или нейротизм**).

Для экстравертов характерны повышенная двигательная и речевая активность, общительность, тяга к новым впечатлениям, рискованным формам поведения, преобладание радостного настроения.

Для интровертов характерны заторможенность движений и речи, преобладание негативного настроения, замкнутость, слабая тяга к новым впечатлениям.

Лица с эмоциональной стабильностью (устойчивостью) отличаются постоянством настроения, уверенностью в себе, высокой эмоциональной резистентностью (стрессоустойчивостью) к негативным воздействиям.

Лица с нейротическим темпераментом (эмоциональная неустойчивость) характеризуются резкой сменой настроений, обидчивостью, раздражительностью.

8.4. Специфические типы ВНД человека

Четыре типа ВНД, существующие в разных вариантах классификаций, являются общими для животных и человека. Чаще всего типологическая картина бывает смешанной, без ярко выраженных особенностей. Однако высшая нервная деятельность человека существенно отличается от высшей нервной деятельности животных. У человека в процессе его общественно-трудовой деятельности возникает и достигает высокого уровня развития принципиально новая сигнальная система.

У человека можно выделить особые, присущие только ему типологические черты. И.П. Павлов положил в основу этой классификации степень развития первой и второй сигнальных систем. **I сигнальная система** – это сигналы от органов чувств, из которых строится картина и образы внешнего мира. **II сигнальная система** – это вербальные (словесные) сигналы, на основе которых мир воспринимается через рассуждения, создание абстрактных понятий. Слово (речь) – это сигнал сигналов. Она возникла и развивалась на основе первой сигнальной системы и имеет значение лишь в тесной взаимосвязи с ней.

Все раздражители, которые воспринимаются любыми анализаторами, И.П. Павлов относил к первой сигнальной системе. Она является общей для животных и человека. У животных и человека вырабатываются УР на различные сигналы внешнего мира или внутреннего состояния. Другими словами, **анализ и синтез сигналов внешнего и внутреннего мира составляет I сигнальную систему.**

У человека в процессе его социального развития и трудовой деятельности появилась чрезвычайная прибавка к механизмам работы мозга. Ею стала **вторая сигнальная система, связанная со словесной сигнализацией, с речью.** Эта система состоит в восприятии слов, произносимых вслух или про себя, слышимых или видимых при чтении. Благодаря второй сигнальной системе (слову) у человека быстрее, чем у животных, образуются временные связи, ибо слово несет в себе общественно выработанное значение предмета. Временные нервные связи человека более устойчивы и сохраняются без подкрепления в течение многих лет.

По И.П. Павлову, «со словом вводится новый принцип нервной деятельности – отвлечение, и, вместе с тем, обобщение бесчисленных сигналов – принцип, обуславливающий безграничную ориентировку в окружающем мире. Если наши ощущения и представления, относящиеся к окружающему миру, есть для нас первые сигналы действительности, конкретные сигналы, то речь – специально, прежде всего, кинестетические раздражения, идущие в кору от речевых органов, есть вторые сигналы, сигналы сигналов. Они представляют собой отвлечение от действительности и допускают обобщение, что и составляет наше специально человеческое мышление, создающее сперва человеческий эмпиризм, а, наконец и науку...». Действие слова в качестве условного раздражителя может иметь такую же силу, как непосредственный первосигнальный раздражитель. Под влиянием слова находятся не только психические, но и физиологические процессы (это лежит в основе внушения и самовнушения).

Словесными сигналами человек обозначает все то, что он воспринимает при помощи своих рецепторов. Слово как сигнал сигналов дает возможность отвлечься от конкретных предметов и явлений. Другая особенность состоит в том, что вторая сигнальная система неразрывно связана с социальной жизнью человека, является результатом сложных отношений индивидуума и общества.

Вторая сигнальная система имеет две функции – *коммуникативную* (она обеспечивает общение между людьми) и *функцию отражения объективных закономерностей*. Слово не только дает наименование предмету, но и содержит в себе обобщение. Словесная сигнализация, речь, язык являются средствами общения людей, развились в процессе коллективного труда. Таким образом, вторая сигнальная система социально детерминирована.

У людей имеются специфические типологические особенности, связанные со второй сигнальной системой. *У всех людей вторая сигнальная система преобладает над первой*. Степень этого преобладания неодинакова.

Это даёт основание разделить высшую нервную деятельность человека на три типа: 1) художественный; 2) мыслительный; 3) средний (смешанный).

Первый тип – художественный. К художественному типу относятся люди с меньшим преобладанием второй сигнальной системы над первой. Им присущи живость, яркость конкретных образов (художники, писатели, артисты, конструкторы, изобретатели и др.).

Это люди, особенностью которых является яркость впечатления зрительного и слухового восприятия картины мира (к их числу относятся большей частью художники и музыканты). Художественный тип отличается ярко выраженной склонностью к образно-эмоциональному мышлению. Это не значит, что у лиц такого типа не развита вторая сигнальная система (т.е. не развито словесно-логическое мышление). Это означает, что люди данного типа остро, полно, ярко и непосредственно воспринимают действительность, у них сильно развито воображение, а отсюда – хорошо выражена способность воспроизведения действительности в художественных образах, картинности речи (что и отличает многих артистов, художников, музыкантов). У людей с чрезмерным преобладанием первой сигнальной системы, как правило, менее развита склонность к абстрагированию, теоретизации.

Второй тип – мыслительный. К мыслительному типу относятся лица с преобладанием второй сигнальной системы над первой. У них более развито абстрактное мышление (математики, философы); непосредственное отражение действительности происходит у них в недостаточно ярких образах. У представителей этого типа развиты способности к логическому построению, отвлеченному мышлению. Это ученые, философы. Мыслительный тип отличается способностью и склонностью к словесно-логическому (абстрактному) мышлению. Данная особенность характеризуется способностью к анализу и систематизации, склонностью к отвлеченным размышлениям, реагированию не столько на конкретные явления, сколько на их обобщение. Но при этом, совсем не обязательно, что у лиц этого типа плохо развита первая сигнальная система. У них абстрактное мышление преобладает над образным. Поэтому, можно сказать, что это не только стиль восприятия действительности, но и стиль мышления. **Художественный тип предпочитает переводить воспринимаемое в об-**

**разы реальной действительности, а мыслительный – в отвле-
ченные абстрактные символы.**

Третий тип – смешанный, включает личности с одинаково выраженными свойствами I и II сигнальной системы.

Четвертый тип – те редкие представители человеческого рода, которые имеют особое развитие обеих сигнальных систем (гении). Сюда Павлов относил людей типа Леонардо да Винчи, способных одновременно и к художественному, и научному творчеству.

Наличие специфических типов ВНД человека связывают с существованием функциональной асимметрии мозга, а именно, с функциональными различиями правого и левого полушарий. Различия типов мышления у человека связывают с особенностями обработки информации правым и левым полушариями. Синтетическая стратегия присуща правому полушарию, а аналитическая – левому. Доминирование правого полушария может приводить к появлению «художников» (доминирование первой сигнальной системы), а доминирование левого полушария – «мыслителей» (доминирование второй сигнальной системы).

8.5. Функциональная асимметрия мозга

Функциональная асимметрия представляет одну из фундаментальных закономерностей работы мозга не только человека, но и животных. Экспериментальные данные свидетельствуют, что у животных (крыс, кошек, обезьян) имеются анатомические различия в строении левого и правого полушарий мозга. Асимметрия была обнаружена и при изучении ископаемых черепов неандертальского человека, что позволяет предположить, что асимметрия полушарий является частью нашего генетического наследия. Морфологические различия между полушариями являются структурной основой функциональных различий. Наиболее отчетливые различия в строении левого и правого полушарий наблюдаются в височной области. Функциональная асимметрия мозга, как и левополушарное доминирование, – уникальная специфическая особенность мозга человека, возникшая в антропогенезе в связи с появлением речи и праворукости. В онтогенезе

специализация полушарий формируется постепенно и достигает латерализации лишь к периоду зрелости.

Как показывают результаты изучения мозга, левое полушарие, в основном, ответственно за язык и речь, а правое – за управление навыками, связанными со зрительным и пространственным опытом. Левое полушарие обрабатывает информацию аналитически и последовательно, а правое – одновременно и целостно. Левое полушарие участвует в процессах аналитических, в построении и понимании речи и обрабатывает входные сигналы последовательным образом. Правое полушарие отвечает за определенные навыки в обращении с пространственным сигналом, за музыкальные способности и обрабатывает информацию одномоментно и целостным способом. Каждого человека, в зависимости от того, какое из полушарий направляет основную часть его поведения, можно отнести к лево- или правополушарному типу.

Существуют половые различия в межполушарной асимметрии. У женщин вербальные и пространственные функции более широко распределены в обоих полушариях, тогда как у мужчин они строго распределены – вербальные в левом, пространственные – в правом. Следовательно, у мужчин специализация полушарий выражена в большей степени, чем у женщин. Психологические исследования показывают, что в среднем женщины превосходят мужчин по вербальным способностям и уступают им в отношении математических и пространственных способностей. Девочки учатся говорить и читать раньше мальчиков и гораздо реже сталкиваются с трудностями при обучении чтению. Среди детей, оказавшихся неспособными к чтению, мальчиков в четыре раза больше, чем девочек. С исследованием асимметрии мозга связана проблема способности к обучению. Существующий упор в системе образования на приобретение вербальных навыков и развитие аналитического мышления обуславливает пренебрежение к развитию невербальных способностей.

К настоящему времени сложились следующие представления о роли левого и правого полушарий. Левое полушарие обладает способностью к речевому общению и оперированию другими условными, но строго формализованными знаками. Оно хорошо понимает устную и письменную речь и обеспечивает граммати-

чески правильные ответы. Оно свободно оперирует цифрами и математическими формулами в пределах ранее усвоенных правил и логики, способно к регуляции сложных движений.

Левополушарный стиль характеризуется последовательным анализом отдельных компонентов целого, дискретным их восприятием и постепенным формированием из них не живого образа, а условной и упрощенной его модели. Эта специфика определяет особенности мышления. Левополушарные формально-логические компоненты мышления так организуют любой знаковый материал, что создается строго упорядоченный и однозначно понимаемый контекст. Такая стратегия мышления позволяет построить прагматически удобную, но упрощенную модель реальности. Однако левое полушарие не различает интонаций речи, модуляции голоса, не чувствительно к музыке как источнику эстетических переживаний, хотя различает музыкальные ноты как звуки разной частоты.

Правополушарному стилю приписывают в качестве основных признаков симультанность схватывания всех составных элементов информации, континуальность восприятия и формирование целостного образа мира. Функцией правополушарных компонентов мышления является одномоментное, симультанное схватывание большого числа противоречивых, с позиций формальной логики, связей и формирование за счет этого целостного, но многозначного контекста. Именно правое полушарие обеспечивает тактильную чувствительность, мышечное чувство, ориентацию в пространстве, оперирование зрительными образами. Правое полушарие понимает речь в ограниченном объеме, но не способно к воспроизведению речи, плохо справляется с аналитическими задачами.

Левополушарная память – логико-вербальная. Левополушарные механизмы имеют преимущества, когда надо запомнить строго упорядоченный, организованный материал. Память, связанная с функцией левого полушария, может быть представлена в виде множества линейных цепей, где каждое звено соединено, как правило, не более, чем двумя другими. Сами цепи тоже соединяются между собой только в отдельных звеньях. В результате выделения одного звена (например, органическое поражение)

происходит разрыв всей цепи, нарушение последовательности хранимых событий и выпадение из памяти большего или меньшего объема информации. В отличие от логико-вербальной памяти, образная правополушарная память опирается на густое сплетение множества взаимосвязанных, расположенных в многомерном пространстве звеньев. Каждое звено взаимодействует со многими другими, что формирует сложную сеть, и связи перекрывают друг друга. В результате выпадения какого-либо звена или даже нескольких звеньев система не разрушается и происходит компенсация потери. Образная правополушарная память более гибка, спонтанна, обеспечивает более длительное хранение следа, но процесс его целенаправленного извлечения требует активного участия левополушарных механизмов.

В чем смысл функциональной асимметрии, какие «выгоды» она сулит мозгу? Чтобы адекватно реагировать на изменчивые обстоятельства и разнообразные ситуации, с которыми жизнь сталкивает человека, необходимо то сочетать способности правого и левого полушарий, то максимально использовать способности одного из них. Очевидно, чтобы иметь возможность отдельно активизировать аппараты образного и абстрактного мышления, их необходимо отделить друг от друга, расположить в разных отделах мозга так, чтобы обострение одних способностей не сопровождалось обострением других. В целом, сложный характер межполушарных взаимоотношений позволяет «оптимизировать» психическую деятельность и поведение.

В эпоху И.П. Павлова наука о мозге еще не располагала достаточным количеством сведений о функциональной специализации полушарий, и приведенная классификация осталась без обоснования. Сегодня наука располагает нужными сведениями. Индивидуальность человека, особенности его психики зависят от того, какая специализация полушарий приобретает ведущее значение. «Художники» – люди с преобладанием «правополушарного» образного мышления, то есть с более активным, более сильным правым полушарием. «Мыслители» – люди с преобладанием левополушарного абстрактного мышления, т. е. с более активным левым полушарием.

§ 9. Память и сознание

- 9.1. Формы памяти.
- 9.2. Временная организация памяти.
- 9.3. Структурно-функциональные аспекты памяти.
- 9.4. Теории сознания.

Под памятью понимают свойство живых систем, в частности ЦНС, воспринимать, фиксировать, хранить и воспроизводить следы ранее действующих раздражителей.

Понятия «память» и «научение» относят к поведенческим категориям. Они применимы для характеристики целостного организма. Память и научение – неотделимые процессы. В широком смысле слова научение можно определить как приспособительное изменение поведения, обусловленное прошлым опытом. В отличие от научения процессы памяти ответственны не только за усвоение (фиксацию), но и хранение и воспроизведение (извлечение) информации. Память необходима для научения, так как она представляет собой механизм, с помощью которого накапливается прошлый опыт, который может стать источником адаптивных изменений поведения.

9.1. Формы памяти

Биологическая память лежит в основе жизни. Для того чтобы себя воспроизвести, живая система должна помнить свое строение и функции. Память о своем строении и функции неотделима от живого субстрата и называется *генетической памятью*. В дальнейшем в ходе эволюции на ее основе возникли более сложные формы памяти: *иммунологическая и нервная память*. **Таким образом, выделяют три формы памяти: генетическую (биологическую), иммунологическую и нервную.**

Изучение механизмов деятельности мозга свидетельствует, что память формируется в результате приобретения мозгом новых состояний за счет установления определенной структуры нервных сетей за счет различных механизмов пластичности нейронов. Жизненный опыт может вызывать в структурах мозга физические изменения, а они, в свою очередь, могут видоизменять

последующее поведение. Комплекс возникающих структурно-функциональных изменений, т. е. следов памяти, называют процессом образования **энграмм** (энграмма, т. е. след памяти).

