

МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Томский государственный педагогический университет»
(ТГПУ)

Т. В. Ласукова

**ОСНОВЫ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ
И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

Учебное пособие

Томск 2020

ББК 28.99 я 73
УДК /075.8/ 612.821
Л–26

Печатается по решению
Учебно-методического совета
Томского государственного
педагогического университета

Рецензенты:

д-р мед. наук, проф. – Л. В. Капилевич;
канд. биол. наук – А. В. Кабачкова.

Ласукова, Татьяна Викторовна

Л–26 Основы нейрофизиологии и высшей нервной деятельности:
учебное пособие / Т. В. Ласукова. – Томск : Издательство Том-
ского государственного педагогического университета, 2020. –
244 с.

В учебном пособии раскрыты все темы, составляющие содержание курса по нейрофизиологии и высшей нервной деятельности. В книге описаны основы физиологии возбудимых тканей, структурно-функциональная организация центральной нервной системы, основные методологические подходы и методы, разработанные как в отечественной, так и в зарубежной нейрофизиологии и физиологии ВНД; в доступной для студентов форме сообщается о фактах и концепциях, представляющих собой основу физиологии высшей нервной (психической) деятельности.

Учебное пособие предназначено для студентов и преподавателей педагогических вузов.

ББК 28.99 я 73

© Т. В. Ласукова, 2020
© Оформление. Издательство ТГПУ, 2020

Содержание

Предисловие	8
Введение	9
Глава 1. Возбудимые ткани	13
1.1. Физиология возбудимых тканей	13
1.1.1. Строение и основные свойства клеточных мембран и ионных каналов	14
1.1.2. Методы изучения возбудимых клеток	19
1.1.3. Потенциал покоя	22
1.1.4. Потенциал действия	27
1.1.5. Действие электрического тока на возбудимые ткани	33
Глава 2. Физиология ЦНС	38
2.1. Физиология нервной ткани	38
2.1.1. Строение и морфофункциональная классификация нейронов	38
2.1.2. Рецепторы. Рецепторный и генераторный потенциалы	47
2.1.3. Аfferентные нейроны, их функции	48
2.1.4. Вставочные нейроны, их роль в формировании нейронных сетей.	48
2.1.5. Эfferентные нейроны	49
2.1.6. Проведение возбуждения по нервам	52
2.2. Физиология синапсов	56
2.2.1. Классификация синапсов	56
2.2.2. Характер взаимодействия нейронов	56
Глава 3. Структурно-функциональная организация нервной системы	64
3.1. Спинной мозг	65
3.1.1. Внешнее строение спинного мозга	65
3.1.2. Внутреннее строение спинного мозга	67
3.1.3. Проводящие пути спинного мозга	68
3.1.4. Рефлексы спинного мозга.	71
3.2. Ствол мозга	73
3.2.1. Продолговатый мозг	73
3.2.1.1. Серое вещество продолговатого мозга	74
3.2.1.2. Белое вещество продолговатого мозга	74
3.2.1.3. Функции продолговатого мозга	75
3.2.2. Варолиев мост.	78
3.2.3. Мозжечок. Функции мозжечка	79
3.2.4. Средний мозг	85
3.2.5. Промежуточный мозг	88
3.2.5.1. Функции таламуса	88
3.2.5.2. Функции гипоталамуса	90
3.3. Конечный мозг	93

3.4. Ретикулярная формация	102
3.4.1. Функции ретикулярной формации мозга	103
3.5. Подкорковые ядра	104
3.5.1. Функции неостриатума	105
3.5.2. Функции палеостриатума.	108
3.5.3. Функции оградаы	108
3.6. Лимбическая система	109
3.6.1. Функции гиппокампа	111
3.6.2. Функции миндалинаы	112
Глава 4. Методы исследования функций мозга.	113
4.1. Гистохимия	113
4.2. Электроэнцефалография	114
4.2.1. Метод вызванных потенциалов	116
4.3. Магнитоэнцефалография.	117
4.4. Томографические методы исследования мозга.	117
4.4.1. Магнитно-резонансная томография	118
4.4.2. Позитронно-эмиссионная томография.	118
4.4.3. Термоэнцефалоскопия.	119
4.5. Косвенные методы оценки функционального состояния мозга.	119
4.5.1. Определение электрической активности кожи	120
4.5.2. Электромиография.	120
4.5.3. Электроокулография.	121
4.5.4. Выработка и торможение условных рефлексов.	122
4.5.5. Наблюдение за поведением животных и человека	122
Глава 5. Безусловные и условные рефлексы.	123
5.1. История развития учения о рефлексе	123
5.2. Безусловные рефлексы и их классификация. Инстинкты	124
5.2.1. Понятие безусловного рефлекса. Значение безусловных рефлексов.	124
5.2.2. Классификации безусловных рефлексов.	125
5.2.2.1. Классификация И. П. Павлова	125
5.2.2.2. Классификация Ю. Конорского	126
5.2.2.3. Классификация П. В. Симонова	128
5.2.3. Инстинкты.	130
5.3. Условные рефлексы	133
5.3.1. Характеристика условных рефлексов.	134
5.3.1.1. Классификации условных рефлексов	135
5.3.2. Механизмы образования условных рефлексов	138
5.3.2.1. Стадии образования условных рефлексов	138
5.3.3. Морфо-функциональные основы образования условных рефлексов.	139
5.3.4. Условия выработки условно-рефлекторных связей	140
5.3.4.1. Доминанта А. А. Ухтомского и условный рефлекс	141
5.3.5. Биохимические основы условного рефлекса	142

5.4. Торможение условных рефлексов	143
5.4.1. Внешнее (безусловное) торможение условных рефлексов	144
5.4.2. Внутреннее (условное) торможение условных рефлексов	145
5.4.3. Охранительное (запредельное) торможение	146
5.4.4. Взаимодействие разных видов торможения.	146
5.4.5. Морфо-функциональные основы условного торможения	147
Глава 6. Особенности высшей нервной (психической) деятельности человека	149
6.1. Две системы взаимодействия с внешним миром.	149
6.1.1. Слово как «сигнал сигналов».	149
6.2. Взаимодействие первой и второй сигнальной систем.	150
6.3. Речь и мышление.	152
6.3.1. Речь и ее функции	152
6.3.2. Структурно-функциональные основы речевой деятельности	153
6.3.3. Мышление	155
6.3.4. Структурно-функциональные основы мышления	158
6.4. Сознание и бессознательное	159
6.4.1. Сознание	159
6.4.2. Бессознательное	161
6.5. Мотивации и эмоции	163
6.5.1. Мотивации.	163
6.5.1.1. Структурно-функциональные основы мотиваций	163
6.5.2. Эмоции	165
Глава 7. Типы высшей нервной деятельности.	168
7.1. Классификация темпераментов по Гиппократу	168
7.2. Темперамент и телосложение	169
7.3. Типология К. Г. Юнга	170
7.4. Теория И. П. Павлова о типах высшей нервной деятельности и ее развитие.	172
7.5. Соотношение типов высшей нервной деятельности с особенностями темперамента и характера.	175
7.6. Изменения свойств нервной системы в онтогенезе	178
7.7. Функциональная специализация полушарий головного мозга	179
7.7.1. Восприятие времени	180
7.7.2. Восприятие пространства	180
7.7.3. Эмоциональное восприятие	181
7.7.4. Функциональная асимметрия полушарий и другие функции организма.	182
Глава 8. Память и обучение	183
8.1. Память	183
8.1.1. Основные характеристики памяти	184
8.1.2. Виды памяти.	185
8.1.3. Процессы памяти.	188
8.1.4. Функциональные и структурные основы памяти	191

8.1.4.1. Нейрохимия памяти	192
8.1.4.2. Нейроанатомия памяти	193
8.1.5. Расстройства памяти.	195
8.2. Обучение.	195
8.2.1. Формы обучения	196
8.2.1.1. Стимул-зависимое обучение	196
8.2.1.2. Эффект-зависимое обучение	197
8.2.1.3. Когнитивные формы обучения.	198
Глава 9. Высшая нервная деятельность при различных функциональных состояниях организма	200
9.1. Что такое функциональное состояние	200
9.2. Нейроанатомия функциональных состояний	202
9.3. Физиологические индикаторы функциональных состояний	206
9.4. Бодрствование и сон.	207
9.4.1. Бодрствование	208
9.4.1.1. Внимание.	209
9.4.2. Сон	210
9.4.2.1. Типы и стадии сна	210
9.4.2.2. Сновидения	214
9.4.2.3. Сомнамбулизм.	216
9.4.2.4. Теории сна	216
9.4.3. Нейронные механизмы сна и бодрствования	217
9.4.4. Нарушения сна и бодрствования	217
Глава 10. Формирование высшей нервной деятельности ребенка	219
10.1. Врожденная рефлекторная деятельность	219
10.2. Высшая нервная деятельность ребенка первого года после рождения	221
10.3. Высшая нервная деятельность в раннем детстве (1–3 года)	225
10.4. Высшая нервная деятельность в младшем школьном возрасте (6–11 лет)	229
10.5. Особенности высшей нервной деятельности в подростковом возрасте.	230
Контрольные вопросы	232
Список сокращений.	241
Литература	242

Светлой памяти

профессора Низкодубовой Светланы Васильевны

посвящается...



Предисловие

В настоящем учебном пособии представлены принципы организации, функции, методы нейрофизиологического исследования основных свойств нервной системы. Освещены вопросы нейрофизиологии высшей нервной деятельности: мышления, памяти, внимания, речевых процессов и эмоциональной сферы. Рассмотрена нейроанатомия и нейрохимия памяти, филогенетическая и онтогенетическая память с её основными характеристиками, видами, формами обучения, а также отражены некоторые виды расстройства памяти, встречающиеся в практической медицине.

Значительная часть пособия отведена главной и специфической функции ЦНС – осуществлению простых и сложных высококодифференцированных отражательных реакций, называемых рефlekсами, с подробным историческим ракурсом и рассмотрением безусловных и условных рефlekсов, а также торможением с их различным взаимодействием. Освещены особенности высшей психической деятельности человека в норме и при различных функциональных состояниях организма, рассмотрены типы высшей нервной деятельности с функциональной специализацией полушарий головного мозга.

Цель данного пособия – ввести читателей в круг проблем и понятий нейрофизиологии и высшей нервной деятельности.