Генетическая память – это память биологического вида, согласно которой воспроизводится вся структурно-функциональная организация его представителей, включая и их поведение. Чем большую долю поведения определяет генетическая память для данного вида животного, тем менее приспособлены они к быстрым изменениям внешней среды. Генетическая часть составляет существенную часть памяти даже у высокоорганизованных организмов. В 1950-х годах было установлено, что носителями генетической памяти являются нуклеиновые кислоты (Уотсон, Крик, 1953). Именно у этих веществ, особенно у ДНК, имеется ряд свойств, которые позволяют обеспечить стабильность хранения информации: система защиты информации, исправление ошибок при матричном синтезе, дублирование важных последовательностей.

После этих открытий шведским гистохимиком Г. Хиденем в 1960-х годах была предложена гипотеза о том, что энграмма (след памяти) хранится в молекулах рибонуклеиновой кислоты (РНК) нейронов с последующим синтезом на этой «обученной» РНК «запоминающих» белков. Он установил, что в процессе возбуждения в нервных клетках усиливается воспроизводство и расход РНК и синтез белка. Трансформированная РНК возникает, предположительно, под влиянием специфического кода нервных импульсов. Синтезированный белок обладает свойством реагировать на ту же последовательность нервных импульсов, которая послужила причиной его возникновения. Выяснилось, что раздражение нервной клетки увеличивает в ней содержание РНК и оставляет длительные биохимические следы, сообщающие клетке способность резонировать в ответ на повторные действия одних и тех же раздражителей.

Таким образом, было установлено, что РНК играет важную роль в механизмах формирования и сохранения следов памяти. Однако в более поздних работах было показано, что в консолидации энграмм памяти ведущую роль играет ДНК, которая может служить хранилищем не только генетической, но и приобретен-

ной информации, а РНК обеспечивает лишь передачу специфического информационного кода. К сожалению, гипотеза Хидена игнорирует огромную сложность организации нервной системы и предполагает, что специфичность зависит лишь от частотного распределения нервных импульсов, а не от динамических связей между нейронами. Однако идеи Г. Хидена получили очень широкий отклик и дали толчок для многих последующих гипотез.

Второй формой памяти, более поздно развивающейся в ходе эволюции, является **иммунологическая память**, которая тесно связана с генетической. Роль иммунологической памяти состоит в том, что после первой встречи с генетически чужеродными организмами (вирусы, бактерии, токсины) организм способен узнавать их и при повторной встрече включать неспецифические механизмы уничтожения. Более 100 лет назад Л. Пастер обнаружил, что клетки человеческого организма способны сохранять память о возбудителях заразных болезней. На основе этого он предложил метод вакцинации, создающий иммунитет, т. е. невосприимчивость к тем или иным микроорганизмам. Человеку или животному вводят убитые или ослабленные микробы (вакцину). В крови, в ответ на вакцинацию, появляются иммунные белки, способные в дальнейшем разрушать полноценных микроорганизмов. Эти иммунные белки называют антителами, а вещества, против которых они вырабатываются – антигенами.

Основные носители иммунологической памяти – иммунокомпетентные лимфоциты. Их поверхностная мембрана имеет определенный набор антител. При первой встрече организма с антигеном происходит образование клонов (популяций специфических клеток). В клоне существуют клетки двух видов: эффекторныe клетки и клетки памяти. При повторной встрече с данным антигеном распознающие его клетки памяти начинают быстро продуцировать большое число эффекторных клеток. Продолжительность существования эффекторной клетки может измеряться днями, тогда как клетки памяти могут сохраняться десятилетиями. Именно за счет того, что антиген вызывает образование специфических антител, у каждой особи в течение жизни создается собственный индивидуальный иммунный набор. Этим иммунологическая память отличается от генетической.

Третьей формой памяти является нервная память, обеспечивающая животным, обладающим нервной системой, индивидуальные формы приспособления к окружающей среде. Специализация клеток, в том числе и нервных, является приобретением эволюции. Поэтому нервная память появилась позже генетической. Учитывая, что природа часто использует древние механизмы при формировании более новых, нервная память, по-видимому, тоже базируется на механизмах древней, первичной памяти. Поскольку запоминание внешних воздействий происходит даже у одноклеточных организмов, функция памяти представлена на уровне отдельных нервных клеток. *Тем не менее нервная память является свойством целой специализированной структуры – центральной нервной системы человека и животных. В эволюции она возникла в связи с дифференциацией нервной системы и оказалась самой сложной по проявлениям и механизмам.*

9.2. Временная организация памяти

Традиционно, с учетом временных параметров, выделяют несколько видов памяти. Одна из них – непосредственная, или сенсорная, память, при которой информация сохраняется от долей секунды (зрение – иконическая) до нескольких секунд (слух – эхоическая). Из непосредственной памяти информация может быть переведена в кратковременную память, где информация сохраняется уже минуты. В долговременной памяти длительность хранения, возможно, практически ограничена только биологическим существованием. Кроме сенсорной, кратковременной и долговременной памяти выделяют еще промежуточную, или лабильную, память, в которой осуществляется избирательное удержание информации на время, необходимое для выполнения текущей деятельности (оперативная память в инженерной психологии). Изучение процессов памяти на молекулярном уровне дает основание считать, что кратковременная и долговременная память – непрерывные процессы. Изменения, связанные с долговременной памятью, сопровождаются фосфорилированием тех же белков, которые модифицируются в процессе кратковременной памяти, хотя ингибиторы синтеза белков блокируют долговременную па-

мать, не влияя на кратковременную. Таким образом, процессы памяти человека, вероятно, проходят четыре стадии.

Сенсорная память связана с удержанием сенсорной информации (доли секунды) и служит первичному анализу и дальнейшей обработке сенсорных событий. Остальная информация из сенсорной памяти устраняется путем спонтанного разрушения или стирания при поступлении новой. Сенсорный след занимает больше времени, чем само воздействие, длительность сохранения следа в сенсорной памяти составляет 0,1 – 0,5 сек. Главная особенность сенсорной памяти – ее относительно неограниченная емкость. Во время этой стадии информация организуется в отдельные информационные единицы (чанки), часть из которых впоследствии получает доступ к долговременной памяти. Существование этой формы памяти не зависит от синтеза белков и РНК, так как экспериментально показано, что существующие ингибиторы этих веществ не оказывают действия на процессы сенсорной памяти. Нарушения памяти происходят при воздействии электрошока, М-холинолитиков (атропин, скополамин) и других факторов, нарушающих синаптическую передачу. Поэтому вероятный механизм кратковременной минимальной памяти состоит в весьма кратковременном изменении проводимости синапсов за счет воздействия медиатора на мембрану и циклической реверберации импульсов в нервной сети. Применительно к сенсорной памяти наиболее приемлемым является предположение о хранении в виде межнейронных взаимодействий.

Из сенсорной памяти информация, в зависимости от ее характера, может транспортироваться двумя путями. Невербальный материал непосредственно поступает в промежуточную (вторичную, лабильную) память, где может храниться от нескольких минут до длительного времени. Вербальная (речевая) информация передается в кратковременную память (КП), где длительность хранения не превышает 1 минуты.

В промежуточной памяти выделяют две фазы: менее продолжительную, возникающую после активации синапсов, и более длительную, связанную или обеспечивающую консолидацию следов и возникающую вслед за ранней фазой. Ее механизм основан на неоднородных физиологических и биохимических про-

цессах, к которым, вероятно, относятся выход нейропептидов из нервных окончаний, образование циклических нуклеотидов, фосфорилирование белков и липидов мембран, включение синтеза нейроспецифических белков, активация протеиназ. Многие из этих реакций имеют отношение не только к промежуточной памяти, но и к механизмам консолидации, т. е. формированию долговременной памяти.

Начальная фаза – **кратковременная память** – обусловлена несколькими механизмами. Во-первых, начальный этап связан с перемещением ионов и кратковременными метаболическими сдвигами во время синаптической активности, что может вести к изменению синаптической передачи. Эти процессы могут происходить в течение от долей секунды до нескольких секунд. Во-вторых, в основе кратковременной памяти лежат механизмы, связанные с циркуляцией импульсации (реверберацией) по замкнутой системе нейронов. Первоначально эта гипотеза была предложена Лоренте де Но. Он обнаружил в структурах мозга существование замкнутых нейронных цепей. Аксоны нервных клеток могут соприкасаться не только с дендритами других клеток, но и могут возвращаться обратно к телу своей же клетки. Благодаря такой структуре нервных контактов появляется возможность циркуляции нервного импульса по реверберирующим кругам возбуждения разной сложности. В результате возникающий в клетке разряд возвращается к ней либо сразу, либо через промежуточную цепь нейронов и поддерживает в ней возбуждение. Эти стойкие круги реверберирующего возбуждения не выходят за пределы определенной совокупности нервных клеток и рассматриваются как физиологический субстрат сохранения энграмм. В организации замкнутых нейронных цепей могут принимать участие как процессы самоорганизации, связанные с резонансными свойствами нейронов, так и тормозные интернейроны, участвующие в процессах возвратного торможения. Кратковременная память имеет ограниченную ёмкость, равную 7 ± 2 единицы – чанка.

Дальнейший этап – это изменение потока ионов в постсинаптической мембране, в частности ионов K^+ . Его концентрация возрастает во внеклеточной жидкости. Увеличение концентрации Ca^{++} внутри клетки или его мобилизация из внутриклеточных

структур Ca^{++} как фактор вызывает активизацию синтеза циклических нуклеотидов (цАМФ), которые в свою очередь вызывают изменение уровня фосфорилирования ряда белков и липидов, активируют протеинкиназу. По данным Ю.С. Бородкина и Ю.В. Зайцева (1982), эти процессы разворачиваются в пределах 10 – 20 мин после начала стимуляции. Во время этой фазы начинается и происходит синтез нейроспецифических белков (S-100, ПВ и др.). Если подавить синтез белка, то происходит нарушение фазы консолидации и формирования ДП. Эти процессы происходят на 3 – 6 часу после стимуляции. Считают, что промежуточная память обладает большей емкостью, чем кратковременная, и может дольше сохранять информацию. Эта память неоднородная и по времени длится от нескольких минут до нескольких часов.

Третья стадия – долговременная, или пожизненная, память. Для нее не описаны факторы, способные ее разрушить, за исключением повреждения или разрушения структур мозга. Для ДП обязательна активация и образование внутриклеточных устойчивых систем, обеспечивающих *стойкие изменения синаптических проводимостей клетки*.

Относительно механизмов долговременного хранения существуют две группы гипотез: I. Синаптические гипотезы. II. Участие иммунологических механизмов.

Синаптические гипотезы. Свое название эти гипотезы получили из-за того, что главное внимание в них уделяется роли синапса в фиксации следа памяти. При прохождении импульса через определенную группу нейронов возникают стойкие изменения синаптической проводимости в пределах определенного нейронного ансамбля. Эти процессы тесно связаны с увеличением диаметра и усилением активности так называемого аксодендритического (аксошипикового) синапса – наиболее пластичного контакта между нейронами. Одновременно с этим образуются новые шипики на дендритах, а также увеличиваются число и величина синапсов. Эти изменения, выявляемые морфологическими методами с помощью световой или электронной микроскопии, представляют собой стойкие модификации структуры нейронов и их синаптических связей. Таким образом,

экспериментально показаны морфологические изменения, сопровождающие формирование следа памяти.

Первая группа синаптических гипотез связана с участием в хранении информации нуклеиновых кислот (Г. Хиден, 1964). По последним данным считают, что происходит не синтез специфических РНК, которых раньше не существовало, а лишь активизация участков генома, ответственных за синтез определенных белков. Эти белки могут устойчиво влиять на проводимость синапсов.

По другой точке зрения (Г. Линч и М. Бодри, 1984) повторная импульсация в нейроне, связанная с процессом запоминания, предположительно, сопровождается увеличением концентрации кальция в постсинаптической мембране, что приводит к расщеплению одного из ее белков. В результате этого освобождаются замаскированные и ранее неактивные белковые рецепторы (глутаматрецепторы). За счет увеличения числа этих рецепторов возникает состояние повышенной проводимости синапса, которое может сохраняться до 5 – 6 суток. Таким образом, путем подбора нейронов, между которыми поддерживается связь, и кодируется память.

Гипотеза о синаптических механизмах памяти находит много сторонников и имеет экспериментальные доказательства. Уникальное свойство пластичности нервных структур может быть объяснено с позиций изменения синаптической проводимости.

Другой взгляд на механизмы ДП – это участие иммунологических механизмов (И.П. Ашмарин, 1975). Суть этих гипотез сводится к аналогии развития иммунных реакций. При прохождении импульсов через синапс в них синтезируется белок-антиген. Он выходит в межсинаптическое пространство и взаимодействует с клетками глии – астроцитами. Эти клетки синтезируют антитела, которые действуют на гликопротеины мембран тех же нейронов и модифицируют проводимость их синапсов. Способность синтеза антител данным клоном астроцитов сохраняется всю жизнь, т. е. сохраняются и модифицированные синапсы. Это и является основой ДП. Таким образом, глиальные клетки, число которых по мере филогенетического совершенствования возрастает по отношению к нейронам, возможно выполняют не только трофическую функцию. Слабость гипотезы состоит в

том, что экспериментально не доказана иммунологическая роль астроцитов. Имеются лишь косвенные указания на причастность систем иммуногенеза к механизмам нейробиологической памяти (отмечено изменение эффективности мнемической деятельности под действием иммуностимуляторов).

9.3. Структурно-функциональные аспекты памяти

Каждый этап памяти (сенсорная, кратковременная, долговременная) обеспечивается мозговыми механизмами разной сложности, связанными с деятельностью различных мозговых структур. Память выступает как динамическая функция и как сложно организованная материальная структура, локализованная в пространстве мозга.

В функциональных системах памяти выделяют:

1. Структуры, образующие так называемую модуляторную (регулирующую) систему памяти;
2. Структуры, участвующие в хранении запомненной информации.

В системе модуляции памяти Г.А. Вартамян (1981) выделяет два уровня регуляции.

Неспецифический (общемозговой), куда относят мезенцефальную ретикулярную формацию, гипоталамус, срединный центр таламуса, дорсальный гиппокамп, хвостатое ядро, лобную кору. По современным представлениям неспецифический уровень регуляции участвует в обеспечении практически всех видов памяти. При активации ретикулярной формации формирование энграмм происходит эффективнее, а при снижении уровня активации, напротив, ухудшается как произвольное, так и произвольное запоминание любого нового материала, независимо от его сложности и эмоциональной значимости.