Введение

Высшая нервная деятельность выделяется среди всех других физиологических функций тем, что она связана с явлениями психической жизни животных и человека. В то время как **низшая нервная деятельность** осуществляет рефлекторную регуляцию внутреннего состояния и гармонию частей организма, высшая нервная деятельность обеспечивает целесообразность поведения индивидуума в меняющихся условиях жизни: запоминание признаков опасности или возможности добыть пищу, способность приобретать жизненный опыт, другими словами – обучение и формирование сознания.

Стремление человека «познать самого себя» и понять природу «разумного» поведения животных породило много догадок о сущности психической деятельности мозга. Однако только исследования **И.М. Сеченова** (главная работа – «**Рефлексы головного мозга**», 1863 год) и открытие **И.П. Павловым** условных рефлексов сделало возможным объективное изучение высших функций мозга и механизмов психической деятельности. Наиболее четкое определение высшей нервной деятельности было сформулировано И.П. Павловым в названии работы, подводящей итог многолетних научных исследований: «**Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных**» (1928). И в современном понимании **физиология высшей нервной деятельности** – область изучения функций головного мозга (higher brain functions), обеспечивающих сложные отношения целого организма к внешнему миру.

Предметом этой дисциплины является экспериментальное исследование закономерностей и нейрофизиологических механизмов поведения, процессов обучения и памяти. В отличие от бихевиоризма, этологии и других чисто поведенческих областей знания, **физиология высшей нервной деятельности** исследует закономерности **приобретенных в онтогенезе** (не наследуемых) **форм поведения** в неразрывной связи с реализующими это поведение **нейрофизиологическими, нейрохимическими** и **молекулярно-биологическими** механизмами.

Первым, кто создал **предпосылки экспериментального исследования поведения**, как признают современные исследователи, был **Рене Декарт**. Значение его работ в изучении данной проблемы убедительно показано в ряде исторических исследований, в том числе в работе П.К. Анохина «От Декарта до Павлова» (1945). Декарт сформулировал представление о стимуле, описал последовательность процессов в нервной системе во время ответной реакции в терминах физики

и механики (цит. по В.В. Раевский, 2000). С появлением данных о природе процессов в нервной системе, рефлекторный аспект теории Декарта получил наибольшее развитие. Но сам Рене Декарт видел свою задачу значительно шире: «Я постараюсь объяснить механизм нашего тела так, чтобы у нас было столько же мало оснований приписывать душе движения, не обусловленные волей, сколько мало у нас основания полагать, что в часах есть душа, заставляющая их показывать время». Не вина Декарта, что его последователи на протяжении почти трехсот лет исследовали физиологические механизмы проведения возбуждения по рефлекторной дуге, оставив анализировать роль того, что подразумевалось под представлением о воле, психологам. Таким образом, в сфере интересов физиологов оказалось исследование реактивности, но не активности организма. Последствием этого явилось весьма одностороннее представление о поведении, как о простой ответной реакции организма, возникающей в ответ на стимул (схема бихевиоризма: стимул – реакция).

Впервые попытку преодолеть односторонность такого подхода предпринял **И.М. Сеченов**. Описывая рефлексы головного мозга, он установил **два принципиальных явления**:

Реализация спинномозговых рефлексов зависит не только от целостности рефлекторной дуги и наличия стимула, но и от уровня **активности верхних бугров четверохолмия** (подкорковые центры зрительных и слуховых рефлексов).

Один и тот же стимул, в зависимости от исходного состояния исполнительного органа, **может вызвать разные реакции**. Ноцицептивное (болевое) раздражение лапки лягушки вызывает её сгибание, если она разогнута, и разгибание, если исходно она находилась в согнутом состоянии.

Эти факты, безусловно, указывали на возможность объективного исследования **роли активности** (по-другому – функционального состояния) **нервной системы в формировании поведения**. Однако и до сих пор переход от «реактивной модели» к модели активного организма происходит медленно и со скрипом. А практически канонизированное упрощенное представление о сущности условного рефлекса (не соответствующее представлениям самого И.П. Павлова) обусловило тот факт, что важнейшая сторона поведения – его активность, целенаправленность – долгое время не была в фокусе внимания учения о высшей нервной деятельности и многих отечественных физиологов, работавших в этой области. Это, по мнению Э.А. Костандова, удивительно тем,

что зарождение «когнитивной революции» в науке о поведении в значительной мере связано с именами отечественных ученых – А.А. Ухтомского, И.С. Бериташвили, П.К. Анохина, Н.А. Бернштейна, Э.А. Асратяна и других. Приоритетность этих исследований, внесших существенный вклад в развитие учения о закономерностях деятельности мозга, признана мировой физиологией.

В арсенале современной физиологии высшей нервной деятельности – все методы физиологической науки. Особенно успешно используются **электрофизиологические методы** исследований (регистрация ЭЭГ и вызванных потенциалов), усиленные современными **компьютерными технологиями** (математикой случайных процессов, картированием потенциалов головного мозга и другими). В последние годы все большее значение приобретают **нейрохимические** и **генетические** методы. Естественно, при исследованиях с участием человека, с его второй сигнальной системой, широко используются также и **психологические** методы познания деятельности мозга, осуществляется тесное взаимодействие с гуманитарными дисциплинами: лингвистикой, психофизиологией, педагогикой и другими.

Осознание недостаточной объективности исследований психических процессов, не опиравшихся на достижения физиологии, пришло к ученым-психологам уже давно. Как известно, еще **В. Вундт** в конце 19 века **выделил физиологическую психологию** как одно из основных направлений исследований в психологии. В 70-х годах 20 века на Западе вышли две книги, которые имели большое влияние на область науки, занимающейся физиологическим изучением психических явлений. Это учебники **П. Милнера «Физиологическая психология»** (1970, русский перевод – 1973) и **Р. Томпсона «Введение в физиологическую психологию»** (1975). В эти же годы в США стал выходить журнал «Психофизиология». Именно с этого времени термин «психофизиология» был введен в употребление. Однако как новое самостоятельное направление исследований в нейробиологии вообще и физиологии высших функций мозга (физиологии высшей нервной деятельности), в частности, **психофизиология получила официальное признание только в мае 1982 года на I Международном конгрессе психофизиологов, проходившем в Монреале**. На нем была основана Международная психофизиологическая ассоциация и положено начало проведению международных конгрессов по психофизиологии. На конгрессе было определено, что **предметом психофизиологии является изучение физиологических механизмов психических процессов и состояний**.

Задача психофизиологии – изучение и сопоставление корреляций между различными психическими явлениями или состояниями, о которых исследователь узнает по словесному отчету или другой произвольной реакции субъекта, по биоэлектрическим, вегетативным, двигательным реакциям и функциям. Очевидно, что только человек может дать отчет о своих субъективных переживаниях и психическом состоянии, обеспечивая тем самым возможность исследователю сопоставить их с объективно регистрируемыми физиологическими функциями и реакциями. Поэтому термин «психофизиология», широко используемый на Западе, имеет отношение только к человеку и фактически равнозначен термину «физиология высшей нервной деятельности человека», принятому в отечественной физиологии.

В последнее время активно исследуются нейронные механизмы ощущений, восприятия, памяти и обучения, мотиваций и эмоций, мышления и речи, сознания, поведения и психической деятельности; принципы кодирования и обработки информации в нервной системе; актуальны проблемы межполушарных отношений, диагностики и механизмов функциональных состояний, психофизиологии индивидуальных различий.

В данном учебном пособии в доступной для студентов форме сообщается о фактах и концепциях, составляющих основное содержание физиологии высшей нервной деятельности. Изложение построено так, чтобы наиболее полно учесть интересы студентов, специализирующихся в области психологии, логопедии и биологии.

ГЛАВА 1. ВОЗБУДИМЫЕ ТКАНИ

1.1. Физиология возбудимых тканей

Основным свойством живых клеток является раздражимость, т. е. их способность реагировать изменением обмена веществ в ответ на действие раздражителей. **Возбудимость** – свойство клеток отвечать на раздражение возбуждением. К возбудимым структурам относят нервные, мышечные и некоторые секреторные клетки. **Возбуждением** называют ответную реакцию ткани на ее раздражение, которая проявляется как в специфической для нее функции (проведение возбуждения нервной тканью, сокращение мышцы, секреция железы), так и в неспецифических реакциях (генерация потенциала действия, метаболические изменения).

Одним из важных свойств живых клеток является их *электрическая* возбудимость, т.е. способность возбуждаться в ответ на действие электрического тока. Высокая чувствительность возбудимых тканей к действию слабого электрического тока впервые была продемонстрирована Гальвани в опытах на нервно-мышечном препарате задних лапок лягушки. Если к нервно-мышечному препарату лягушки приложить две соединенные между собой пластинки из различных металлов, например медь-цинк, таким образом, что бы одна пластинка касалась мышцы, а другая – нерва, то мышца будет сокращаться (*первый опыт Гальвани*). Детальный анализ результатов опытов Гальвани, проведенный А. Вольта, позволил сделать другое заключение: электрический ток возникает не в живых клетках, а в *месте контакта разнородных металлов с электролитом*, поскольку тканевые жидкости представляют собой раствор солей. В результате своих исследований А. Вольта создал устройство, получившее название «вольтов столб» – набор последовательно чередующихся цинковых и серебряных пластинок, разделенных бумагой, смоченной соевым раствором. В доказательство справедливости своей точки зрения Гальвани предложил другой опыт: набрасывать на мышцу дистальный отрезок нерва, который иннервирует эту мышцу. В этом случае мышца также сокращалась (*второй опыт Гальвани, или опыт без металла*). Отсутствие металлических проводников при проведении опыта позволило Гальвани подтвердить свою точку зрения и развить представления о «животном электричестве», т. е. электрических явлениях, возникающих в живых клетках. Окончательное доказательство существования электрических явлений

в живых тканях было получено в эксперименте К. Маттеуччи. В этом опыте один нервно-мышечный препарат возбуждали электрическим током, а биотоки сокращающейся мышцы раздражали нерв второго нервно-мышечного препарата, в результате происходило его сокращение.

В конце XIX века благодаря работам Л. Германа, Э. Дюбуа-Раймона, Ю. Бернштейна стало очевидно, что электрические явления, которые возникают в возбудимых тканях, обусловлены электрическими свойствами клеточных мембран.