К модально специфическому уровню модуляции памяти относят различные отделы новой коры за исключением лобной, связанные с деятельностью анализаторов. Кору мозга считают основным субстратом для долговременной памяти. В обеспечении произвольного запоминания ведущую роль играют лобные доли коры. Модально специфический уровень регуляции памяти обеспечивается деятельностью анализаторных систем, главным

образом на уровне первичных и ассоциативных зон коры. Повреждение или удаление участков коры в зонах представительства анализаторов приводит к избирательным, модально специфическим дефектам памяти, которые связаны с данным анализатором. Дефекты памяти, возникающие при поражении коры, могут быть связаны не только с разрушением хранящихся в них следов, но и с затруднением их воспроизведения.

В обеспечении памяти и в генезе ее нарушений значительная роль принадлежит гиппокампу. Гиппокамп выступает первым пунктом конвергенции условных и безусловных рефлексов. Гиппокамп является структурой, где происходит взаимодействие трех потоков возбуждений:

- мотивационных возбуждений, приходящих из задних и переднелатеральных ядер гипоталамуса;
- информации, поступающей из внешней среды (через перегородку);
- следов прошлого опыта, приходящих из новой коры.

Гиппокамп выполняет две функции, связанные друг с другом. Во-первых, играет роль селективного фильтра, оценивая новизну стимула, обеспечивая его перевод и регистрацию в долговременной памяти, одновременно гася реакции на посторонние раздражители в данный момент. Во-вторых, гиппокамп обеспечивает извлечение следов памяти под влиянием мотивационного возбуждения. Следы могут извлекаться из памяти независимо от внешних стимулов. Гиппокамп участвует как в фиксации, так и в воспроизведении усвоенной информации. Существует предположение, что способность к обучению связана с уровнем функциональной активности гиппокампа, которая в свою очередь наследственно детерминирована.

Таким образом, в процессах памяти принимают участие разные корковые и подкорковые образования мозга и полное обеспечение функций и процессов памяти возможно лишь при условии функционирования всех ее звеньев. Память следует понимать как системное (эмерджентное) свойство всего мозга. Проблема памяти неразрывно связана с проблемой сознания.

9.4. Теории сознания

Не существует единого определения сознания. С психологических позиций **сознание** можно определить как **субъективно переживаемую человеком последовательность событий** или как осведомленность человека о том, что он воспринимает и что с ним происходит. С физиологической точки зрения **сознание есть определенное состояние бодрствующего мозга** или уровень реактивности мозга.

Существуют различные взгляды на природу сознания. Одно из объяснений природы сознания было предложено И.П. Павловым. Его теория получила название **теории светлого пятна**. И.П. Павлов связывал сознание с фокусом возбуждения, светлым пятном, областью повышенной возбудимости, которая может перемещаться по коре. При этом сознание не обязательно связано с символическими операциями – второй сигнальной системой и речевой деятельностью. По И.П. Павлову, сознание есть и у человека, и у животных. Развитием этой теории служат исследования И.С. Бериташвили. Изучая поведение собак, он выявил эффект **сенсорного обучения**. Эффект сенсорного обучения состоит в том, что когда организму нужно удовлетворить какую-либо биологическую потребность, у животного быстро формируется, фиксируется и извлекается из памяти **образ целевого объекта** (например, место нахождения пищи). В связи с тем, что эти наблюдения не укладывались в простые рефлекторные схемы, он ввел *понятие психонервной деятельности*, которая оперирует образами. С этих позиций, при организации поведения человека и животного внешняя среда всегда сравнивается с ее отражениями – репрезентациями, хранящимися в памяти. Поведение строится на основе психонервных механизмов мозгового отображения. Нейрофизиологической основой для формирования образов служат звездчатые нейроны коры. Они имеют короткие внутрикорковые аксоны, и возбуждение может циркулировать по цепочкам нейронов. Такая локальная реверберация возбуждения создает основу для существования образов и служит материальной основой сознания.

Другая теория структурного направления была предложена американским психофизиологом Дж. Эдельманом. Она получила название **теории повторного входа** (вообще, большинство теорий связывают механизмы сознания с длительной циркуляцией возбуждения по нейронным сетям различной сложности и организации). Дж. Эдельман предположил, что процессы сознания основаны на циклическом повторении последовательности событий за счет повторного входа возбуждений. Сенсорная информация от внешней и внутренней среды после ее предварительной обработки в первичной нейрональной группе (колонке) повторно возвращается в нее после дополнительной обработки в другом нейрональном модуле. При этом параллельно сюда же поступает информация из долговременной памяти. Синтез двух видов информации – наличной и извлекаемой из памяти – определяет появление ощущений. Соединение этих двух потоков информации и их движение в замкнутой кольцевой цепи между модулями нейронов составляет единичный цикл сознания длительностью порядка 100 мсек. Важной чертой этой теории является то, что *осознание формируется в результате взаимодействия обработки внешних возбуждений и мультимодальных ассоциативных структур долговременной памяти, сформированных прошлым опытом.*

Прожекторная теория сознания была предложена Френсисом Криком (английский физик, специалист в области молекулярной биологии). В 1953 году вместе с Дж. Уотсоном он предложил модель молекулы ДНК, которая позволила понять механизмы наследственности (Нобелевская премия, 1965). Модель сознания Ф. Крика построена на анализе работы зрительной системы. Различные отделы зрительной коры имеют специализированные группы нейронов: простые нейроны – детекторы, более сложные нейроны цвета, формы, пространственного расположения. Но как возникают целостные образы? Крик предположил, что в любой момент определенные нейроны, расположенные в разных кортикальных зонах, могут связываться в единый ансамбль на определенное время, формируя вид глобальной активности. Ее появление и соответствует зрительному опознанию. В это время нейроны начинают активироваться в гамма-диапазоне с частотой 35 – 70 Гц (гамма-ритм). Синхронизация нейронной ак-

тивности является механизмом объединения нейронов в единый ансамбль. При этом нейроны могут переключаться с одного ансамбля на другой. Возникновение и прекращение гамма-колебаний связано с механизмом **активации за счет избирательного последовательного внимания, которое он назвал прожектором внимания**. Фокус внимания последовательно перемещается в зрительном поле с одного места на другое. Механизм внимания обеспечивает группе (ансамблю) нейронов синхронно разряжаться на частоте 35 – 70 Гц. В результате создается глобальная единица активности, объединяющая нейроны разных отделов мозга. Согласно теории Крика, нейронные процессы, попадающие под луч прожектора внимания, определяют содержание нашего сознания, в то время как нейронные процессы вне света прожектора образуют подсознание. Термин «подсознание» применяется для обозначений нейрональных событий, которые сознательно не переживаются, тогда как другие события субъективно осознаются. Прожектор означает, что пятном сознания можно управлять. Эту функцию выполняет таламус, который создает на уровне коры подсветку – дополнительное неспецифическое возбуждение, которое, взаимодействуя со специфическим возбуждением, усиливает его. Таким образом, сознание зависит от взаимодействия форм памяти и внимания.

Среди различных теорий сознания особое место занимает **голографическая теория** К. Прибрама (1975). Суть его концепции состоит в том, что информация о входных сигналах распределена по нейронной системе точно так же, как она распределена по всему узору физической голограммы. Речь идет только о тех областях мозга, где входные воздействия вызывают устойчивые узоры синаптических микроструктур. Распространение свойств голограммы на функции мозга означает, что в мозге информация о каждой точке объекта распределена по голографическому экрану мозга, что делает ее регистрацию устойчивой к разрушению. Развивая свою теорию отражения мира, К. Прибрам связывает память, которая сохраняет и воспроизводит информацию по голографическому принципу, с гиппокампальной формацией. В гиппокампе информация хранится в распределенном виде – параллельно на многих нейронах. Это означает, что каждый нейрон в

гиппокампе входит в состав репрезентаций большого количества элементов внешней среды и, наоборот, репрезентация данного элемента внешнего мира зависит от активности достаточно большой группы нейронов места.

Таким образом, информация о внешнем пространстве записывается через систему параллельных каналов на множестве пирамидных клеток гиппокампа. Если принять гипотезу, что одной из функций гиппокампа является актуализация из долговременной памяти заведомо избыточной информации для последующего отбора наиболее полезной, то в процедуру считывания информации должны вовлекаться все параллельно работающие каналы, кодирующие не совсем совпадающие аспекты внешнего мира. К. Прибрам, как и другие исследователи, важную роль в когнитивных процессах отводит ритмам ЭЭГ. Однако он говорит не о гамма-колебаниях, а о гиппокампальном тета-ритме, который рассматривается как механизм сканирования информации.

§ 10. Мотивации и эмоции

10.1. Определение мотиваций и эмоций.

10.2. Функции эмоций.

10.3. Структурно-функциональная организация эмоций.

10.1. Определение мотиваций и эмоций

Термин «**мотивация**» буквально означает «**то, что вызывает движение**». Мотивация – это физиологический механизм активирования хранящихся в памяти следов тех объектов (энграмм), которые способны удовлетворить имеющуюся у организма потребность (П.В. Симонов), иначе, **мотивация** – целенаправленное поведение для удовлетворения потребности организма. Собака, которая ест пищу, действует так потому, что она голодна. Таким образом, голод является формой мотивации. Чтобы раздобыть пищу, животное или человек совершают разнообразные действия в пределах своих сенсорных, моторных и интеллектуальных возможностей, и эти действия могут служить по-

казателем данного состояния. Многие мотивационные состояния тесно связаны с периферическими стимулами.

В любой мотивации выделяют две фазы:

1 – фаза возникновения специфического состояния, выражающаяся в появлении определенных изменений или дефицита во внутренней среде, т. е. возникновение потребности;

2 – фаза запуска и реализации специализированного целенаправленного поведения в отношении тех внешних объектов, которые способны удовлетворить данную потребность.

Несмотря на то что разные виды мотивации различаются своей направленностью и способами удовлетворения потребности, они имеют ряд общих черт.

1. Во время любой мотивации наблюдается активация моторной системы.

2. Повышение тонуса симпатической нервной системы, выражающееся в вегетативных реакциях: учащение ритма сердца и дыхания, повышение артериального давления, расширение сосудов скелетных мышц, повышение проводимости кожи, усиление гормональной активности.

3. Активация афферентных систем, что выражается в снижении порогов чувствительности, усилении ориентировочных реакций.

4. Возрастание поисковой активности.

5. Актуализация аппарата памяти, что необходимо для построения модели будущего и формирования программы действий для достижения цели.

6. Изменения в ЭЭГ, появление десинхронизации за счет усиления восходящих активирующих влияний ретикулярных и лимбических структур.

Проявлением мотивации у человека является возникновение определенных субъективных переживаний. Такие мотивационные состояния, как, например, страх, гнев, радость, о которых мы узнаем посредством самонаблюдения (интроспекции – взгляд внутрь самого себя), мы называем эмоциями. Страх, гнев, радость тоже являются мотивом поведения. Поэтому *термин «эмоция» обычно используют для характеристики внутреннего субъективного состояния индивидуума.*

Эмоции – это психические процессы, в которых человек оценивает свое отношение к тем или иным явлениям окружающей действительности. В эмоциях получают свое субъективное отражение различные состояния организма человека, его отношение к собственному поведению и своей деятельности.

Главным является возникающее при эмоции субъективное переживание, отражающее отношение данного индивидуума к окружающему миру, к самому себе. Это так называемое “эмоциональное переживание” (“эмоциональное состояние”). Параллельно возникают изменения в соматической и висцеральной сферах, которые сопутствуют психическому эмоциональному состоянию и обозначаются как “эмоциональное выражение, или эмоциональные реакции”. С этих позиций, эмоция – сложный процесс, имеющий нейрофизиологический, нервно-мышечный и феноменологический аспекты.

На нейрофизиологическом уровне эмоция определяется по электрохимической активности нервной системы, в частности, коры, гипоталамуса, базальных ганглиев, лимбической системы, лицевого, тройничного нервов.

На нервно-мышечном уровне эмоция – это мимическая и пантомимическая активность, висцерально-эндокринные, голосовые реакции.

На феноменологическом уровне эмоция проявляется как сильно мотивированное переживание, которое имеет непосредственную значимость для субъекта.

10.2. Функции эмоций

Оценочная функция – одна из основных. Эмоции являются той системой сигналов, тем языком, посредством которого субъект узнает о значимости происходящего.

Функция побуждения. Специфические переживания, имеющие побуждающий характер: желания, влечения, стремления всегда имеют эмоциональную окраску. Так, в критических ситуациях при неспособности субъекта найти адекватный выход возникает специфический вид эмоциональных процессов – аффекты. Одно из проявлений аффекта – стереотипные действия субъекта, которые представляют определенный закрепившийся в процессе

эволюции способ “аварийного” разрешения ситуации: бегство, агрессия, оцепенение.

Регулирующая функция заключается во влиянии эмоций на процессы познания и поведения. Они влияют на накопление и актуализацию индивидуального опыта.

Активационная – усиление обменных процессов и нервных структур.

Экспрессивная – главный фактор, обеспечивающий невербальную коммуникацию.

Сигнальная – выражается в том, что отношение субъекта к тем или иным раздражителям становится сигналом благоприятного или неблагоприятного для него развития событий. Ориентируясь на свои эмоции, субъект совершает необходимые действия.

10.3. Структурно-функциональная организация эмоций

На медиальной поверхности полушарий головного мозга расположены структуры, которые присутствуют у всех млекопитающих. Это *лимбический мозг* – комплекс структур конечного, промежуточного и среднего отделов мозга, составляющих субстрат для проявления наиболее общих состояний организма (сон, бодрствование, эмоции, мотивации). На начальном этапе развития позвоночных животных структуры лимбической системы обеспечивали все важнейшие реакции организма (пищевые, ориентировочные, оборонительные, половые). Эти реакции формировались на основе первого дистантного чувства – обоняния. Некоторые из этих структур, в частности гиппокамп, долгое время считали высшими центрами обоняния, поэтому эти структуры иногда называют еще «*обонятельным мозгом*». Связь же лимбической системы с деятельностью внутренних органов дала основание обозначить всю эту систему структур как «*висцеральный мозг*».