1.1.1. Строение и основные свойства клеточных мембран и ионных каналов

Согласно современным представлениям, биологические мембраны образуют наружную оболочку всех животных клеток и формируют многочисленные внутриклеточные органеллы. Наиболее характерным структурным признаком является то, что мембраны всегда образуют замкнутые пространства, и такая микроструктурная организация мембран позволяет им выполнять важнейшие функции.

Строение и функции клеточных мембран

1. Барьерная функция выражается в том, что мембрана при помощи соответствующих механизмов участвует в создании концентрационных градиентов, препятствуя свободной диффузии. При этом мембрана принимает участие в механизмах электрогенеза. К ним относятся механизмы создания потенциала покоя, генерация потенциала действия, механизмы распространения биоэлектрических импульсов по однородной и неоднородной возбудимым структурам.

2. Регуляторная функция клеточной мембраны заключается в тонкой регуляции внутриклеточного содержимого и внутриклеточных реакций за счет рецепции внеклеточных биологически активных веществ, что приводит к изменению активности ферментных систем мембраны и запуску механизмов вторичных «мессенджеров» («посредников»).

3. Преобразование внешних стимулов неэлектрической природы в электрические сигналы (в рецепторах).

4. Высвобождение нейромедиаторов из синаптических терминалей.

Современными методами электронной микроскопии была определена толщина клеточных мембран (6–12 нм). Химический анализ показал, что мембраны в основном состоят из липидов и белков, количество которых неодинаково у разных типов клеток. Сложность изучения молекулярных механизмов функционирования клеточных мембран

обусловлена тем, что при выделении и очистке нарушается их нормальное функционирование. В настоящее время можно говорить о нескольких видах моделей клеточной мембраны, среди которых наибольшее распространение получила жидкостно-мозаичная модель (рис. 1).

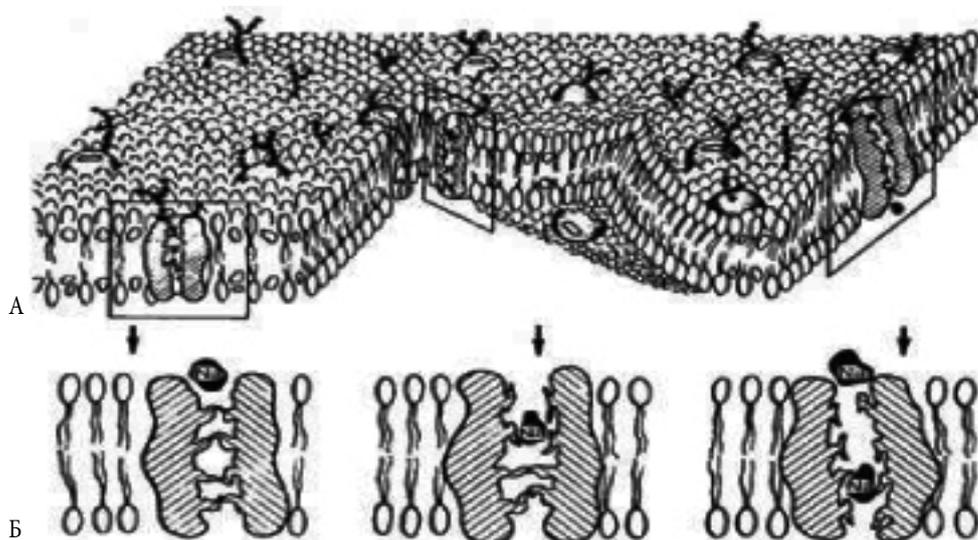


Рис. 1. Трехмерная жидкостно-мозаичная модель клеточной мембраны (по Singer-Nikolson, цит. по: Ноздрачеву А.Д., 2001)

А – фосфолипидный бислой, в который погружены белки;
Б – различные моменты движения ионов Na^+ через натриевый канал

Согласно этой модели, мембрана представлена бислоем фосфолипидных молекул, ориентированных таким образом, что гидрофобные концы молекул находятся внутри бислоя, а гидрофильные направлены в водную фазу (рис. 1). Такая структура идеально подходит для образования раздела двух фаз: вне- и внутриклеточной.

В фосфолипидный бислой мембраны встроены глобулярные белки, полярные (т. е. заряженные «+» или «-») участки которых образуют гидрофильную поверхность в водной фазе. Эти белки выполняют многочисленные функции, главными из которых являются: рецепторная, ферментативная, участие в образовании ионных каналов. Кроме того, они являются мембранными насосами и переносчиками ионов и молекул.

Электрические характеристики мембран

Особая морфология клеточных мембран определяет их электрические характеристики, среди которых наиболее важными являются емкость и проводимость.

Емкостные свойства в основном определяются фосфолипидным бислоем, который непроницаем для гидратированных ионов и, в то же

время, достаточно тонок (около 5 нм), чтобы обеспечивать эффективное разделение и накопление зарядов, электростатическое взаимодействие катионов и анионов.

Проводимость (g) – величина, обратная электрическому сопротивлению и равная отношению величины общего трансмембранного тока для данного иона к величине, обусловившей его трансмембранную разность потенциалов.

Через фосфолипидный бислой могут диффундировать различные вещества, причем степень проницаемости (P), т. е. способность клеточной мембраны пропускать эти вещества, зависит от разности концентраций диффундирующего вещества по обе стороны мембраны, его растворимости в липидах и специфических свойств клеточной мембраны. Скорость диффузии для заряженных ионов в условиях постоянного поля в мембране определяется подвижностью ионов, толщиной мембраны, распределением ионов в мембране. Для неэлектролитов проницаемость мембраны не влияет на ее проводимость, поскольку неэлектролиты не несут зарядов, т. е. не могут переносить электрический ток.

Проводимость мембраны является мерой ее ионной проницаемости. Увеличение проводимости свидетельствует об увеличении количества ионов, проходящих через мембрану.

Строение и функции ионных каналов

Ионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^- проникают внутрь клетки и выходят наружу через специальные, заполненные жидкостью каналы. Размер каналов довольно мал (диаметр 0,5–0,7 нм). Расчеты показывают, что суммарная площадь каналов занимает незначительную часть поверхности клеточной мембраны.

В настоящее время для различных ионов установлено несколько типов каналов (табл. 1). Одни из них весьма специфичны, вторые, кроме основного иона, могут пропускать и другие.

Таблица 1

Важнейшие ионные каналы и ионные токи возбудимых клеток

(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

Тип канала	Функция	Ток	Блокатор канала
Калиевый (в покое)	Генерация потенциала покоя	I_{K^+} (утечка)	ТЭА
Натриевый	Генерация потенциала действия	I_{Na^+}	ТТХ
Кальциевый	Генерация медленных потенциалов	$I_{\text{Ca}^{2+}}$	D-600, верапамил
Калиевый (задержанное выпрямление)	Обеспечение реполяризации	I_{K^+} (задержка)	ТЭА
Калиевый кальций-активируемый	Ограничение деполяризации, обусловленной током Ca^{2+}	$I_{\text{K}^+\text{Ca}^{2+}}$	ТЭА

Примечание. ТЭА – тетраэтиламмоний; ТТХ – тетродотоксин.

Наружная часть канала сравнительно доступна для изучения, исследование внутренней части представляет значительные трудности. П. Г. Костюком был разработан метод внутриклеточного диализа, который позволяет изучать функцию входных и выходных структур ионных каналов без применения микроэлектродов. Оказалось, что часть ионного канала, открытая во внеклеточное пространство, по своим функциональным свойствам отличается от части канала, обращенной во внутриклеточную среду. Именно ионные каналы обеспечивают два важных свойства мембраны: селективность и проводимость.

Селективность, или избирательность, канала обеспечивается его особой белковой структурой. Большинство каналов являются электроуправляемыми, т. е. их способность проводить ионы зависит от величины мембранного потенциала. Канал неоднороден по своим функциональным характеристикам, особенно это касается белковых структур, находящихся у входа в канал и у его выхода (так называемые воротные механизмы).

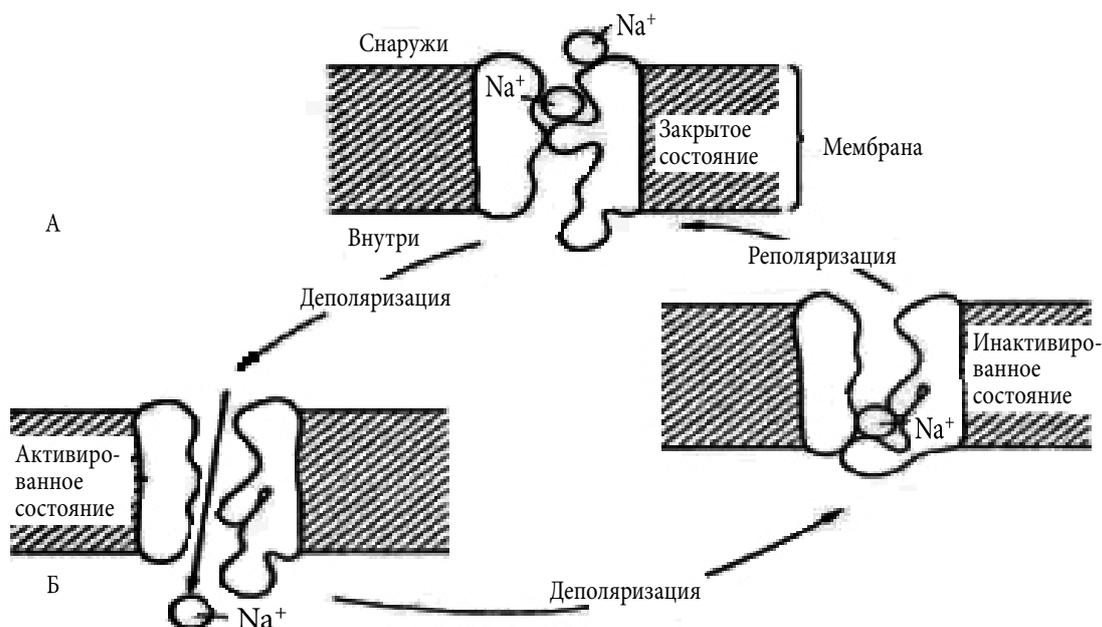


Рис. 2. Работа натриевых каналов и «воротных» механизмов (цит. по: Покровский В. М., Коротько Г. Ф., 2003)

- А – в покое m-активационные ворота («m-ворота») закрыты;
- Б – при возбуждении «m-ворота» открыты;
- В – закрытие «п-ворот» (инактивация) при деполаризации

Рассмотрим принцип работы ионных каналов на примере натриевого канала. Полагают, что в состоянии покоя натриевый канал закрыт.