Формирование поведенческого акта на основе любой мотивации начинается с ориентировочно-исследовательской реакции, которая также реализуется при обязательном участии лимбической системы. Многочисленные эксперименты показывают, что слабые раздражения лимбических структур при отсутствии спе-

цифической эмоциональной реакции всегда вызывают настораживание или ориентировочно-исследовательскую реакцию (ОИР). С ОИР тесно связано выявление животными в окружающей среде значимых для данной ситуации сигналов и их запоминание. В осуществлении механизмов ориентировки, обучения и запоминания большая роль отводится гиппокампу и амигдалоидной области. Разрушение гиппокампа резко нарушает кратковременную память. При повреждении структур лимбической системы нарушается нормальная поведенческая деятельность организма. При этом нарушается способность животных оценивать свое внутреннее состояние, полезность или вредность внешних раздражений. Животные становятся ручными, непрерывно обследуют окружающие предметы, без разбора хватают все, что попадает, лишаются страха перед огнем. У обезьян пропадал страх даже перед змеями, исчезала агрессивность.

К лимбической системе относят следующие образования:

1. Часть ядер передних отделов таламуса.
2. Гипоталамус. Нейроны, специфически влияющие на активность вегетативной нервной системы, сосредоточены в гипоталамусе. Именно структуры гипоталамуса контролируют большинство физиологических изменений, сопровождающих эмоции.
3. Миндалины расположены в глубине мозга в задней части височной доли. Эксперименты на животных свидетельствуют, что миндалины ответственны за агрессивное поведение и реакцию страха.
4. Гиппокамп расположен в медиальной части височной доли рядом с миндалинами. Гиппокамп участвует в интеграции различных форм сенсорной информации. Его повреждение приводит к нарушению процессов памяти – неспособности запоминать новую информацию.
5. Поясная извилина – часть коры, расположенной на медиальной поверхности полушарий. Поясная извилина окружает гиппокамп и другие структуры лимбической системы.
6. Свод – скопление волокон, которые соединяют гиппокамп с гипоталамусом.
7. Перегородка – получает входные сигналы через свод от гиппокампа и посылает выходные сигналы в гипоталамус.

Роль лимбической системы состоит в следующем: во-первых, это система пробуждения и поддержания бодрствования; во-вторых, это система, обеспечивающая формирование эмоциональных реакций, а также различного мотивационного и эмоционального поведения.

Сигналы, поступающие из органов чувств, поступают в кору, проходя два пути: 1 – через структуры лимбической системы и ретикулярной формации; 2 – по специфическим лемнискowym путям через релейные ядра таламуса. Возбуждения, исходящие из коры, тоже проходят через эти структуры.

Американский нейроанатом Р. Пейз (1937) полагал, что эмоциональное возбуждение является результатом циркуляции возбуждения по структурам лимбической системы. Согласно гипотезе Пейза, сенсорные пути расходятся на уровне таламуса: один путь идет в кору и обеспечивает восприятие, а другой – в гиппокамп. Отсюда импульсы поступают по волокнам свода через перегородку в маммилярные тела гипоталамуса и далее по мамиллоталамическому тракту – в передний таламус. Параллельно пути идут в кору поясной извилины, где совершается их переход в другие области мозга. Предполагается, что таким образом субъективный опыт в виде эмоций подвергается соответствующей оценке. Именно переход возбуждения с подкорковых образований в кору обеспечивает субъективное переживание эмоции. Связи, идущие в обратном направлении, к гиппокампу, рассматриваются как система обработки информации об эмоциональных состояниях. Это так называемый эмоциональный круг Пейза:

Гиппокамп → Свод → Септальная область (Перегородка) → Маммилярные тела → Таламус → Поясная извилина → Гиппокамп.

Однако эмоциональное состояние, проявляющееся не только субъективно, но и способствующее той или иной целенаправленной деятельности, т. е. отражающее ту или иную мотивацию, возникает лишь в том случае, когда возбуждение от лимбических структур распространяется и на новую кору, и, прежде всего, на ее лобные отделы. Без участия новой коры эмоция получается неполноценной. Она теряет свой биологический смысл и выступает как ложная.

Исследования швейцарского физиолога Гесса (1954) показали, что гипоталамус представляет отдел мозга, где сосредоточены центры основных положительных и отрицательных эмоциональных реакций. Раздражение вентральной зоны медиальной части передней, задней и центральной областей гипоталамуса вызывает агрессивное поведение у кошек, а раздражение дорсальной зоны этих же частей – бегство. Внешняя реакция нападения может сочетаться с признаками ярости животного, но может реализоваться и без выраженного эмоционального компонента. Своеобразным модулятором активности центров гипоталамуса являются ядра миндалевидного комплекса. Его разрушение приводит к ослаблению эмоциональных реакций.

Эмоциональные реакции тесно связаны с деятельностью старой коры. Функциональное значение старой коры особенно проявляется в деятельности гиппокампа, который, по-видимому, является центральным в системе, регулирующей эмоциональное поведение. Многочисленными исследованиями показано, что гиппокамп активируется каждый раз, когда происходит нарушение стереотипа или, иными словами, когда в ситуации возникает прагматическая неопределенность. Гиппокамп следует рассматривать в качестве основного связующего звена между новой и старой корой, где первично определяется дефицит прагматической информации. При участии гиппокампа дефицит прагматической информации, обнаруженный структурами новой коры, ведет к мобилизации эмоционального аппарата – дополнительного компенсаторного механизма адаптивной деятельности.

§ 11. Сон как естественное функциональное состояние

- 11.1. Гипотезы о функциональном значении сна.
- 11.2. Гипотезы о механизмах сна.
- 11.3. Фазы сна.
- 11.4. Нейрофизиология сна

Сон – это периодическое функциональное состояние организма со специфическими поведенческими проявлениями в вегетативной и моторной сфере, которое характеризуется отсутствием целенаправленной деятельности, значительной обездвиженностью и отключенностью от сенсорных воздействий внешнего мира (Смирнов, 1988). Сон – физиологическое состояние мозга, нервной системы и организма, характеризующееся резким снижением подвижности, слабой реакцией на внешние раздражители и особой активностью нейронов головного мозга.

Реально у человека насчитывают более 100 различных ритмов и многие из них скоординированы с циклами сна и бодрствования. Так, температура тела в течение суток изменяется на 0,6 градуса. Днем она достигает максимума в 14 – 16 часов, а минимум наблюдается в 2 – 5 часов ночи. Отчетливые циркадианные ритмы наблюдаются в выделении ряда гормонов: увеличение во время сна синтеза гормона задней доли гипофиза (вазопрессина) и усиление выделения у человека перед рассветом корой надпочечников гидрокортизона. У ночных животных выделение этого гормона, наоборот, увеличивается в вечерние часы, так как он повышает неспецифическую сопротивляемость организма. Все эти ритмы явно синхронизированы с ритмом сна – бодрствования.

Сон человека и животных организован циклически. Чередование бодрствования и сна отмечается практически на всех этапах эволюционной лестницы (от низших позвоночных, птиц до млекопитающих и человека). Очевидно, что такая универсальная организация чередования активности и покоя, бодрствования и сна не является случайностью, а имеет глубокий смысл. Во время сна происходят значительные сдвиги в деятельности головного и спинного мозга, моторной сфере, активности вегетативной нервной системы, отмечаются интенсивные психические процессы. Сон – сложное состояние, во время которого в головном мозге происходят активные процессы. А также сон – состояние, характеризующееся с психической стороны потерей интереса к внешнему миру. Биологической целью сна является отдых.

Исследователи пока не могут дать четкого объяснения назначению сна, но очевидно, что сон представляет собой биологическую потребность нашего вида. Экспериментально установлено,

что уже через несколько суток, проведенных без сна, у человека наступают психические и физические расстройства. Испытуемого непреодолимо клонит ко сну и для поддержания бодрствования необходимо усиление общей активности. Более длительное лишение сна ведет к расстройству эмоциональной сферы, галлюцинациям, мышечной слабости и повышению чувствительности к боли.

11.1. Гипотезы о функциональном значении сна

1. *Инстинктивная гипотеза о роли сна.* Одна из точек зрения состоит в том, что сон конкурирует с мотивационными состояниями. Как считает П. Милнер, существуют механизмы удовлетворения голода и жажды. Известный уровень активности необходим для животного, если оно нуждается в пище, воде, партнере для спаривания. Если все потребности удовлетворены, мышечная активность расходуется зря. Должен существовать механизм, подавляющий внешнее поведение в условиях, когда все потребности удовлетворены. В этом будет его значение для выживания. Ночные животные днем оказываются в неблагоприятных условиях и им лучше оставаться неподвижными. Противоположное верно для дневных животных, поэтому этот механизм контролируется чередованием света и темноты. Почти непрерывный сон младенцев также имеет значение для выживания.

2. *Эволюционная концепция о функциональной роли сна.* Возникновение циклов “сон – бодрствование” рассматривают в плане эволюции биологических видов (Н.И. Моисеева, 1985). Выраженная картина циклического сна сформировалась у птиц и теплокровных млекопитающих, что связано с повышением уровня организации живой системы. Параллельно с усложнением организации НС формировалось повторяющееся состояние, в котором клетки и ткани организма обретают определенную долю независимости и могут осуществлять саморегуляцию. *В состоянии бодрствования на первый план выходят свойства организма как системы, а в состоянии сна на первый план выступают свойства отдельных элементов, поскольку в процессе эволюции оказалось необходимым сохранить автономную биологическую регуляцию структурно-функциональных единиц.* Эту точку зрения косвенно подтверждают клинические наблюдения, когда в про-

цессе сна у больных людей регистрировали динамику ЭЭГ, ЭОГ, импульсной активности, наблюдали, что в процессе сна, судя по электрическим показателям, наступает функциональное разобщение структур мозга.

3а. *Информационная концепция сна* полагает, что его функцией является переработка информации, полученной на протяжении бодрствования, разгрузка мозга от избыточной ненужной информации, включение ее биологически важной части в механизмы памяти. Учитывая преобладание быстрого сна на ранних этапах жизни человека и животных, М. Жуве предположил, что быстрый сон обеспечивает процессы программирования в мозге, необходимые для развития и поддержания генетически предопределенных функций, таких, например, как инстинкты. *Во время быстрого сна происходит объединение генетической информации с приобретенной во время бодрствования.*

3б. *Психологические концепции* рассматривают сон как состояние, во время которого происходит психологическая переработка опыта индивида, осуществляется стабилизация эмоциональной сферы.

Гипотеза, предложенная А. Борбели (1989), рассматривает сон как результат взаимодействия двух процессов. В соответствии с этой гипотезой потребность во сне определяется двумя процессами:

- процессом утомления, который нарастает во время бодрствования;
- циркадианным процессом, циклом «активности – покоя». (пик покоя – 4 ч. утра, активности – 4 ч. дня).

Уровень потребности во сне (S-sleep-процесс) увеличивается во время бодрствования и уменьшается во время сна, циркадианный же ритм (процесс C-circadian) – независимо от сна и бодрствования и находится под влиянием внутренних биологических часов организма. Таким образом, потребность во сне определяется суммой процессов S и C. Нормальный сон наступает при максимальном совпадении процесса S с периодом покоя.

Именно нарушением взаимоотношения этих процессов автор объясняет тяжелые субъективные переживания в связи со смещением суточного ритма при смене часовых поясов. Время засыпа-

ния приходится на период активности, и человек не может заснуть, а днем чувствует постоянную сонливость из-за нарастающей потребности во сне, так как по С – это период покоя.

5. *Существует анаболическая гипотеза о роли сна*, рассматривающая сон как восстановительный процесс энергетических запасов мозга и организма в целом. Об этом свидетельствуют данные биохимиков (во время сна происходит синтез белков, РНК в мозге и соматической сфере, усиление секреции соматотропного гормона). Восстановительные функции обычно приписывают медленному сну. Вероятно, более правильно рассматривать функциональное назначение сна комплексно.

11.2. Гипотезы о механизмах сна

1. Одна группа – это так называемые ”пассивные” теории, поскольку они полагают, что мозг должен приводиться в состояние активности внешними раздражителями.

Одна из ранних – гуморальная теория сна – состояла в том, что организм, включая НС, *утомляется после деятельности* и должен восстанавливаться в течение периода покоя. Причиной утомления считалось накопление токсичных веществ, возникающих при мышечной и нервной деятельности. Начались поиски веществ, накапливающихся в организме при его деятельности: обеднение кислородом, накопление углекислого газа, карбоновых, молочных кислот, холестерина, продуктов обмена при утомлении (гипотоксины). Опыты свидетельствуют об изменении химизма мозга во время сна (собаке долго не давали спать, затем вводили экстракт ее мозга другой собаке. У последней возникали признаки крайнего утомления, и она засыпала. В эксперименте с перекрестным кровообращением у двух кроликов при раздражении током зон мозга, вызывающих сон, второй кролик тоже засыпал). Эти наблюдения свидетельствуют, что, действительно, во время сна в мозге образуются биологически активные вещества, но именно ли они вызывают сон, не ясно. Этому противоречат наблюдения над сросшимися близнецами, обладающими общим кровообращением, но раздельной ЦНС. Сон у них наступал не одновременно.

По другой теории, предложенной Пфлюгером, *сон – естественное состояние мозга и для поддержания бодрствования необ-*

ходим сенсорный приток (в качестве доказательства приводят случай полного отсутствия соматической чувствительности, где единственными каналами информации были один глаз и одно ухо. Как только эти каналы закрывали, больной засыпал через 2 - 3 минуты, он мог быть разбужен, если ему открывали глаз или ухо). *Теории, связывающие сон с утомлением*, не объясняют, почему люди, которые целыми днями сидят без дела, спят не меньше тех, кто занят напряженной физической или умственной работой. Теория о необходимости сенсорного притока для поддержания бодрствования наталкивается на противоположную трудность.

В качестве возможности преодолеть эти возражения была предложена комбинация этих двух теорий, по которой предполагалось, что мозг во время бодрствования постепенно все более утомляется и для поддержания его активности нужны все более сильные сенсорные стимулы. Если сенсорный приток не может превысить возросший порог, животное или человек засыпают и это автоматически приводит к дальнейшему повышению порога бодрствования. Во время сна происходит постепенное восстановление нервных клеток, приводящее к снижению порога бодрствования.

2. Другая группа *“активных” теорий* полагает, что нормальное состояние мозга – активное, но существует тормозная система, которая периодически затормаживает области, необходимые для сознательного поведения. К их числу принадлежит теория внутреннего коркового торможения, предложенная И.П. Павловым. В соответствии со своим учением о ВНД, И.П. Павлов рассматривал сон как разлитое корковое торможение, считая, что внутреннее торможение и сон по физико-химической основе представляют один процесс.

Развитием теории сна в настоящее время является представление о биологических часах как о механизме, вызывающем сон. В экспериментах на крысах Рихтером было показано, что ослепление крыс с целью устранения влияния дневного светового цикла сохраняет у них чередование активности и покоя приблизительно раз в сутки. Точный период этого автономного цикла у разных крыс редко отклонялся более чем на 20 мин от 24 час. Интервал между периодами активности не изменялся при удалении

надпочечников, кастрации, голоде, жажде, удалении гипофиза и эпифиза, введения лекарственных веществ. Смена циклов активности наблюдалась и у крыс с врожденной слепотой. Индивидуальные периоды не были связаны с чередованием периодов дня и ночи и могли начинаться в любое время.

В настоящее время важную роль в механизмах сна отводят РФ ствола мозга. Сон при этом рассматривается как следствие временной блокады активирующих восходящих влияний с одновременным включением синхронизирующих таламокортикальных процессов.

Продолжительность сна сильно варьирует: одним достаточно 4 или 5 часов сна, другие спят по 8 – 10 часов. Далеко не всем людям требуется восемь часов ночного сна. Но какова бы ни была длительность сна, для всех людей характерна склонность придерживаться одного и того же распорядка сна и бодрствования. Как при бодрствовании мы выделяем разные уровни поведенческого статуса, так и в состоянии сна его глубина меняется.

Сновидения. Сновидения – субъективные переживания человека и животных во время сна. Сновидения отражают реальные физиологические и эмоциональные состояния, обеспечивают адаптационные процессы организма. Примерно те полтора часа, которые у нас каждую ночь занимают сновидения, часто так интенсивны, реальны и отвечают нашим мечтам, что примитивные народы верили, что сны порождают будущее. Как можно исследовать такое эфемерное явление? Как проверить, что сновидения существуют? Первые ответы на эти вопросы были получены случайно. Студент Чикагского университета Ю. Азеринский в 1950-х годах изучал сон у младенцев. Во время этих наблюдений он обратил внимание на то, что у младенцев бывают периоды, когда они двигают глазами под закрытыми веками. В архивах исследователей сна были подобные факты и ранее, но они оставались без внимания. Ю. Азеринский решил исследовать взрослых. Он обнаружил, что и у взрослых людей во время ночного сна бывает несколько периодов с быстрыми движениями глаз (БДГ). При этом был выявлен еще один важный факт – наличие сновидений в эти периоды. Мысль о том, что в периоды быстрых движений глаз люди возможно видят сны, возникала у многих и бы-

ла подтверждена Дементом и Клейтманом. Если человека будили во время периода БДГ, то он в 80% случаев сообщал о только что виденном сне. Если же человека будили, когда у него во сне не было БДГ, то на появление снов указывали лишь 7% испытуемых.

Ю. Азеринский и его научный руководитель Клейтман опубликовали статью об этом открытии в журнале “Science” (Azerinsky, Kleitman, 1953). Так родилось новое направление исследований – изучение сна.

11.3. Фазы сна

Сон представляет собой совокупность двух основных чередующихся фаз – медленной и быстрой. *Выделяют две фазы сна, которые подразделяют на стадии.* В силу того, что во время сна контакт с человеком невозможен, фазы сна были выделены на основании регистрации ЭЭГ. Когда человек засыпает, он обычно проходит последовательно через эти стадии. Любая помеха, например, неожиданный шум, может повернуть процесс назад, т. е. вернуть спящего человека на более раннюю стадию. В течение ночного сна человек совершает переходы из одной стадии сна в другую и обратно примерно с полуторачасовой цикличностью.

Различают три стадии сна:

- дремота;
- легкий сон;
- медленный сон;
- быстрый сон.

Медленный сон (ортодоксальный). Медленный сон – сон, сопровождающийся снижением обмена веществ, понижением температуры тела, расслаблением мышц, замедлением дыхания и сердечного ритма. У человека медленный сон наступает после засыпания и длится 60 – 90 минут.

Быстрый сон (парадоксальный). Быстрый сон – сон, наступающий у человека после фазы медленного сна. Во время быстрого сна активизируется ряд систем организма: учащаются пульс и дыхание, повышается температура. У человека фаза быстрого сна длится около 15 минут.

Выделяют фазу медленного сна (ФМС) и фазу быстрого, или парадоксального, сна (ФБС, БДГ-сон). Эти названия обусловлены особенностью ритмов ЭЭГ во время сна. Фазы сна отличаются друг от друга по суммарной электрической активности мозга (ЭЭГ), двигательной активности глаз (ЭОГ), мышечному тону, вегетативным показателям (глубина и частота дыхания, сердца, электрическая активность кожи).

В течение сна происходит циклическое чередование фаз – фазы «медленного» сна (ФМС) и фазы «быстрого» сна (ФБС) (парадоксальная фаза, ромбоэнцефалический сон, сон со сновидениями). Сон представляет собой сложноорганизованное функциональное состояние мозга, во время которого отмечают выраженные изменения практически во всех отделах головного и спинного мозга. Очевидно, что чередование состояний бодрствования и сна является циркадным ритмом, а чередование ФМС и ФБС является ультрадианным ритмом, и эта ритмичность осуществляется биологическими часами, «встроенными в головной мозг».

У человека длительность одного цикла сна составляет 1,5 – 2 часа. За ночь наблюдается 3 – 5 циклов. Каждый из циклов состоит из отдельных стадий фазы МС и фазы БС. Первое появление фазы БС происходит через 1 – 1,5 часа после засыпания, вслед за стадиями фазы МС. Для первых двух циклов сна характерен медленный дельта-сон. Длительность БДГ-сна максимальна на протяжении III и IV циклов (обычно это ранние утренние часы).

Медленный сон. Впервые Демент и Клейтман (Dement, Kleitman, 1957) описали четыре стадии медленного сна, отличающимися ЭЭГ-характеристиками и порогами пробуждения, являющимися объективными характеристиками глубины сна.

I стадия (дремота, засыпание) – низковольтная активность, включающая короткие группы альфа-волн. Одновременно преобладают и доминируют низкоамплитудные нерегулярные волны тета- и дельта-диапазонов. Эта стадия составляет примерно 5% продолжительности сна за ночь и соответствует дремотному состоянию и поверхностному сну. В этой стадии у человека могут возникать сноподобные галлюцинации.

II стадия (средней глубины, поверхностный сон) – на фоне низковольтной активности появляются “сонные веретена” – периодические группы колебаний с частотой 12 – 18 в сек. Их продолжительность не превышает секунды. Могут быть “острые” волны и К-комплексы (двух-, трехфазные высокоамплитудные потенциалы). Эта стадия занимает 50% ночного сна. С появлением сонных веретен происходит отключение сознания. В паузах между веретенами человека легко разбудить.

III стадия – по мере дальнейшего углубления сна колебания потенциалов замедляются и начинают преобладать высоковольтные дельта-колебания в сочетании с “сонными веретенами”. III стадия составляет около 7% времени сна.

IV стадия (поведенчески наиболее глубокий сон). Характеризуется высоковольтными медленными волнами дельта-диапазона, без веретен. Это стадия глубокого сна и составляет около 16% времени сна.

III и IV стадии называют дельта-сном и эти стадии преобладают в первую половину ночи.

Есть данные, что в функциональном отношении стадии сна различны. Luce, Segal (1966) высказали предположение, что IV стадия, характерная для первых часов сна, выполняет функцию восстановления физических сил. Об этом свидетельствовали возникающие в ЭЭГ изменения при лишении сна. Когда после бессонной ночи у человека возникают так называемые блоки – короткие периоды отключения внимания, то на ЭЭГ в это время наблюдается картина, характерная для сна.

В особую стадию выделяют фазу сна, связанную с БДГ. Ее называют парадоксальной фазой, или фазой быстрого сна.

По времени БДГ-фаза наступает после IV фазы сна. Электроэнцефалографически БДГ-фаза частично сходна с первой стадией сна. Специфическим для БДГ стадии считают появление колебаний альфа- и бета-ритма в передних отделах полушарий и спайковой активности, т. е. активности, характерной для состояния возбуждения. Возможно появление пилообразных разрядов активности с частотой 4 – 6 Гц.

К настоящему времени установлено, что при нормальном сне у взрослого человека бывает 5 – 7 периодов БДГ сна за ночь. У взрослого человека в молодости сон с БДГ занимает 25% времени. Новорожденные проводят во сне с БДГ до половины своего 16-часового сна, однако уже к трехлетнему возрасту эта доля снижается до 25 – 30% времени сна. Отмечена следующая закономерность: в первой половине ночи более длительны периоды медленного сна. К утру продолжительность периодов медленного сна снижается, но возрастает длительность фаз БДГ-сна. В 74% случаев люди во время БДГ видят сновидения (всего видят сны 90% всех людей). Для сновидений большинства людей характерны их образность, яркость, насыщенность зрительными картинками. Менее выражена в сновидениях речевая деятельность. *Это дает основание думать о более выраженном преобладании первосигнальной деятельности во сне.*

Непрерывное наблюдение за спящими животными позволило обнаружить у них аналогичные периоды активации ЭЭГ. У кошки падение тонуса мышц шеи коррелирует с парадоксальными фазами активации ЭЭГ. На ЭМГ в это время полностью исчезают разряды. Эти изменения можно блокировать, перерезав мозг в области моста. Раздражение области моста электрическим током может вызвать картину парадоксальной фазы сна или удлинить ее. Холинэргические препараты типа эзерина увеличивают ее продолжительность, а атропин укорачивает или предотвращает ее возникновение. Возможно, у животных фаза парадоксального сна тоже связана со сновидениями. Дж. Хессет приводит данные следующего эксперимента. Обезьян обучали нажимать на рычаг при показе видовых слайдов. Во время сна с БДГ животные “бессознательно” нажимали на рычаг, как бы сигнализируя о том, что у них возникают сложные зрительные образы.

Фаза быстрого сна представляет собой четко очерченное функциональное состояние мозга, которое хорошо выделяется среди других функциональных состояний мозга по наличию тонических и фазических явлений, внезапно возникающих и так же внезапно прекращающихся. Быстрые движения глаз, отдельные миоклонические подергивания указывают на активную дея-

тельность мозга в этот период. ФБС соответствуют конкретные психические переживания в виде сновидений.

Если фаза медленного сна человека отличается от таковой у большинства животных большей генерацией дельта-ритма, то фазы парадоксального сна человека и животных по своим физиологическим свойствам похожи друг на друга.

Во время БДГ-сна происходят значительные изменения в моторной и вегетативной сферах. При быстром сне тормозится активность γ -моторной системы (мышечный тонус), угнетается рефлекторная деятельность спинного мозга, одновременно усиливается мозговая кровотока на 30 – 50%, происходит усиление дыхания, учащение ритма сердца, подъем кровяного давления. Во время БДГ-сна мышцы туловища расслаблены, сухожильные рефлекс не вызываются. Характерный признак БДГ-сна – потеря тонуса шейных мышц. Другие признаки: появление тета-волн в гиппокампе и лимбических структурах; РФ среднего мозга; пиковая активность в области моста, НКТ, затылочной коры (РГО-пики).

Все это дает возможность считать фазу БДГ-сна особым функциональным состоянием. Быстрый сон не только необычен, но и необходим. Dement (1960) в экспериментах избирательно лишал людей БДГ-фазы сна. В первую ночь испытуемого приходилось будить пять раз. К пятой ночи экспериментов для предотвращения БДГ-фазы требовалось уже порядка 30 пробуждений. Когда этим людям давали спать без помех, происходило резкое возрастание доли БДГ-сна. Организм как бы компенсировал его дефицит.

По данным Dement, избирательное лишение БДГ-фазы сна приводило к психическим нарушениям, но впоследствии оказалось, что испытуемые были не вполне здоровы. Впоследствии (данные Ротенберга и И.А. Аршавского, 1984) на здоровых испытуемых было показано, что депривация быстрого сна не приводит к психическим расстройствам, не отражается на психическом состоянии – не меняет настроения, не ухудшает выполнения заданий, не влияет на память и работоспособность. Существуют данные о том, что значение быстрого сна связано с индивидуальными особенностями личности: тревожностью и экстравертированностью.

Какова роль БДГ-сна? Исследования Jouvet (1963) показали, что быстрый сон появляется на довольно высоких ступенях эволюционной лестницы и в выраженной форме существует только у млекопитающих, а в редуцированной форме – у птиц.

Было выдвинуто много гипотез о значении парадоксального сна. Ряд исследователей считают, что это периоды восстановления клеток, другие полагают, что БДГ-сон играет роль «предохранительного клапана», позволяющего разряжаться избытку энергии, пока тело полностью лишено движения; по мнению третьих, БДГ-сон способствует закреплению в памяти информации, полученной во время бодрствования. Некоторые исследования указывают даже на тесную связь между высоким уровнем интеллектуального развития и большой общей продолжительностью периодов парадоксального сна у многих людей.

Сам быстрый сон можно разделить на две стадии.

I. На фоне сплошной десинхронизации, длящейся от 5 до 20 секунд и сопровождающейся быстрыми движениями глаз, начинается бурное развитие тета-ритма, генерируемого гиппокампом. Это эмоциональная стадия быстрого сна.

II. Затем тета-ритм ослабевает, а тем временем в новой коре, особенно в ее сенсомоторной области, усиливается альфа-ритм – признак эмоционального безразличия. Затем ослабевает альфа-ритм, и в гиппокампе вновь нарастает тета-ритм. Обе стадии, эмоциональная и неэмоциональная, чередуются во время сна несколько раз, причем первая всегда длиннее второй.

Усилению тета-ритма в быстром сне сопутствуют те же вегетативные явления, которыми сопровождается и насыщенное сильными эмоциями напряженное бодрствование. Как во сне, так и в бодрствовании гиппокампальный тета-ритм проистекает из одного и того же источника: это отражение мощного потока импульсов, генерируемых задним гипоталамусом – одним из активнейших участников напряженного бодрствования. И во сне, и в бодрствовании задействованы одни и те же структуры, одни и те же ритмы и, очевидно, одни и те же эмоции. Только во время сна мышцы расслаблены и сознание обращено внутрь – вот и вся разница. Обнаружено, что сновидения во время БДГ-сна характеризуются максимально выраженной галлюцинаторностью пе-

реживаний, непредсказуемостью событий, необычностью, сопровождаются увеличением α -активности, высокоамплитудным α -ритмом.