При деполяризации клеточной мембраны до определенного уровня происходит открытие m-активационных ворот (активация) и усиление поступления ионов Na^+ внутрь клетки. Через несколько миллисекунд после открытия m-ворот происходит закрытие n-ворот, расположенных у выхода натриевых каналов (инактивация) (рис. 2). Инактивация развивается в клеточной мембране очень быстро, и степень инактивации зависит от величины и времени действия деполяризующего стимула.

Работа натриевых каналов определяется величиной мембранного потенциала в соответствии с определенными законами вероятности. Рассчитано, что активированный натриевый канал пропускает всего 6000 ионов за 1 мс. При этом весьма существенный натриевый ток, который проходит через мембраны во время возбуждения, представляет собой сумму тысяч одиночных токов.

При генерации одиночного потенциала действия в толстом нервном волокне изменение концентрации ионов Na^+ во внутренней среде составляет всего 1/100000 от внутреннего содержания ионов Na^+ гигантского аксона кальмара. Однако для тонких нервных волокон это изменение концентрации может быть весьма существенным.

Кроме натриевых, в клеточных мембранах установлены другие виды каналов, избирательно проницаемых для отдельных ионов: K^+ , Ca^{2+} , причем существуют разновидности каналов для этих ионов (табл. 1).

Ходжкин и Хаксли сформулировали принцип «независимости» каналов, согласно которому потоки натрия и калия через мембрану независимы друг от друга.

Свойство **проводимости** различных ионных каналов неодинаково. В частности, для калиевых каналов процесса инактивации, как для натриевых каналов, не существует. Имеются особые калиевые каналы, активирующиеся при повышении внутриклеточной концентрации кальция и деполяризации клеточной мембраны. Активация калий-кальций-зависимых каналов ускоряет реполяризацию, восстанавливая исходное значение потенциала покоя.

Особый интерес представляют кальциевые каналы. Входящий кальциевый ток, как правило, недостаточно велик, чтобы нормально деполяризовать клеточную мембрану. Чаще всего, поступающие в клетку ионы кальция выступают в роли «мессенджера», или вторичного посредника. Активация кальциевых каналов обеспечивается деполяризацией клеточной мембраны, например, входящим натриевым током. Процесс инактивации кальциевых каналов достаточно сложен. С одной стороны, повышение внутриклеточной концентрации свобод-

ного кальция приводит к инактивации кальциевых каналов. С другой стороны, белки цитоплазмы клеток связывают кальций, что позволяет поддерживать длительное время стабильную величину кальциевого тока, хотя и на низком уровне; при этом натриевый ток полностью подавляется. Кальциевые каналы играют существенную роль в клетках сердца.

1.1.2. Методы изучения возбудимых клеток

Электрические явления, которые возникают в возбудимых тканях, обусловлены электрическими свойствами клеточных мембран. Поэтому необходимо остановиться на методических подходах современной физиологии возбудимых тканей, используемых при исследовании электрических характеристик клеточных мембран.

Любая физиологическая установка, предназначенная для изучения возбудимых клеток и тканей, должна содержать следующие основные элементы:

- 1) электроды для регистрации и стимуляции;
- 2) усилители биоэлектрических сигналов;
- 3) регистратор;
- 4) стимулятор;
- 5) систему для обработки физиологической информации.

В зависимости от задач исследования обычно требуется дополнительное оборудование. Поскольку в современной медицине широко используются методы электрофизиологического исследования и воздействия электрическим током, необходимо кратко ознакомиться с основными методическими приемами.

При работе на изолированных органах, тканях, отдельных клетках применяют специальные камеры и растворы определенного состава, (Рингера-Локка, Тироде, Хэнкса и.т.д.), позволяющие в течение длительного времени поддерживать нормальную жизнедеятельность биологического объекта. Во время эксперимента раствор должен быть насыщен кислородом и иметь соответствующую температуру (для хладнокровных животных $+20^{\circ}\text{C}$, для теплокровных $+37^{\circ}\text{C}$). В процессе эксперимента необходимо использовать проточные камеры для непрерывного обновления раствора, в котором находится биологический объект.

Если в электрофизиологическом эксперименте исследуют собственно процесс возбуждения, то необходимо применять два электрода с различной величиной площади контактной поверхности

(желательно в соотношении не менее 1:100), при этом электрод меньшей площади называют активным, или референтным, большей площади – пассивным, или индифферентным. При исследовании процесса распространения возбуждения необходимо использовать два активных электрода с одинаковой площадью контактных поверхностей, устанавливаемых на возбудимой ткани на некотором расстоянии друг от друга, и индифферентный электрод, который устанавливается в отдалении. В первом случае говорят о моно- (уни-) полярном способе отведения потенциала (раздражении), во втором – о биполярном способе. Необходимо подчеркнуть, что термин «униполярный» способ весьма условен, поскольку всегда регистрируется разность потенциалов, а не абсолютное значение потенциала.

При исследовании электрофизиологических характеристик отдельных клеток используют стеклянные микроэлектроды. Они представляют собой микропипетку с диаметром кончика менее 0,5 мкм, заполненные 3М раствором хлорида калия. В электрофизиологических экспериментах применяют различные усилители биологических сигналов, позволяющие измерять минимальные изменения тока (до 10 А) и напряжения (до 10^{-7} В).

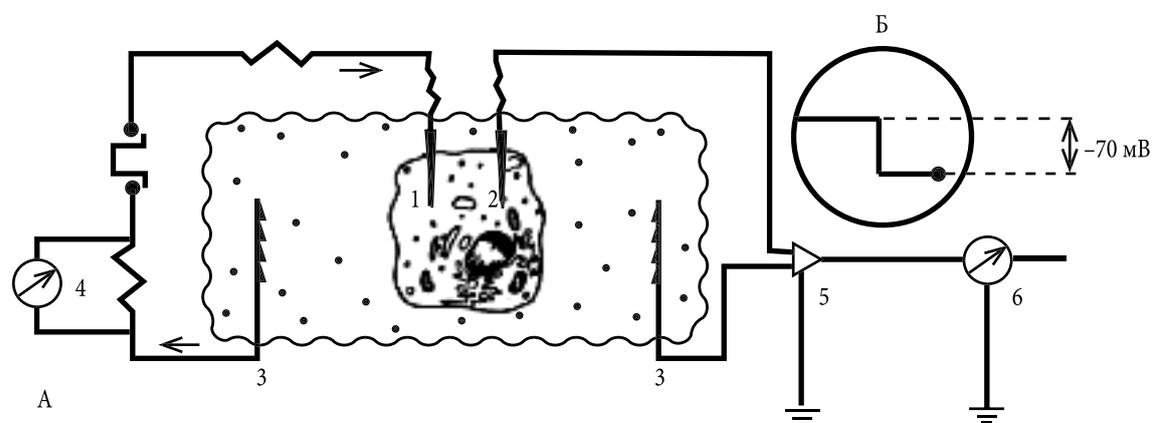


Рис. 3. Внутриклеточная регистрация трансмембранных потенциалов и электростимуляция клеточной мембраны (цит. по: Покровский В. М., Коротько Г. Ф., 2003)

А – схема установки для изучения электрических характеристик клеточных мембран;

Б – момент введения микроэлектрода в клетку.

1 – стеклянный микроэлектрод для подачи тока; 2 – стеклянный микроэлектрод для регистрации реакции клеточной мембраны; 3 – электроды сравнения;

4 – измеритель величины раздражающего тока; 5 – усилитель; 6 – регистратор

На рис. 3А показана схема простейшей установки для измерения трансмембранной разности потенциалов и изучения реакций возбуди-

мой мембраны при ее электрической стимуляции. Исследуемый био-объект (клетка, кусочек ткани) помещен в камеру, содержащую солевой раствор и электрод сравнения. Если измерительный электрод также находится в растворе, то разность потенциалов между ним и электродом сравнения стремится к нулю. В момент проникновения микроэлектрода внутрь клетки регистрируют отрицательный потенциал относительно внешней среды (рис. 3Б). Перемещение кончика микроэлектрода внутри клетки не приводит к изменению измеряемой разности потенциалов, если электрод не повредил клетку. У покоящейся клетки с нормальным метаболизмом и стабильными условиями внешней и внутренней среды постоянная разность потенциалов будет регистрироваться неопределенно долго. Эта постоянная разность потенциалов называется **потенциалом покоя**, или **мембранным потенциалом**. При этом потенциал внеклеточной среды принимается равным нулю. Величина потенциала покоя неодинакова у различных типов клеток и колеблется обычно от -70 до -95 мВ.

В том случае, если в клетку введен второй, стимулирующий микроэлектрод, можно исследовать реакцию возбудимой мембраны на действие электрического тока. Если стимулирующий электрод электроотрицателен по отношению к внутренней среде клетки, то говорят о входящем токе, при этом общая трансмембранная разность потенциалов увеличивается, т. е. происходит гиперполяризация клеточной мембраны. Напротив, если стимулирующий электрод электроположителен по отношению к внутренней среде клетки, то говорят о выходящем токе, при этом общая трансмембранная разность потенциалов уменьшается, т. е. происходит деполяризация клеточной мембраны (рис. 4). Как правило, при действии гиперполяризующего тока потенциал мембраны изменяется в соответствии с законом Ома. При этом изменение потенциала не зависит от молекулярных процессов в мембране, поэтому говорят, что изменяются **пассивные электрические свойства мембраны**. При действии деполяризующего тока потенциал мембраны не подчиняется закону Ома, что связано с изменением функциональных характеристик ионных каналов клеточной мембраны. Если деполяризация клеточной мембраны достигает так называемого критического уровня, происходит активация ионных каналов клеточной мембраны и возникает потенциал действия. Критический потенциал ($E_{кр}$) – уровень мембранного потенциала, при котором начинается генерация потенциала действия.

Потенциал действия (ПД, спайк, импульс) – быстрое колебание мембранного потенциала покоя в положительном направлении. В этом случае мембрана реагирует **активно**, поскольку изменение трансмембранной разности потенциалов обусловлено изменением функциональных свойств ионных каналов.

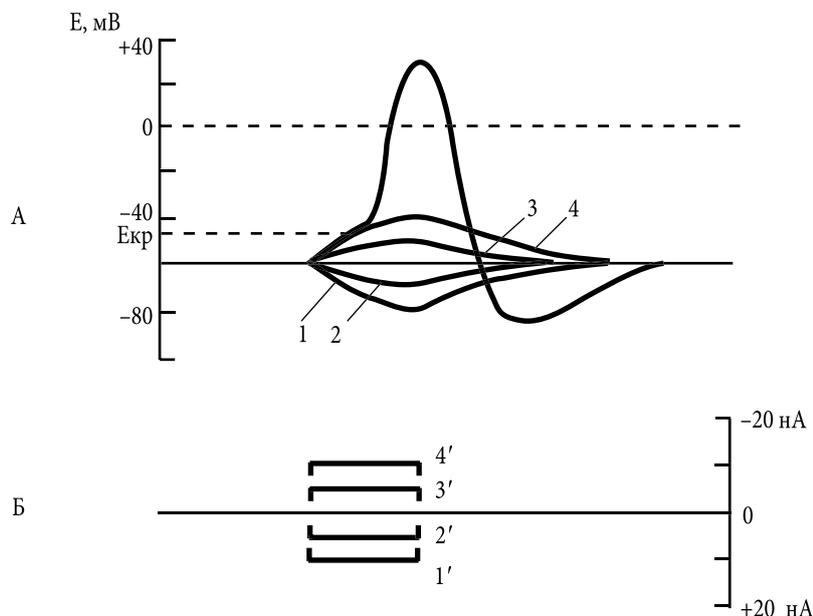


Рис. 4. Реакция возбудимой мембраны на действие деполяризующего и гиперполяризующего токов
(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

А – реакция клеточной мембраны на гиперполяризующий (1, 2) и деполяризующий (3, 4) ток;
Б – величина и направление гиперполяризующего (1', 2') и деполяризующего (3', 4') стимулирующего тока

Детальный анализ процессов, протекающих в мембранах возбудимых клеток, был проведен Ходжкиным, Хаксли и Катцем в опытах на гигантском аксоне кальмара и привел к созданию современной теории происхождения потенциала покоя и потенциала действия.

1.1.3. Потенциал покоя

Схема опыта Ходжкина-Хаксли приведена на рис. 5. В аксон кальмара диаметром около 1 мм, помещенный в морскую воду, вводили активный электрод, второй электрод (электрод сравнения) находился в морской воде. В момент введения электрода внутрь аксона регистрировали скачок отрицательного потенциала, т. е. внутренняя среда аксона была заряжена отрицательно относительно внешней среды.

Как указывалось в разделе 1.1.2, электрический потенциал содержащих живых клеток принято измерять относительно потенциала внешней среды, который обычно принимают равным нулю. Поэтому считают синонимами такие понятия, как трансмембранная разность потенциалов в покое, потенциал покоя, мембранный потенциал. Обычно величина потенциала покоя колеблется от -70 до -95 мВ.

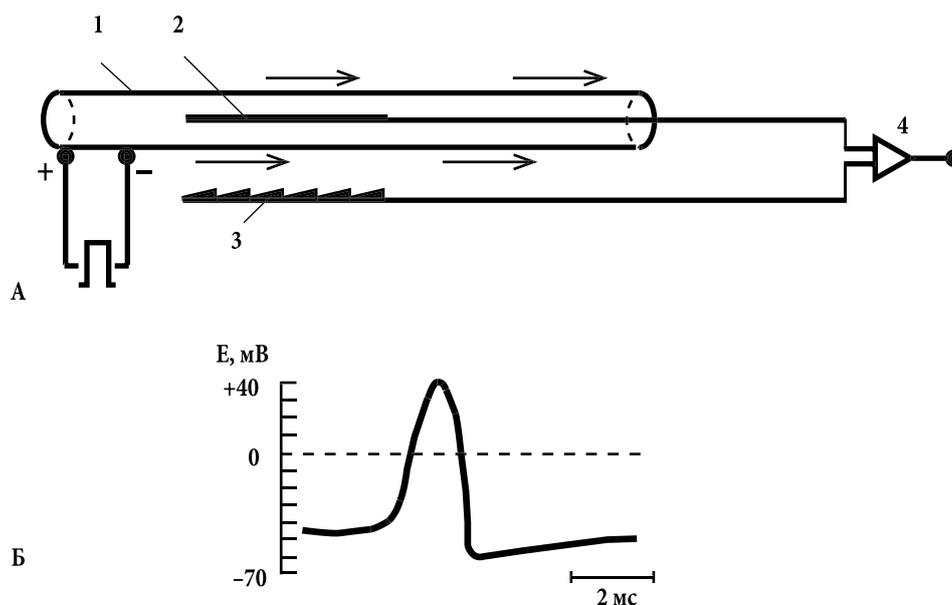


Рис. 5. Опыт Ходжкина–Хаксли на гигантском аксоне кальмара
(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

- А – стимуляция аксона электрическим стимулом прямоугольной формы;
 Б – форма потенциала действия, зарегистрированная в данном опыте.
 1 – аксон; 2 – активный электрод; 3 – электрод сравнения; 4 – усилитель.
 Стрелками показано направление распространения возбуждения

Согласно концепции Ходжкина и Хаксли, величина потенциала покоя зависит от следующих **факторов**:

- от селективной (избирательной) проницаемости клеточной мембраны для различных ионов;
- различной концентрации ионов цитоплазмы клетки и ионов окружающей среды (ионной асимметрии);
- работы механизмов активного транспорта ионов.

Известно, что в невозбужденном состоянии клеточная мембрана высокопроницаема для ионов калия и малопроницаема для ионов натрия. Это было показано в опытах с использованием изотопов натрия и калия: спустя некоторое время после введения внутрь аксона радиоактивного калия его обнаруживали во внешней среде. Таким образом, происходит пассивный (по градиенту концентраций) выход ионов

калия из аксона. Добавление радиоактивного натрия во внешнюю среду приводило к незначительному повышению его концентрации внутри аксона. Пассивный вход натрия внутрь аксона несколько уменьшает величину потенциала покоя.

Установлено, что имеется разность концентраций ионов калия вне и внутри клетки, причем внутри клетки ионов калия примерно в 20–50 раз больше, чем вне клетки (табл. 2).

Таблица 2

Концентрация ионов снаружи и внутри клетки, ммоль/л
(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

Ионы	Аксон кальмара		Мышечное волокно (лягушка)	
	внутри клетки	снаружи клетки	внутри клетки	снаружи клетки
K ⁺	397	20	124	2.2
Na ⁺	50	437	4	109
Cl ⁻	40	556	1.5	77

Разность концентраций ионов калия вне и внутри клетки и высокая проницаемость клеточной мембраны для ионов калия обеспечивают диффузионный ток этих ионов из клетки наружу и накопление избытка положительных ионов K⁺ на наружной стороне клеточной мембраны, что противодействует дальнейшему выходу ионов K⁺ из клетки. Диффузионный ток ионов калия существует до тех пор, пока стремление их двигаться по концентрационному градиенту не уравновесится разностью потенциалов на мембране. Эта разность потенциалов называется калиевым равновесным потенциалом.

Равновесный потенциал (для соответствующего иона, E_K) – разность потенциалов между внутренней средой клетки и внеклеточной жидкостью, при которой вход и выход иона уравновешен (химическая разность потенциалов равна электрической).

Важно подчеркнуть следующие два момента: 1) состояние равновесия наступает в результате диффузии лишь очень небольшого количества ионов (по сравнению с их общим содержанием); калиевый равновесный потенциал всегда больше (по абсолютному значению) реального потенциала покоя, поскольку мембрана в покое не является идеальным изолятором. В частности, имеется небольшая утечка ионов Na⁺. Сопоставление теоретических расчетов с использованием уравнений постоянного поля Д. Голдмана, формулы Нернста показали хорошее совпадение с экспериментальными данными при изменении вне- и внутриклеточной концентрации K⁺ (рис. 6).

Трансмембранная диффузионная разность потенциалов рассчитывается по формуле Нернста:

$$E_k = (RT/ZF) \ln (K_o/K_i),$$

где E_k – равновесный потенциал, R – газовая постоянная, T – абсолютная температура, Z – валентность иона, F – постоянная Фарадея, K_o и K_i – концентрации ионов K^+ вне и внутри клетки, соответственно.

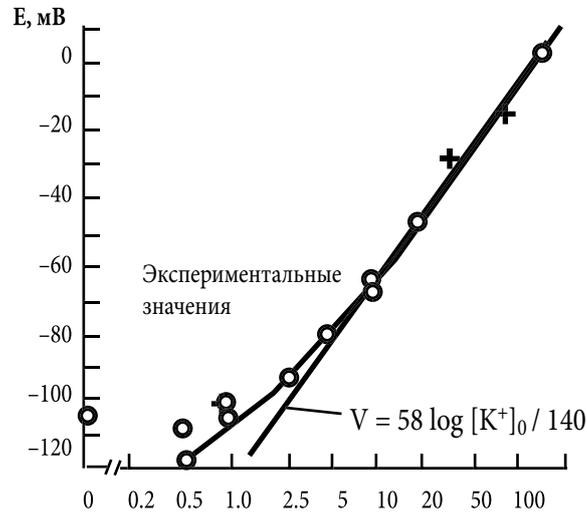


Рис. 6. Зависимость величины потенциала покоя от внеклеточной концентрации K^+ : расчетная и экспериментальная кривые (цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

По оси абсцисс – содержание калия во внешней среде в мМ, по оси ординат – величина мембранного потенциала в мВ

Величина мембранного потенциала для значений концентрации ионов K^+ , приведенных в табл. 2, при температуре $+20^\circ\text{C}$ составит примерно -60 мВ. Поскольку концентрация ионов K^+ вне клетки меньше, чем внутри, E_k будет отрицательным.

В состоянии покоя клеточная мембрана высокопроницаема не только для ионов K^+ . У мышечных волокон мембрана высокопроницаема для ионов Cl^- . В клетках с высокой проницаемостью для ионов Cl^- , как правило, оба иона (Cl^- и K^+) практически в одинаковой степени участвуют в создании потенциала покоя.