В свете этого одна из концепций объяснения фазы быстрого сна состоит в следующем. В основе лежит предположение о том, что сон, особенно в его глубоких стадиях, не есть состояние полного покоя, а состояние особой формы активности, задачей которой является перевод энграмм кратковременной памяти в долговременную, их кодирование на белковой матрице и упорядочение, т. е. селекция и установление связей с энграммами, хранящимися в долговременной памяти. Через определенное время возникает необходимость проверки, выполнена ли эта задача, готовы ли нейроны к продолжению деятельности по приему новой информации. Такая проверка и осуществляется α -ритмом, как бы пробегающим через структуры и “опрашивающим” нейроны об их состоянии (В.М. Медведев, 1988). С этих позиций появление сновидений во время парадоксального сна можно объяснить активацией аппарата памяти и взаимодействием его с текущей информацией, накопленной за последний период активной деятельности. Кроме того, во время быстрого сна, возможно, происходит стирание избыточной, но не нужной информации, полученной за предыдущий период деятельности. Такая точка зрения была высказана Ф. Криком и Митчинсоном (Crick, Mitchinson, 1983). Они предположили, что во время БДГ-сна мозг забывает то, что знал. Если придерживаться точки зрения о том, что научение и память связаны с образованием и организацией нейронных ансамблей, то тогда научение связано с реорганизацией прошлого опыта. Деятельность мозга во время БДГ-фазы сна могла бы заключаться в том, что в этот период в слишком перегруженных нейронных ансамблях ослабевают или вообще уничтожаются некоторые связи. Восприятие в это время полностью выключено. Стимуляция коры со стороны подкорковых структур носит случайный характер и, возможно, способствует ослаблению связей. Такой активностью мозга могут быть обусловлены наши сновидения. Эта гипотеза позволяет объяснить и большую длительность БДГ-сна у младенцев. Мозг ре-

бенка должен столько много воспринять и научиться, что как следствие ему надо много забыть.

По мнению А.М. Вейна, **существует связь ряда патологических пароксизмальных состояний с фазами и стадиями сна.** Во второй стадии медленного сна возникают генерализованные эпилептические припадки, в дельта-сне – ночные кошмары, сновхождения, ночной энурез, приступы бронхиальной астмы. В быстром сне – инфаркты миокарда, мозговые инсульты, стенокардия, вегетососудистые кризы, мигрени, боли в брюшной полости. Таким образом, с проблемами ритмики сна связаны вопросы здоровья и трудовой активности человека.

Физиологические изменения во время сна. К наиболее характерным симптомам сна относится снижение активности нервной системы и прекращение контакта с окружающей средой за счет «выключения» сенсомоторной сферы. Пороги всех видов чувствительности (зрение, слух, вкус, обоняние и осязание) во сне возрастают. Рефлекторная функция во время сна резко ослаблена. Условные рефлексы заторможены, безусловные значительно понижены. При этом некоторые виды корковой деятельности и реакции на определенные раздражители могут сохраняться во время нормального периодического сна. Например, спящая мать слышит звуки движений больного ребенка. Такое явление получило название частичного бодрствования.

Большинство мышц во сне находится в расслабленном состоянии, причем человек способен длительно сохранять определенную позу тела. При этом усилен тонус мышц, закрывающих веки, а также кольцевого мускула, запирающего мочевого пузыря. По мере погружения в сон ритмы сердца и дыхания замедляются, становясь все более равномерными. Медленноволновой сон сопровождается снижением вегетативного тонуса: сужаются зрачки, розовеет кожа, усиливается потоотделение, снижается слюноотделение, снижается активность сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной и выделительной систем, уменьшается объем циркулирующей крови; наблюдается избыточное кровенаполнение легочных сосудов; уменьшается частота дыхания, что приводит к ограничению объема поступающего в кровь кислорода и более медленному удалению углекислого

газа, т. е. уменьшается интенсивность легочного газообмена. Именно поэтому ночью снижается частота сердечных сокращений, а вместе с ней и скорость кровотока. Следует подчеркнуть, что, хотя в целом во сне понижается уровень обмена веществ, одновременно с этим активизируются процессы восстановления работоспособности всех клеток организма, интенсивно идет их размножение, происходит замена белков.

В противоположность этому во время парадоксального сна наступает «вегетативная буря». Дыхание становится нерегулярным, неритмичным, меняясь по глубине. Возможна и остановка дыхания (например, в ночном кошмаре). У мужчин на этой стадии наблюдается эрекция полового члена, возникающая не только у взрослых, но и у младенцев.

В течение всей ночи у человека активизируется рост волос и ногтей. Температура тела человека во время сна понижается (у женщин она падает до $35,6^0$, а у мужчин до $34,9^0$). Подобные суточные колебания температуры – снижение ночью и повышение днем – наблюдаются и в отсутствии сна или при дневном сне и ночном бодрствовании.

11.4. Нейрофизиология сна

Сон регулируется взаимодействием групп нейронов, находящихся в разных участках мозга. В частности, ретикулярная формация среднего мозга, моста и заднего мозга, ядра шва, голубое пятно играют важную роль в процессах регулирования уровня активности новой коры. Ядра шва, находящиеся в осевой части заднего мозга, вероятно, вызывают сон путем торможения ретикулярной формации.

Несмотря на то, что предположение о наличии центров сна не подтвердилось, известен ряд образований мозга, деятельность которых обеспечивает возникновение и протекание сна. В области продолговатого мозга и варолиева моста расположены нейроны, деятельность которых вызывает поведенческий сон и возникновение соответствующей активности на ЭЭГ. Активность этой зоны тормозит деятельность РФ среднего мозга, обеспечивающей состояние бодрствования. Другим важным звеном синхронизирующей (сомногенной) системы являются

преоптические ядра гипоталамуса. Они функционируют совместно с бульбарной зоной и тормозят деятельность РФ. Снижение активности РФ вызывает усиление активности ядер зрительных бугров, включение синхронизирующей таламокортикальной системы, что отражается наличием при регистрации ЭЭГ электрической активности в виде “сонных веретен”.

Таким образом, правильнее говорить не о наличии отдельных центров сна, а о наличии сомногенной системы мозга, находящейся во взаимодействии с системой бодрствования.

В клинических наблюдениях и лабораторных экспериментах была показана роль подкорковых структур в возникновении сна. Constantin Economo (австрийский невропатолог и психиатр, установил наличие коркового центра, участвующего в акте дыхания и глотания, отметил его связь с *substantia nigra*), описавший летаргический сон при эпидемическом энцефалите, обнаружил участие гипоталамуса в регуляции сна и бодрствования.

Сон может наступить не только вследствие уменьшения активности тонизирующей, активирующей части РФ, но и под действием особой системы, вызывающей сон. Швейцарский физиолог В. Гесс (1944) при помощи хронически вживленных электродов в область *massa intermedia промежуточного мозга* у кошки получал состояние сна. У нее возникал в экспериментах “поведенческий сон”, не отличающийся по внешним проявлениям от естественного сна. При стимуляции с частотой 8 Гц животное находило подходящее место и, свернувшись калачиком, засыпало так же, как нормальное, но просыпалось на ранних этапах сна при малейшем шуме или запахе пищи. Раздражение с частотой 20 Гц вызывало пробуждение. После этих работ стали говорить о наличии в структурах мозга “центра сна”.

Наута (1946) в опытах на крысах установил, что повреждение задней части гипоталамуса ведет к развитию длительной сонливости, а при локальном повреждении передней части гипоталамуса животные перестают спать.

Большую роль в регуляции бодрствования и сна играют нейрохимические процессы. Известен целый ряд нейромедиаторов – катеххоламины (норадреналин, серотонин, дофамин), ацетилхолин, ГАМК, которые участвуют в регуляции сна и бодрст-

вования. Состояние бодрствования обеспечивается взаимодействием холинергических и норадренергических медиаторных систем мозга.

Голубое пятно – скопление ядер в области ромбовидной ямки продолговатого мозга. Это главное образование нейронов, содержащих норадреналин. При повреждении голубого пятна животные спят намного больше, чем обычно. Во время сна у них возникают движения глаз и подергивания мышц. В дальнейшем у таких животных во время сна возникали приступы ярости, они вставали и нападали на воображаемые объекты. *Это говорит о том, что повреждение катехоламинеских ядер приводит к повышению длительности парадоксального сна, но нарушает двигательное торможение, которым этот сон сопровождается.* Полагают, что нейроны моста (ядра шва) и активирующиеся на стадии БДГ-сна нейроны голубого пятна, неактивные во время этой фазы, связаны друг с другом. Однако остается неясным, что обеспечивает периодическое изменение их активности при смене фаз сна.

Серотонинергические нейроны, обеспечивающие возникновение сна, локализованы в ядрах шва варолиева моста. Неясно, является ли серотонин специальным “гипногенным” медиатором или служит антивозбуждающим агентом, тормозящим деятельность неспецифической активирующей системы. *Недостаток серотонина заставляет животных бодрствовать.* Жуве обнаружил, что повышение количества серотонина в стволе мозга не повышает длительность обычного сна, но снимает парадоксальный сон на несколько часов даже у кошек, предварительно лишенных этой фазы сна в течение нескольких дней.

Сон можно вызвать введением холинергических веществ в определенные участки лимбической системы. Введение этих веществ в другие участки мозга вызывает пробуждение. Обнаружено гипногенное действие АХ на РФ. Если через вживленную канюлю ввести АХ в РФ, то животное быстро засыпает. Введение в РФ адреналина дает противоположный эффект и вызывает поведенческие реакции, типичные для пробуждения, и десинхронизацию ЭЭГ. Возможно, в этом и состоит одно из

гормональных действий адреналина, обеспечивающего возбуждение ЦНС при стрессе.

Регистрация нейронной активности в коре мозга во время бодрствования и сна показала, что сон – это не состояние “разлитого торможения” (Jasper, 1961). Многие нейроны усиливали свою активность во сне с одновременным выявлением более четкой связи с поверхностной ЭЭГ. Складывалось впечатление, что состояние сна – это скорее реорганизация нейронной активности на иной лад. Так, при бодрствовании в состоянии покоя и при “медленном” сне средняя частота фоновой активности нейронов зрительной коры была примерно одинаковой. Вместе с тем, разброс средней частоты импульсации нейронов при бодрствовании был значительно меньше, чем во время сна. Многие авторы отмечают группирование разрядов нейронов во время сна с одновременным увеличением длительности периодов молчания. Другая особенность состоит в том, что во время бодрствования ответы нейронов на стимуляцию характеризуются как усилением активности, так и ее ослаблением. В состоянии сна ответы нейронов более однообразны.

Таким образом, состояние бодрствования отличается от состояния сна весьма дифференцированным реагированием нейронов коры. Эвартс (Evarts, 1963) выдвинул представление о нейрофизиологической природе сна как редукции тормозного контроля. Тормозной контроль, осуществляемый через вставочные нейроны коры, стимулируемые восходящей активирующей ретикулярной формацией, обеспечивает необходимую дифференцированность нейронов коры (противодействует их синхронизации). Такое взаимодействие создает необходимую пространственно-временную организацию нейронных процессов, лежащих в основе приспособительной деятельности. Снятие этого контроля во время сна приводит к нарушению пространственно-временной организации процессов, присущих бодрствованию, к явлениям избыточности в ответах кортикальных систем и созданию новой организации нейронных процессов. Латаш (1972) делает следующее заключение о механизмах сна: “Вместо сна как торможения – сон скорее как снятие определенных видов торможения; вместо снижения корковой возбудимости во

сне – ее повышение или реорганизация; вместо двух относительно однородных систем регулирующих бодрствование и сон (восходящая ретикулярная активирующая система и синхронизирующие таламокортикальные проекции) – сложная многоуровневая система с представительством на каждом уровне механизмов как активации, так и дезактивации, связанных с соответствующими деятельностями организма”.

§ 12. Электрическая активность мозга

12.1. Основные ритмы ЭЭГ.

12.2. Механизмы генерации ЭЭГ.

12.3. Функциональное значение фоновой электрической активности мозга.

12.4. Вызванные потенциалы и их классификация.

12.5. Функциональное значение ВП.

Электроэнцефалография (ЭЭГ) – метод регистрации суммарной биоэлектрической активности мозга. Общепризнано, что суммарная электрическая активность отражает изменения функционального состояния нервной ткани. Возможность одновременной регистрации электрических потенциалов с разных областей мозга делает электроэнцефалографию одним из наиболее тонких способов исследования функционального состояния ЦНС. До настоящего времени ЭЭГ остается наиболее перспективным, но наименее расшифрованным источником данных о механизмах мозговой деятельности. Одна из самых отличительных черт ЭЭГ – ее спонтанный автономный характер. ЭЭГ регистрируется даже у плода, т. е. еще до рождения организма.

Наука пыталась найти методы, которые позволили бы ей исследовать работу мозга, не нарушая его нормальную деятельность. В 1875 г. английский хирург Ричард Кетон впервые показал, что у животного можно зарегистрировать электрическую активность мозга. Он обнаружил, что на поверхности сенсорной коры у кролика при воздействии на глаз светом возникали изменения электрических колебаний.

Более чем через 50 лет после работ Кетона, в 1929 г. биотоки мозга были зарегистрированы у человека. Это сделал австрийский психиатр Ганс Бергер. Он отметил, что характер активности зависит от состояния испытуемого. Наиболее заметны были колебания синусоидальной формы с частотой 10 Гц. Бергер назвал их альфа-волнами. При возбуждении появились более частые колебания малой амплитуды – бета-волны.

Существует два принципиально различных вида электрической активности мозга: во-первых, импульсная активность отдельных нейронов и их отростков (аксонов) и, во-вторых, суммарная медленная электрическая активность мозговых структур.

В функциональном отношении суммарная, или медленная, электрическая активность мозга делится на два вида: спонтанную, или фоновую, активность и вызванные потенциалы.

Фоновая активность – электрическая активность мозга, которая наблюдается при отсутствии внешних раздражителей и не связана с двигательной активностью.

Вызванные потенциалы – электрическая реакция, т. е. изменения биопотенциалов определенной формы, возникающие в определенных зонах мозга в ответ на раздражение рецепторов или афферентных систем.

12.1. Основные ритмы ЭЭГ

ЭЭГ является интегративным пространственно-временным показателем спонтанной электрической активности мозга. При характеристике ЭЭГ в ней учитывают амплитуду колебаний в мкВ и частоту колебаний в Гц. Фоновая активность в коре мозга проявляется в различных по частоте, амплитуде и физиологической значимости электрических колебаниях. Традиционно в ЭЭГ выделяют ряд частотных диапазонов, имеющих разное физиологическое значение. К специфическим видам активности относят пять основных ритмов: альфа-, бета-, тета-, дельта- и гамма-ритмы.

Ритм – электрические колебания потенциалов мозга в определенном диапазоне частот. Ритм состоит из волн.