Известно, что в любой точке электролита количество анионов всегда соответствует количеству катионов (принцип электронейтральности), поэтому внутренняя среда клетки в любой точке электронейтральна. Действительно, в опытах Ходжкина, Хаксли и Катца перемещение электрода внутри аксона не выявило различий в трансмембранной разности потенциалов.

Поскольку мембраны живых клеток в той или иной степени проницаемы для всех ионов, совершенно очевидно, что без специальных

механизмов невозможно поддерживать постоянную разность концентраций ионов (ионную асимметрию). В клеточных мембранах существуют специальные системы активного транспорта, работающие с затратой энергии и перемещающие ионы против градиента концентраций. Экспериментальным доказательством существования механизмов активного транспорта служат результаты опытов, в которых активность АТФазы подавляли различными способами, например, сердечным гликозидом оубаином. При этом происходило выравнивание концентраций ионов K^+ вне и внутри клетки и мембранный потенциал уменьшался до нуля.

Важнейшим механизмом, поддерживающим низкую внутриклеточную концентрацию ионов Na^+ и высокую концентрацию ионов K^+ , является **натрий-калиевый насос** (рис. 7).

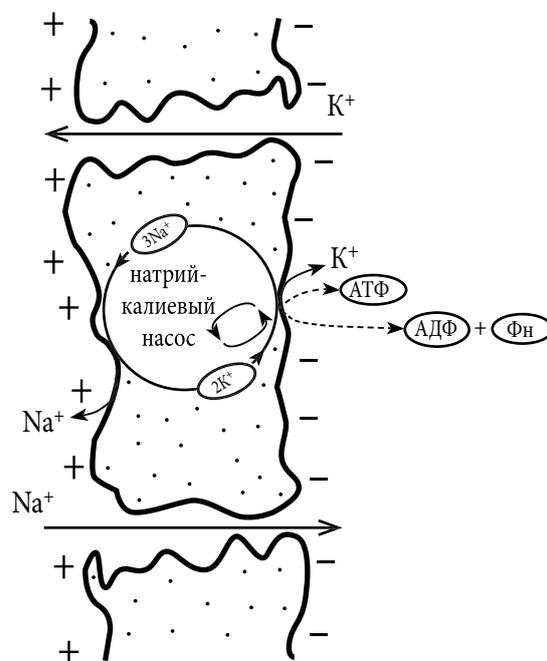


Рис. 7. Участие натрий-калиевого насоса в генерации потенциала покоя (схема; цит. по: Покровский В.М., Коротыко Г.Ф., 2003)

А – внеклеточная среда;
Б – внутриклеточная среда

Известно, что в клеточной мембране имеется система переносчиков, каждый из которых связывается с тремя находящимися внутри клетки ионами Na^+ и выводит их наружу. С наружной стороны переносчик связывается с двумя находящимися вне клетки ионами K^+ , которые переносятся в цитоплазму. Энергообеспечение работы систем переносчиков обеспечивается АТФ. Функционирование насоса по такой схеме приводит к следующим результатам:

- поддерживается высокая концентрация ионов K^+ внутри клетки, что обеспечивает постоянство величины потенциала покоя. Вследствие того, что за один цикл обмена ионов из клетки выводится на один положительный ион больше, чем вводится, актив-

ный транспорт играет роль в создании потенциала покоя. В этом случае говорят об электрогенном насосе. Однако величина вклада электрогенного насоса в общее значение потенциала покоя обычно невелика и составляет несколько милливольт.

- поддерживается низкая концентрация ионов натрия внутри клетки, что, с одной стороны, обеспечивает работу механизма генерации потенциала действия, с другой – обеспечивает сохранение нормальной осмолярности и объема клетки.
- поддерживая стабильный концентрационный градиент Na^+ , натрий-калиевый насос способствует сопряженному транспорту аминокислот и сахаров через клеточную мембрану.

Таким образом, возникновение трансмембранной разности потенциалов (потенциала покоя) обусловлено:

- а) высокой проводимостью клеточной мембраны в состоянии покоя для ионов K^+ (для мышечных клеток и ионов Cl^-);
- б) ионной асимметрией концентраций для ионов K^+ (для мышечных клеток и для ионов Cl^-);
- в) работой систем активного транспорта, которые создают и поддерживают ионную асимметрию.

1.1.4. Потенциал действия

Емкость мембраны и работа ионных насосов приводят к накоплению потенциальной электрической энергии на клеточной мембране в форме потенциала покоя. Эта энергия может освободиться в виде специфических электрических сигналов (потенциала действия), характерных для возбудимых тканей: нервной, мышечной, некоторых рецепторных и секреторных клеток. Под **потенциалом действия** понимают быстрое колебание потенциала покоя, сопровождающееся, как правило, перезарядкой мембраны. Форма потенциала действия аксона и терминология, используемая для описания потенциала действия, приведены на рис. 8.

Для правильного понимания процессов, происходящих при генерации потенциала действия, используем схему опыта, приведенную на рис. 5. Если через стимулирующий электрод подавать короткие толчки гиперполяризующего тока, то можно зарегистрировать увеличение мембранного потенциала, пропорциональное амплитуде подаваемого тока; при этом мембрана проявляет свои емкостные свойства – замедленное нарастание и снижение мембранного потенциала (рис. 6).

Ситуация будет изменяться, если через стимулирующий электрод подавать короткие толчки деполяризующего тока. При небольшой (подпороговой) величине деполяризующего тока мембрана ответит пассивной деполяризацией и проявит емкостные свойства. Подпороговое пассивное поведение клеточной мембраны называется электротоническим, или *электротонном*. Увеличение деполяризующего тока приведет к появлению активной реакции клеточной мембраны в форме повышения натриевой проводимости (g_{Na^+}). При этом проводимость клеточной мембраны не будет подчиняться закону Ома. Отклонение от пассивного поведения проявляется обычно при 50–80% значении порогового тока. Активные подпороговые изменения мембранного потенциала называются **локальным ответом** (рис. 8).

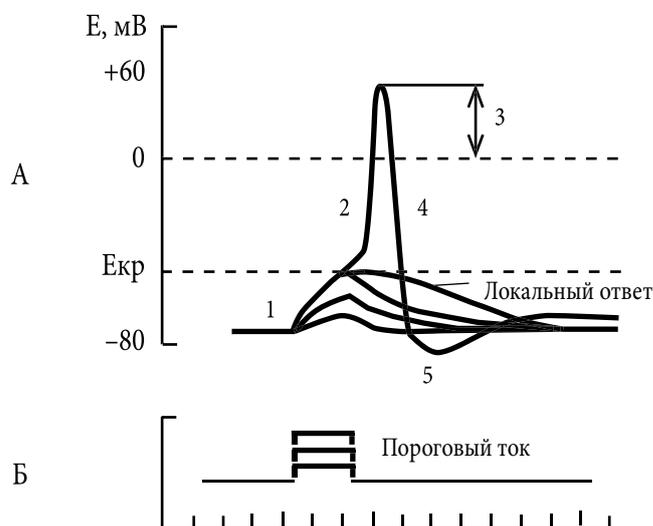


Рис. 8. Потенциал действия одиночной клетки и его фазы
(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

- А – реакция клеточной мембраны на деполяризующий стимул;
 Б – величина деполяризующего тока;
 1 – локальный ответ; 2 – быстрая деполяризация; 3 – реверсия;
 4 – реполяризация; 5 – положительный следовой потенциал.
 По оси абсцисс – отметка времени

Смещение мембранного потенциала до критического уровня приводит к генерации потенциала действия. Минимальное значение тока, необходимого для достижения критического потенциала, называют **пороговым током**. Следует подчеркнуть, что не существует абсолютных значений величины порогового тока и критического уровня потенциала, поскольку эти параметры зависят от электрических характеристик мембраны, ионного состава окружающей внешней среды, от параметров стимула.

В опытах Ходжкина и Хаксли был обнаружен, на первый взгляд, удивительный эффект. Во время генерации потенциала действия мембранный потенциал уменьшался не просто до нуля, как следовало бы из уравнения Нернста, но изменил свой знак на противоположный.

Анализ ионной природы потенциала действия, проведенный первоначально Ходжкиным, Хаксли и Катцем, позволил установить, что фронт нарастания потенциала действия и перезарядка мембраны (овершут) обусловлены движением ионов натрия внутрь клетки. Как уже указывалось выше, натриевые каналы являются электроуправляемыми. Деполяризующий толчок тока приводит к активации натриевых каналов и увеличению натриевого тока. Это обеспечивает локальный ответ. Смещение мембранного потенциала до критического уровня приводит к стремительной деполяризации клеточной мембраны и обеспечивает фронт нарастания потенциала действия. Если удалить ион Na^+ из внешней среды, то потенциал действия не возникает. Таким образом, развитие фазы деполяризации потенциала действия обусловлено повышением натриевой проводимости.

Критический потенциал определяет уровень максимальной активации натриевых каналов. Если смещение мембранного потенциала достигает значения **критического уровня** потенциала, то процесс поступления ионов Na^+ в клетку лавинообразно нарастает. Система начинает работать по принципу положительной обратной связи, т. е. возникает регенеративная (самоусиливающаяся) **деполяризация**.

Перезарядка мембраны, или овершут, весьма характерна для большинства возбудимых клеток. Амплитуда овершута характеризует состояние мембраны и зависит от состава вне- и внутриклеточной среды. На высоте овершута потенциал действия приближается к равновесному натриевому потенциалу, поэтому происходит изменение знака заряда на мембране.

Экспериментально было показано, что амплитуда потенциала действия практически не зависит от силы стимула, если он превышает пороговую величину. Поэтому принято говорить, что потенциал действия подчиняется закону **«все или ничего»**.

На пике потенциала действия проводимость мембраны для ионов натрия (g_{Na^+}) начинает быстро снижаться. Этот процесс называется **инактивацией**. Скорость и степень натриевой инактивации зависят от величины мембранного потенциала, т. е. они потенциалзависимы. При постепенном уменьшении мембранного потенциала до -50 мВ (например, при дефиците кислорода, действии некоторых лекарственных

веществ) система натриевых каналов полностью инактивируется и клетка становится невозбудимой.

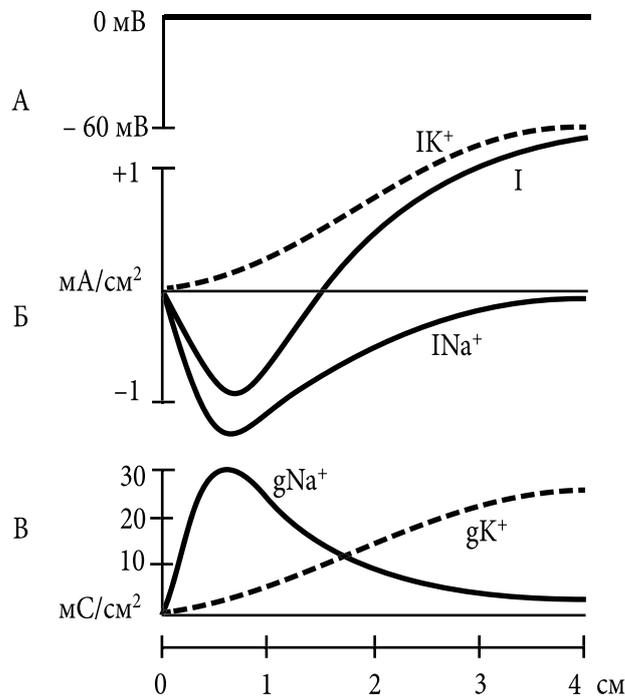


Рис. 9. Действие деполяризующего стимула (А), ионные токи (Б) и изменение проводимости клеточной мембраны (В) для ионов Na^+ (g_{Na^+} , I_{Na^+}) и K^+ (g_{K^+} , I_{K^+}) во время действия деполяризующего стимула

(Hodgkin A.L., 1952; цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

После достижения пика потенциала действия происходит **реполяризация**, т. е. возвращение мембранного потенциала к исходному уровню в состоянии покоя. Рассмотрим эти процессы подробнее. Развитие потенциала действия и перезарядка мембраны приводят к тому, что внутриклеточный потенциал становится еще более положительным, чем равновесный калиевый потенциал, и, следовательно, электрические силы, перемещающие ионы калия через мембрану, увеличиваются. Максимумы эти силы достигают во время пика потенциала действия. Кроме тока, обусловленного пассивным передвижением ионов калия, был обнаружен задержанный выходящий ток, который также переносился ионами K^+ , что было показано в опытах с применением изотопа K^+ . Этот ток достигает максимума спустя 5–8 мс от начала генерации потенциала действия. Введение тетраэтиламмония (ТЭА) – блокатора калиевых каналов – замедляет процесс реполяризации. В обычных условиях задержанный выходящий калиевый ток существует некоторое время после генерации потенциала действия, обеспечивая гиперполяризацию клеточной мембраны, т. е. **положительный следовой потенциал**. Положительный следовой потенциал может возникать и как следствие работы натриевого электрогенного насоса.

На рис. 9 и 10 показано изменение проводимости клеточной мембраны для ионов натрия и калия в различные фазы потенциала действия.

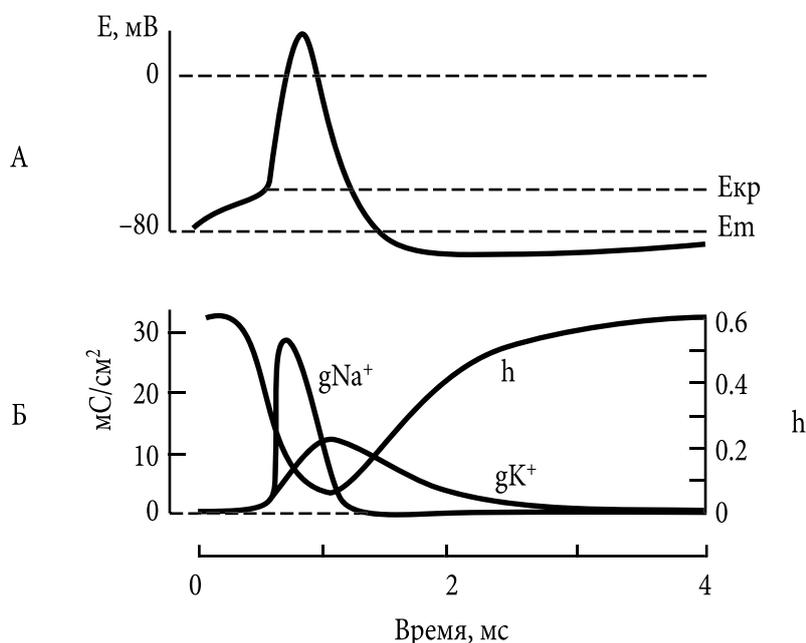


Рис. 10. Потенциал действия (А) и изменение проводимости клеточной мембраны (Б) для Na^+ (g_{Na^+}) и K^+ (g_{K^+}) во время генерации потенциала действия (цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

Екр – критический потенциал, E_m – мембранный потенциал;
 h – показатель способности натриевых каналов к активации

Инактивация натриевой системы в процессе генерации потенциала действия приводит к тому, что клетка в этот период не может быть повторно возбуждена, т. е. наблюдается состояние **абсолютной рефрактерности**.

Постепенное восстановление потенциала покоя в процессе реполяризации дает возможность вызвать повторный потенциал действия, но для этого требуется сверхпороговый стимул, так как клетка находится в состоянии **относительной рефрактерности**.

Исследование возбудимости клетки во время локального ответа или во время отрицательного следового потенциала показало, что генерация потенциала действия возможна при действии стимула ниже порогового значения. Это состояние **супернормальности**, или **экзальтации**. На рис.11 показано изменение возбудимости во время генерации потенциала действия.

Продолжительность периода абсолютной рефрактерности ограничивает максимальную частоту генерации потенциалов действия данным типом клеток. Например, при продолжительности периода абсолютной рефрактерности 4 мс максимальная частота равна 250 Гц.

Н. Е. Введенский ввел понятие **лабильности**, или функциональной подвижности, возбудимых тканей. Мерой лабильности является количество потенциалов действия, которое способна генерировать возбудимая ткань в единицу времени. Очевидно, что лабильность возбудимой ткани, в первую очередь, определяется продолжительностью периода рефрактерности. Наиболее лабильными являются волокна слухового нерва, в которых частота генерации потенциалов действия достигает 1000 Гц.

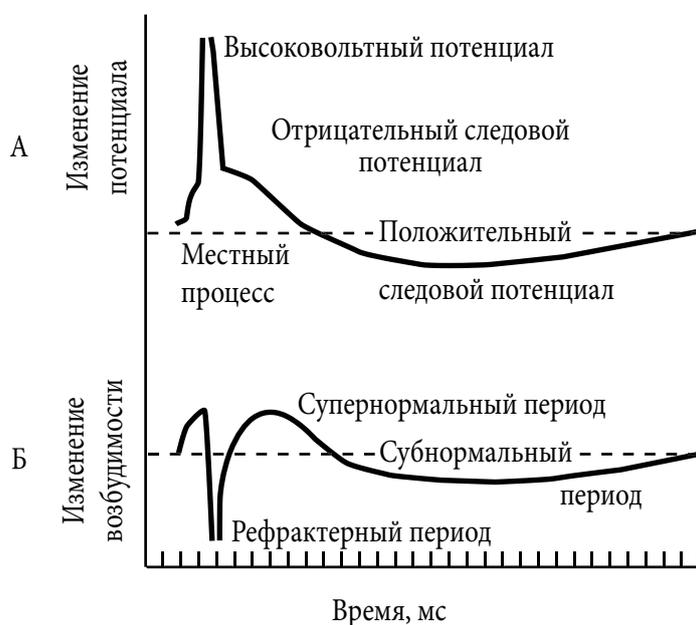


Рис. 11. Фазовые изменения возбудимости при генерации потенциала действия (по Б.И. Ходорову; цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

А – потенциал действия; Б – изменение возбудимости

Таким образом, генерация потенциала действия в возбудимых мембранах возникает под влиянием различных факторов и сопровождается повышением проводимости клеточной мембраны для ионов натрия, входом их внутрь клетки, что приводит к деполяризации клеточной мембраны и появлению локального ответа. Этот процесс может достигнуть критического уровня деполяризации, после чего проводимость мембраны для натрия увеличивается до максимума, мембранный потенциал при этом приближается к натриевому равно-

весному потенциалу. Через несколько миллисекунд происходит инактивация натриевых каналов, активация калиевых каналов, увеличение выходящего калиевого тока, что приводит к реполяризации и восстановлению исходного потенциала покоя.

1.1.5. Действие электрического тока на возбудимые ткани

Электрический ток широко используется в экспериментальной физиологии при изучении характеристик возбудимых тканей, в клинической практике для диагностики и лечебного воздействия, поэтому необходимо рассмотреть механизмы воздействия электрического тока на возбудимые ткани. Реакция возбудимой ткани зависит от формы тока (постоянный, переменный или импульсный), продолжительности действия тока, крутизны нарастания (изменения) амплитуды тока.

Постоянный ток. При кратковременном пропускании подпорогового постоянного электрического тока изменяется возбудимость ткани под стимулирующими электродами. Микроэлектродные исследования показали, что под катодом происходит деполяризация клеточной мембраны, под анодом – гиперполяризация (рис. 12, А). В первом случае будет уменьшаться разность между критическим потенциалом и мембранным потенциалом, т. е. возбудимость ткани под катодом увеличивается. Под анодом происходят противоположные явления (рис. 12, Г), т. е. возбудимость уменьшается. Если мембрана отвечает пассивным сдвигом потенциала, то говорят об электротонических сдвигах, или электротоне. При кратковременных электротонических сдвигах значение критического потенциала не изменяется.

Поскольку практически у всех возбудимых клеток длина клетки превышает ее диаметр, электротонические потенциалы распределяются неравномерно. В точке локализации стимулирующего электрода сдвиг потенциала происходит очень быстро, и временные параметры определяются величиной емкости мембраны. В удаленных участках мембраны ток проходит не только через мембрану, но и преодолевает продольное сопротивление внутренней среды.