Альфа-ритм, или ритм Бергера, представляет собой почти синусоидальные колебания с частотой 8 – 13 Гц и амплитудой

20 – 60 мкВ. Альфа-ритм характерен для ЭЭГ взрослого здорового человека при бодрствовании в состоянии физического и психического покоя. Наиболее альфа-ритм выражен в теменно-затылочных областях мозга. В лобных областях альфа-ритм выражен хуже и может вообще отсутствовать. Альфа-ритм лучше выражен при закрытых глазах или в темноте при отсутствии мышечного и умственного напряжения. Открытие глаз, освещение, умственная работа, волнение вызывают угнетение альфа-ритма. Явление угнетения альфа-ритма называют депрессией альфа-ритма, реакцией десинхронизации, реакцией активации, реакцией пробуждения. Эмоциональные переживания: страх, боль, радость, волнение также вызывают депрессию альфа-ритма. Если при открытых глазах на свету альфа-ритм отсутствовал, то закрывание глаз обычно приводит к его появлению со скрытым периодом 0,3 – 0,5 сек. Если альфа-ритм присутствовал в ЭЭГ до закрытия глаз, то после закрывания глаз он значительно усиливается. Обычно амплитуда альфа-волн претерпевает характерную модуляцию, т. е. более или менее периодическое усиление и ослабление. Благодаря этому альфа-волны собраны в своеобразные веретена или группы. Как повышение, так и понижение уровня активации мозга ведет к угнетению альфа-ритма. Установлено, что альфа-ритм не имеет отношения к психике, интеллектуальному развитию и вообще к каким-либо специфическим психическим функциям. Альфа-ритм не связан с полом. Характер альфа-ритма связан с типом ВНД человека, с уровнем возбудимости ЦНС. Лица с низкой частотой альфа-ритма выполняют психофизические тесты (ВР) медленнее, чем лица с быстрым альфа-ритмом. У 10 – 13% людей альфа-ритм практически отсутствует в записях ЭЭГ. Несмотря на четкую выраженность альфа-ритма у людей, у животных альфа-ритма нет.

К бета-ритму относят колебания с частотой от 14 до 30 Гц, низкой амплитуды, порядка 5 – 30 мкВ. Чем выше частота бета-волн, тем меньше их амплитуда. Бета-ритм характерен для деятельного состояния мозга. Бета-ритм является доминирующим для центральных и лобных областей мозга. Появление диффузной бета-активности характерно для ориентировочной реакции и реакции активации. Умственная деятельность вызывает усиление

бета-активности. Постоянная генерализованная низкоамплитудная бета-активность может быть признаком патологического процесса в структурах мозга.

Дельта-ритм – колебания с частотой 0,5 – 4 Гц и амплитудой до 200 – 300 мкВ. У здорового человека в состоянии бодрствования дельта-ритм в ЭЭГ наблюдается только в виде единичных низкоамплитудных волн в передних и центральных отделах коры мозга. Отчетливое появление дельта-ритма наблюдается в состоянии глубокого сна и наркоза, что говорит об его отношении к процессам торможения. Наличие высокоамплитудной дельта-активности порядка 500 – 1000 мкВ, как правило, характерно для локальных органических поражений мозга: опухоли, травмы, кровоизлияния. В бессознательном состоянии биоэлектрическая активность коры мозга может быть представлена одними дельта-колебаниями с очень низкой амплитудой не более 5 – 10 мкВ (ЭЭГ-кома).

Тета-ритм представляет собой колебания с частотой 4 – 7 Гц и амплитудой 30 – 100 мкВ. Тета-ритм в основном характерен для височно-теменных областей. При бодрствовании в ЭЭГ регистрируется лишь незначительное количество тета-волн, не более 5% записи. Тета-ритм является нормальным видом активности для гиппокампа. По некоторым наблюдениям, тета-ритм резко усиливается в коре мозга при действии неприятных раздражителей. Появление тета-ритма характерно для начальных стадий сна. Считают, что тета-ритм занимает промежуточное положение между альфа- и дельта-ритмами. Появление множественного тета-ритма у человека связано с повреждениями таламуса и таламо-кортикальных структур. Часто тета-ритм наблюдается при психических заболеваниях.

К гамма-ритму относят колебания с частотой выше 30 Гц. У человека зарегистрированы колебания в ЭЭГ с частотой до 500 Гц. Гамма-ритм лучше выражен в передних отделах коры мозга. Волны этого ритма имеют очень малую амплитуду и не всегда могут быть обнаружены в ЭЭГ. Длительное время считали, что появление гамма-активности в коре мозга отражает процессы местного локального возбуждения. Однако в последние годы наблюдается стремительный рост числа исследований о ро-

ли гамма-активности с частотой 30 – 170 Гц. Усиление гамма-активности связывают с контролируруемыми когнитивными процессами, в частности, с произвольным вниманием. У человека усиление ритма с частотой 40 Гц отмечали в связи с состоянием направленного внимания. На частоте гамма-ритма происходит синхронизация активности корковых нейронов при опознании и формировании ответа на значимые стимулы. Есть гипотезы (Крик – прожекторная теория сознания), связывающие наличие гамма-ритма с активацией сознания.

Степень выраженности того или иного ритма характеризует понятие «*индекс ритма*». **Индекс ритма** – отношение отрезка времени, в течение которого регистрируется ритм, к времени общей продолжительности регистрации электрической активности мозга (индекс ритма – процент выраженности ритма).

Различные формы жизнедеятельности приводят к существенному изменению ритмов биоэлектрической активности мозга. При умственной работе усиливается бета-ритм, а альфа-ритм исчезает. При мышечной работе статического характера происходит десинхронизация электрической активности мозга. Появляются быстрые колебания низкой амплитуды. Во время динамической работы периоды синхронизации и десинхронизации сменяют друг друга соответственно моментам работы и отдыха. Формирование условного рефлекса сопровождается десинхронизацией активности мозга. Значительные изменения ЭЭГ происходят при переходе от бодрствования ко сну.

12.2. Механизмы генерации ЭЭГ

Поскольку волны электрической активности мозга есть результат деятельности огромного числа нервных элементов, то проблема происхождения ЭЭГ распадается на два коренных вопроса: I – происхождение волн (колебаний) потенциалов в самих нервных элементах; II – причина возникновения ритмических колебаний, т. е. их синхронизация в общий ритм.

На сегодняшний день наибольшее признание получила гипотеза о постсинаптическом дендритном происхождении медленной электрической активности в коре. Дендритные потенциалы имеют ряд особенностей. Дендриты обладают медленным прове-

дением возбуждения и длительными потенциалами возбуждения (ПД и следовые потенциалы имеют длительность от 20 мсек до 20 мин). Дендритные потенциалы не подчиняются закону “все или ничего”, распространяются с затуханием, способны к суммации и лишены рефрактерности. Дендриты не возбудимы электрически, но обладают высокой чувствительностью к химическим веществам. Изменение дендритных потенциалов в естественных условиях происходит за счет поступления импульсов по афферентным путям. Дендритные потенциалы изменяют уровень мембранного потенциала тела клетки и, следовательно, могут облегчать или затруднять возникновение ПД в самом нейроне. Таким образом, наиболее вероятным представляется дендритно-синаптическое происхождение биопотенциалов коры.

Существует еще одна точка зрения на природу электрической активности коры, по которой, кроме самих нейронов, в возникновении потенциала коры **участвуют глиальные клетки**. По этой гипотезе фоновая ритмика отражает не только колебания возбудимости нейронов, но и регуляторные колебания ионного состава межнейронной среды, осуществляемые глиальными клетками.

Вторая часть проблемы – это вопрос о причинах ритмической активности в коре. Процессы ритмичности являются узловым пунктом объяснения механизмов деятельности мозга. Первой серьезной попыткой ответить на вопрос о возможных механизмах согласованной синхронной активности нейронов считают работы гистолога Лоренте де Но. Он показал, если проследживать гистологические связи от одного нейрона к другому, то можно обнаружить пути, оканчивающиеся после нескольких переключений на тех же нейронах, от которых они начинались. По мнению автора, такая структура неизбежно должна вести к тому, что возникший в одном из нейронов импульс возбудит следующий нейрон цепочки. Если цепочка из нейронов замкнута, то передающийся от нейрона к нейрону импульс будет циркулировать в ней длительное время. Таким образом, все нейроны цепочки окажутся вовлеченными в согласованную между собой ритмическую активность. Такая согласованная деятельность большой массы нейронов может находить свое отражение в суммарных электрических потенциалах мозга. С этой точки зрения ритмиче-

ская активность различных нейронов должна быть хотя и согласованной, но не одновременной, а поочередной. Это противоречит современным данным о соотношении суммарной медленной активности с активностью отдельных нейронов, когда было показано соответствие разрядов нейронов определенным фазам суммарных поверхностных колебаний.

До сегодняшнего времени наибольшее распространение имеет гипотеза, первоначально предложенная Андерсоном и Экклсом в 1962 г. для объяснения ритмической активности зрительного бугра. По этой гипотезе основную роль в возникновении ритмической активности отводят системе возвратного торможения. Процесс ритмической синхронизации нервных элементов происходит следующим образом. Если группа нейронов в результате фоновой бомбардировки афферентными импульсами начинает разряжаться, то генерируемые ими импульсы через коллатерали аксонов возбуждают вставочные тормозные нейроны. Вставочные тормозные клетки, в свою очередь послав залп импульсов на основные нейроны, переведут их в состояние торможения (гиперполяризации). Длительность возникших в нейронах ТПСП составляет ~ 100 мсек. При этом будут заторможены не только те нейроны, которые активировали тормозные клетки, но и соседние с ними. Поскольку торможение возникло одновременно во многих нейронах, то и окончится оно тоже одновременно. Этим создаются условия для одновременного вовлечения в синхронную активность больших групп нейронов. Период ритмической активности будет определять интервал длительности возвратного торможения, т. е. 80 – 100 мсек. По окончании торможения (ТПСП) вновь создается возможность появления импульсных разрядов основных нейронов. Причем разряды в это время появятся даже с большей вероятностью, чем до начала торможения. Это объясняется тем, что после прекращения гиперполяризации возбудимость структуры может на короткий период стать выше исходной.

12.3. Функциональное значение фоновой электрической активности мозга

Наибольшее число исследований посвящено альфа-ритму как специфическому доминирующему виду активности ЭЭГ человека. ЭЭГ-критерии, используемые для оценки функционального состояния (ФС) мозга, связаны в основном с амплитудно-частотными характеристиками его биоэлектрической активности. Рассматривая частоту доминирующего ритма как показатель, характеризующий ФС мозга, выделяют два направления ее изменений:

- динамические переходы из полосы одного ритма в другой;
- стабильный сдвиг частоты доминирующего ритма.

Наиболее признанный критерий – сдвиг частоты. Снижение частоты ритмов является критерием снижения уровня ФС коры, а, наоборот, смещение частотных характеристик в сторону увеличения частоты с одновременным уменьшением регулярности ритмов свидетельствует о «состоянии повышенного возбуждения».

Информативным показателем является и амплитуда биоэлектрической активности, которая отражает степень синхронной активности нервных структур. Повышение амплитуды любого ритма рассматривают как увеличение «местной» синхронизации, что в ряде случаев может рассматриваться как показатель снижения уровня ФС.

При оценке ФС мозга большое значение придается стабильности частоты доминирующего ритма, особенно альфа-диапазона. Это обусловлено тем, что с альфа-ритмом связывают устойчивость механизмов церебрального гомеостаза, барьерные функции, предохраняющие мозг от перегрузки информацией, механизмы квантования и распределения поступающей информации.

Вопрос о **функциональной роли альфа-ритма** оказывается далеко не однозначным. Экспериментальные данные о регистрации альфа-ритма в условиях ограничения сенсорной информации, в состоянии пониженной активности свидетельствуют об ухудшении процессов обработки информации. На фоне выраженного альфа-ритма затрудняется и блокируется восприятие, ухудшается семантическая обработка вербальной и зрительной информации. Выполнение умственной деятельности сопровожда-

ется блокадой альфа-ритма и перестройкой мозговой активности. Начиная с данных Дустмана и Бека, показана зависимость опознания и успешности характера реагирования на стимулы в зависимости от фазы альфа-волны.

Особая роль отводится альфа-ритму в механизмах регуляции функциональных состояний мозга. Н.П. Бехтерева (1980) отмечает его восстановительную роль. Клиническое и практическое использование альфа-ритма в методиках биологической обратной связи для достижения состояния расслабления, медитации ведет к ограничению восприятия сенсорной информации и характеризуется усилением альфа-ритма в эти периоды. Применение показателя альфа-ритма в системе с биологической обратной связью стимулировало восстановление работоспособности. Наблюдали усиление альфа-ритма под действием приемов релаксации, расслабляющего массажа, ритмичной функциональной музыки. Это позволяет рассматривать альфа-ритм как собственную автономную деятельность мозга. Альфа-активность отражает общую особенность коры большого мозга человека стабилизировать свое состояние ритмическими колебаниями альфа-диапазона.

У бодрствующего неутомленного человека ритмы распределяются неравномерно между передними и задними отделами, а также слева и справа. Альфа-ритм лучше выражен в затылочных, теменных, задневисочных областях и хуже выражен в лобных, лобно-височных, верхнетеменных областях. Это связано с тем, что при бодрствовании у человека возбуждены в основном области, связанные со второй сигнальной системой, которые расположены преимущественно в передневисочных областях, именно здесь расположен фокус возбуждения. При отсутствии мыслительной деятельности альфа-ритм может быть хорошо выражен в лобных областях. В норме у правшей левое полушарие активировано сильнее, поэтому в неутомленном состоянии альфа-ритм лучше выражен в правом полушарии. Сигнал к деятельности, любая ориентировочная реакция увеличивают асимметрию, тогда как однообразная ситуация, монотонная работа снижают ее. Переход к пассивному состоянию связан с усилением альфа-ритма во всех областях.

На фоне утомления в ЭЭГ вместо альфа-ритма появляются медленные высокоамплитудные волны тета- и дельта-диапазонов тем более заметные, чем сильнее утомление. Чем больше утомление, тем чаще и длительнее периоды медленных колебаний. Для поздних стадий утомления характерно появление медленных ритмов в передних областях мозга, а в затылочных областях возникновение гиперсинхронного альфа-ритма. Существующие иногда в литературе противоречия точек зрения о функциональной роли альфа-ритма приводят к выводу о том, что электрографическое выражение различных состояний мозговой активности обуславливают не отдельные частотные диапазоны, а определенный характер мозговой динамики, совокупность взаимодействия различных ритмических процессов.

Таким образом, наличие ритмической активности в различных структурах, в частности в коре мозга, есть проявление нормальной активности нейронных образований.

12.4. Вызванные потенциалы и их классификация

При экспериментальных исследованиях нервной системы широко используется изучение электрической реакции определенной части или отдела ЦНС в ответ на афферентные импульсы, возникающие при раздражении рецепторов или афферентных нервов. Эта электрическая реакция получила название вызванного потенциала (ВП). В психофизиологической литературе название ВП часто обозначают как ССП (связанный с событием потенциал – Event-Related Potential of the Brain). **Вызванный ответ (ВО), или вызванный потенциал (ВП), – биоэлектрическая реакция, возникающая в различных мозговых образованиях при действии периферических стимулов, которая используется в качестве функционального индикатора афферентных процессов, протекающих в этих образованиях.** ВО представляет собой суммарное биоэлектрическое отражение многих гетерогенных процессов, генерируемых сложноорганизованными системами нейронов в ответ на поступление афферентного залпа при раздражении рецепторов, проводящих путей или ядерных образований.

В отличие от фоновой ритмики вызванный потенциал представляет собой специфический характерный всплеск

электрической активности в виде положительных и отрицательных колебаний, возникающий с определенным латентным периодом после подачи стимула. ВП представляет собой сложный многокомпонентный феномен, фазы которого отличаются друг от друга и по источнику своего происхождения в подкорковых структурах, и по механизму их электрогенеза в корковых элементах. В конфигурации ВП отражается последовательное чередование процессов возбуждения и торможения как результат взаимодействия активирующих и тормозных ансамблей нейронов на широких территориях мозга. Метод ВП давно является одним из ведущих в экспериментальной нейро- и психофизиологии. С помощью этого метода были получены данные, раскрывающие механизмы обработки возбуждения мозгом.

Классификация ВП

По временным характеристикам **ВП подразделяют на первичные (ПО) и вторичные (ВО).** ПО связаны с поступлением в кору возбуждения по специфическим афферентным путям. **ПО регистрируются в проекционных зонах соответствующих корковых анализаторов:** зрительного, слухового, кожного, интероцептивного. На основании регистрации ПО были созданы точные карты представительства различных сенсорных систем в коре мозга, что имело важное значение для выяснения вопроса о локализации функций в КБП.

При регистрации ПО с поверхности коры у наркотизированных животных он имеет характерную форму и представляет собой двухфазный потенциал амплитудой от 50 до 300 мкВ. Латентный период ПО составляет 10 – 20 мсек и зависит от силы и модальности стимула. Вначале регистрируется положительное колебание длительностью 10 – 15 мсек, вслед за которым возникает отрицательное колебание длительностью 30 – 50 мсек. Если погружать отводящий электрод с поверхности коры в глубину, то по мере погружения электрода положительная фаза ПО уменьшается, и когда электрод достигнет II – IV слоя коры, происходит смена положительного колебания на отрицательное, так называемая инверсия потенциала. Следовательно, положительная фаза ПО генерируется в клеточных элементах III – IV слоя. Положительная фаза ПО рассматривается как электрическое отраже-

ние местного возбуждения клеточных тел пирамидных нейронов III – IV, наступающего под действием залпа афферентных импульсов. Отрицательная фаза ПО возникает за счет потенциалов, которые генерируются апикальными дендритами пирамидных нейронов.

На сегодняшний день сформировались представления, согласно которым каждое колебание ВП формируется в определенной нейронной популяции в результате синхронных де- или гиперполяризационных сдвигов мембранного потенциала отдельных нейронов, вызванных афферентным импульсным залпом. Такая точка зрения позволяет рассматривать комплексный ВП как последовательный ряд суммарных биоэлектрических реакций, возникающих в различных популяциях генераторов ПСП.

При генерации ВП возбуждение в кору поступает по двум путям: специфическим, что отражается в ПО, и неспецифическим (ретикулярным), что отражается во вторичных компонентах – ВО. **Помимо ПО, возникающих в проекционных зонах с коротким латентным периодом, в коре регистрируется ряд поздних, или вторичных ответов. ВО регистрируются с более длительным ЛП, чем ПО в 40 – 80 мсек, отличаются более сложной и нестабильной формой, не имеют строгой локализации и обнаруживаются, кроме первичных зон, в зонах перекрытия анализаторов.** Полагают, что возникновение ВО связано с поступлением в кору импульсов по неспецифическим путям, через РФ, со многими переключениями импульсов на пути к коре. В частности, поступление в определенные области коры возбуждения из ассоциативных ядер таламуса. ВО отражают нервные процессы, наступающие вслед за первичной реакцией нейронов проекционных областей и осуществляющие сложные акты анализа действующих раздражителей.

При регистрации ВП с поверхности головы через кожные покровы у бодрствующих людей в ответ на адекватные стимулы ПО выражены очень слабо, и их амплитуда обычно не превышает 2 - 5 мкВ (фоновая ЭЭГ 20 – 50 мкВ). Поэтому требуются специальные методы для выделения ВП из ЭЭГ (сигнала из шума) – усреднение и суммация. Для автоматического усреднения и сумма-

ции ВП в настоящее время используют специализированные цифровые усредняющие устройства или персональные компьютеры.

Традиционно компоненты ВП обозначают буквами Р и N (положительный и отрицательный) с указанием ЛП данного компонента в мсек – Р300, N200.

Примерные латентности основных компонентов зрительных ВП в мсек приведены в таблице.

P ₁	N ₁	P ₂	N ₂	P ₃	N ₃	P ₄	N ₄
30-35	50-55	80-85	120-125	180-185	245-255	290-310	335-350
Первичный ответ				Вторичный ответ			

При исследовании ВП у человека экспериментатор имеет возможность, предлагая испытуемому определенные инструкции, получить отчет об ощущениях, вызываемых стимулом, а также о состоянии субъекта при наличии объективных реакций – ВП. Иными словами, мы получаем субъективную оценку ощущения, восприятия и состояния при наличии объективных нейрофизиологических показателей электрической активности мозга в виде регистрируемых ВП.

Направления использования ВП:

- картирование зон мозга;
- применение ВП для оценки сенсорных функций;
- использование ВП для исследования механизмов обработки информации мозгом (опознание, селекция, сличение, принятие решения);
- ВП как критерий ФС мозга;
- связь ВП с интеллектуальной деятельностью.

12.5. Функциональное значение ВП

Информационное значение ВП. Важнейшей и до сих пор до конца не решенной задачей остается функциональная расшифровка сенсорного ВП. Согласно распространенным представлениям, сенсорный ВП данной мозговой структуры отражает активность механизмов, обеспечивающих восприятие и обработку информации, содержащейся в периферическом стимуле. Много-

численные исследования свидетельствуют в пользу того, что в ВП находят отражение различные параметры внешних стимулов, такие как интенсивность, модальность, сложность, а также субъективная значимость стимуляции. Две наиболее идентифицированные составляющие ВП – это компоненты с латентностью 100 – 200 мсек, так называемая негативность рассогласования и волна Р300, связанная с оценкой информативности стимула и принятием решения. Увеличение компонента Р300 происходит при фиксации в памяти образа правильно опознанного стимула.

Зависимость параметров вызванных колебаний суммарного потенциала от информационных характеристик предъявленного стимула рассматривается как аргумент в пользу того, что эти колебания являются биоэлектрическим отражением процессов перцепции и обработки информации определенного типа (физической, пространственной, смысловой и т.п.).

В русле информационного подхода (т.е. с позиций обработки информации мозгом) ранние и поздние компоненты ВП рассматривают в качестве объективного показателя динамики взаимодействия двух факторов, влияющих на процесс восприятия, т. е. на процесс приема и переработки внешних сигналов. Сопоставление их с компонентами ВП показало, что сенсорный фактор обнаруживает высокую корреляцию с ранними компонентами ВП (N20), обусловленными приходом в кору импульсов по сенсорным путям. Критерий принятия решения коррелировал с амплитудой поздних компонентов (Р300).

Условная негативная волна (УНВ). Выделяют еще один специфический вид вызванной активности, впервые описанный Г. Уолтером, и названный волной ожидания (Е-волна – EW – expectancy wave, CNV – Contingent Negative Variation). Е-волна представляет собой появление медленного длительного отрицательного потенциала на поверхности коры мозга и возникает у субъекта в состоянии готовности.

Экспериментально ее можно получить в следующей ситуации. Предупреждающий сигнал (кондиционирующий стимул – щелчок) предшествует появлению командного сигнала (тестирующего стимула – вспышки), на который испытуемый должен ответить двигательной реакцией (нажать кнопку). Интервал меж-

ду стимулами должен быть не менее 1 – 2 сек. В условиях, требующих ответа (двигательной реакции), наблюдается медленное негативное колебание потенциала ЭЭГ в период между кондиционирующим и тестирующим стимулами. Это колебание начинается через 200 мсек после кондиционирующего стимула и нарастает до тех пор, пока не будет подан командный сигнал, на который испытуемый дает ответ. В этот момент происходит крутой спад волны к изолинии или в сторону позитивности. Е-волна регистрируется при выполнении сознательных, ожидаемых действий. В ситуациях, не требующих ответа, Е-волна не возникает.

Считают, что возникновение Е-волны связано с механизмами активации избирательного фокусированного внимания и связанной с ним кратковременной памяти. С этих позиций Е-волна может отражать общий уровень возбудимости центральных структур за счет РФ и неспецифических ядер таламуса. По-видимому, ее можно рассматривать как ЭЭГ-коррелят акцептора действия, обеспечивающего предвидение результатов действия до его завершения. При наличии выраженной Е-волны ЛП произвольных двигательных реакций сокращается с 200 – 300 мсек до 120 – 150 мсек.

Литература

Основная

1. Данилова, Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности / Н.Н. Данилова, А.Л. Крылова. – М.: Учебная литература, 1997. – 373 с.
2. Шульговский, В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии / В.В. Шульговский. – М.: Академа, 2003. – 460 с.
3. Смирнов, В.М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность / В.М. Смирнов, С.М. Будылина. – М.: Академа, 2003. – 303 с.
4. Батуев, А.С. Физиология высшей нервной деятельности / А.С. Батуев. – СПб.: Питер, 2006. – 316 с.

Дополнительная

1. Физиология человека / под ред Р. Шмидта, Г. Тевса. – М.: Мир, 2000.
2. Физиология человека / под ред. В.М. Покровского, Г.Ф. Коротько. – М.: Медицина, 1997. – Т. 1, 2.
3. Основы физиологии человека / под ред. Н.А. Агаджаняна и др. – М.: РУДН, 2001. – 408 с.

Оглавление

Часть I. Физиология сенсорных систем.....	2
§ 1. <i>Общая организация сенсорных систем.....</i>	3
1.1. Определение понятий. Классификация рецепторов.....	3
1.2. Механизмы сенсорной чувствительности	6
1.3. Кодирование характеристик раздражителя.....	7
1.4. Субъективная сенсорная физиология	13
§ 2. <i>Зрительная система</i>	14
2.1. Строение глаза и его оптическая система	15
2.2. Механизм фоторецепции.....	18
2.3. Теории цветного зрения	21
2.4. Основные зрительные функции.....	24
§ 3. <i>Вестибулярная и слуховая системы.....</i>	26
3.1. Строение и организация вестибулярного аппарата.....	27
3.2. Механизм рецепции	28
3.3. Физические свойства звуковых стимулов	30
3.4. Анатомические основы слуха	31
3.5. Теории слуха.....	35
3.6. Механизм слуховой рецепции	37
§ 4. <i>Хеморецепция</i>	39
4.1. Механизмы хеморецепции (вкусовой и обонятельной).....	40
4.2. Вкусовая чувствительность	40
4.3. Обоняние.....	44
4.4. Теория обоняния	45
§ 5. <i>Соматовисцеральная чувствительность.....</i>	47
5.1. Механорецепция.....	47
5.2. Проприорецепция.....	50
5.3. Терморецепция	52
5.4. Болевая чувствительность (ноцицепция)	53
Часть 2. Физиология поведения	55
§ 6. <i>Структурно-функциональная организация большого мозга</i>	55
6.1. Модулирующие системы мозга	55
Ретикулярная система активации	56
Таламическая система активации.....	58
6.2. Эволюция и строение коры.....	61
6.3. Модель функционирования коры мозга	66
6.4. Функциональные области коры.....	68

§ 7. Учение о ВНД как основа поведения организма.....	74
7.1. Предпосылки развития учения о ВНД.....	74
7.2. Условный рефлекс как форма адаптации животных и человека ..	80
7.3. Методика и механизмы образования условных рефлексов.....	84
7.4. Торможение условных рефлексов.....	87
7.5. Специфические виды условно-рефлекторной деятельности	92
§ 8. Психофизиологические основы индивидуальных различий.....	94
8.1. Функциональная структура поведенческого акта	94
8.2. Свойства нервной системы и понятие конституциональных свойств	98
8.3. Учение И.П. Павлова о типах ВНД. Темперамент	100
8.4. Специфические типы ВНД человека	105
8.5. Функциональная асимметрия мозга.....	108
§ 9. Память и сознание	112
9.1. Формы памяти	112
9.2. Временная организация памяти.....	115
9.3. Структурно-функциональные аспекты памяти.....	120
9.4. Теории сознания.....	122
§ 10. Мотивации и эмоции.....	125
10.1. Определение мотиваций и эмоций.....	125
10.2. Функции эмоций	127
10.3. Структурно-функциональная организация эмоций.....	128
§ 11. Сон как естественное функциональное состояние.....	131
11.1. Гипотезы о функциональном значении сна	133
11.2. Гипотезы о механизмах сна	135
11.3. Фазы сна.....	138
11.4. Нейрофизиология сна	146
§ 12. Электрическая активность мозга	150
12.1. Основные ритмы ЭЭГ.....	151
12.2. Механизмы генерации ЭЭГ	154
12.3. Функциональное значение фоновой электрической активности мозга	157
12.4. Вызванные потенциалы и их классификация	159
12.5. Функциональное значение ВП	162
Литература.....	165
Основная.....	165
Дополнительная.....	165

Учебное издание

Мышкин Иван Юрьевич

Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности

Учебное пособие

Редактор, корректор И.В. Бунакова
Компьютерная верстка И.Н. Ивановой

Подписано в печать 14.03.2008 г. Формат 60×84/16.
Бумага тип. Усл. печ. л. 9,76. Уч.-изд. л. 8,12.
Тираж 100 экз. Заказ .

Оригинал-макет подготовлен
в редакционно-издательском отделе ЯрГУ.

Ярославский государственный университет.
150000 Ярославль, ул. Советская, 14.

Отпечатано
ООО «Ремдер» ЛР ИД № 06151 от 26.10.2001.
г. Ярославль, пр. Октября, 94, оф. 37
тел. (4852) 73-35-03, 58-03-48, факс 58-03-49.