При сравнительно большой продолжительности действия подпорогового тока изменяется не только мембранный потенциал, но и значение критического потенциала. При этом под катодом происходит смещение уровня критического потенциала вверх (рис. 12, Б), что свидетельствует об инактивации натриевых каналов. Таким образом, возбудимость под катодом уменьшается при длительном воздействии подпорогового тока. Это явление уменьшения возбудимости

при длительном действии подпорогового раздражителя называется **аккомодацией**. При этом в исследуемых клетках возникают аномально низкоамплитудные потенциалы действия.

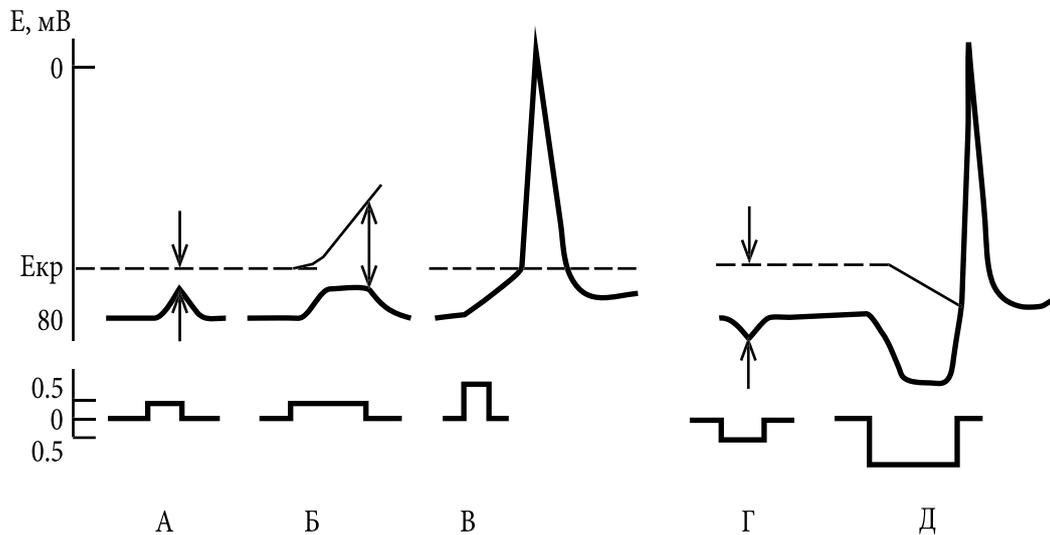


Рис. 12. Действие электрического тока на возбудимые ткани
(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

А – изменение мембранного потенциала под катодом при кратковременном пропускании тока;
Б – изменение мембранного потенциала и критического потенциала под катодом при длительном пропускании тока; В – возникновение потенциала действия при пороговом значении тока;
Г – изменение мембранного потенциала под анодом при кратковременном пропускании тока;
Д – изменение мембранного потенциала и критического потенциала при длительном действии сильного анодного тока – анодно-размыкательное возбуждение.

По оси ординат – величина мембранного потенциала (Екр – критический потенциал) в мВ и величина стимула в относительных единицах (от величины порога).
Стрелками показана величина порога возбудимости

Скорость нарастания интенсивности раздражителя имеет существенное значение при определении возбудимой ткани, поэтому чаще всего используют импульсы прямоугольной формы (импульс тока прямоугольной формы имеет максимальную крутизну нарастания). Замедление скорости изменения амплитуды раздражителя приводит к тому, что происходит инактивация натриевых каналов вследствие постепенной деполяризации клеточной мембраны, а, следовательно, к падению возбудимости.

Увеличение силы стимула до порогового значения приводит к генерации потенциала действия (рис. 12, В).

Под анодом при действии сильного тока происходит изменение уровня критического потенциала, в противоположном направлении – вниз (рис. 12, Д). При этом уменьшается разность между критическим

потенциалом и мембранным потенциалом, т. е. возбудимость под анодом при длительном действии тока повышается.

Очевидно, что увеличение значения тока до пороговой величины приведет к тому, что возбуждение будет возникать под катодом при замыкании цепи. Следует подчеркнуть, что этот эффект может быть выявлен в случае продолжительного действия электрического тока. При действии достаточно сильного тока смещение критического потенциала под анодом может быть весьма существенным и достигать первоначального значения мембранного потенциала. Выключение тока приведет к тому, что гиперполяризация мембраны исчезнет, мембранный потенциал вернется к первоначальному значению, а это соответствует величине критического потенциала, т. е. возникает анодно-размыкательное возбуждение.

Изменение возбудимости и возникновение возбуждения под катодом при замыкании и анодом при размыкании носит название **закона полярного действия тока**. Экспериментальное подтверждение этой зависимости впервые было получено Пфлюгером еще в прошлом веке.

Как указывалось выше, существует определенное соотношение между временем действия раздражителя и его амплитудой. Эта зависимость в графическом выражении получила название кривой «сила–длительность» (рис. 13). Иногда по имени авторов ее называют **кривой Гоорвега–Вейса–Лапика**. На этой кривой видно, что уменьшение значения тока ниже определенной критической величины не приводит к возбуждению ткани независимо от продолжительности времени, в течение которого действует этот раздражитель, а минимальная величина тока, вызывающая возбуждение, получила название **порога раздражения**, или **реобазы**. Величина реобазы определяется разностью между критическим потенциалом и мембранным потенциалом покоя.

С другой стороны, раздражитель должен действовать не меньше определенного времени. Уменьшение времени действия раздражителя ниже критического значения приводит к тому, что раздражитель любой интенсивности не оказывает эффекта. Для характеристики возбудимости ткани по времени ввели понятие порога времени – минимальное (*полезное*) время, в течение которого должен действовать раздражитель пороговой силы с тем, чтобы вызвать возбуждение (отрезок АС на рис. 13).

Порог времени определяется емкостной и резистивной характеристикой клеточной мембраны, т. е. постоянной времени $T = RC$.

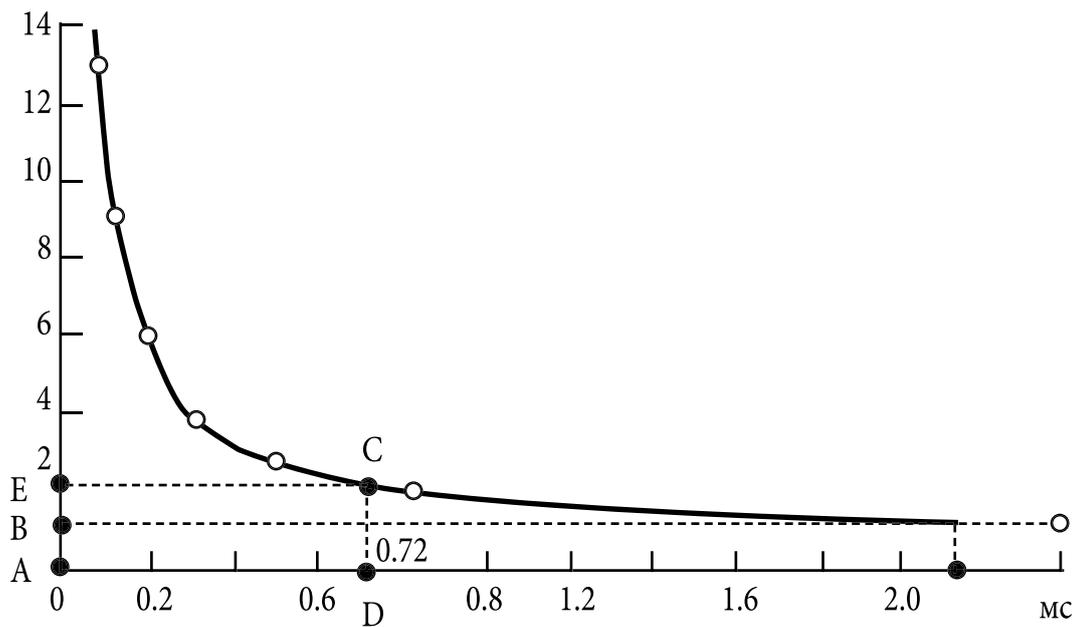


Рис. 13. Кривая «сила – длительность»
(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

AB – реобазы; AC – порог времени; AE – двойная реобазы; AD – хронаксия.
По оси абсцисс – продолжительность действия стимула, по оси ординат – величина реобазы

В связи с тем, что величина реобазы может изменяться, особенно в естественных условиях, и это может привести к значительной погрешности в определении порога времени, было введено понятие хронаксии для характеристики временных свойств клеточных мембран. **Хронаксия** – время, в течение которого должен действовать раздражитель удвоенной реобазы, чтобы вызвать возбуждение. Использование этого критерия позволяет точно измерить временные характеристики возбудимых структур, поскольку измерение происходит на крутом изгибе гиперболы (отрезок AD на рис. 13).

Хронаксиметрия используется при оценке функционального состояния нервно-мышечной системы у человека. При ее органических поражениях величина хронаксии и реобазы нервов и мышц значительно возрастает.

Таким образом, при оценке степени возбудимости возбудимых структур используют количественные характеристики раздражителя – амплитуду, продолжительность действия, скорость нарастания амплитуды. Следовательно, количественная оценка физиологических свойств возбудимой ткани производится опосредованно по характеристикам раздражителя.

Переменный ток. Эффективность действия переменного тока определяется не только амплитудой, продолжительностью действия, но и частотой. При этом низкочастотный переменный ток, например, частотой 50 Гц (сетевой), представляет наибольшую опасность при прохождении через область сердца. Это обусловлено тем, что при низких частотах возможно попадание очередного стимула в фазу повышенной уязвимости миокарда и возникновение фибрилляции желудочков сердца. Действие тока частотой выше 10 кГц представляет меньшую опасность, поскольку длительность полупериода составляет 0,05 мс. При такой длительности импульса мембрана клеток вследствие своих емкостных свойств не успевает деполяризоваться до критического уровня. Токи большей частоты вызывают, как правило, тепловой эффект.

ГЛАВА 2. ФИЗИОЛОГИЯ ЦНС

2.1. Физиология нервной ткани

2.1.1. Строение и морфофункциональная классификация нейронов

Структурной и функциональной единицей нервной системы является нервная клетка – **нейрон**. Нейроны – специализированные клетки, способные **принимать, обрабатывать, кодировать, передавать и хранить информацию**, организовывать реакции на раздражения, устанавливать контакты с другими нейронами, клетками органов. Уникальными **особенностями нейрона** являются:

- способность генерировать электрические разряды;
- передавать информацию с помощью специализированных окончаний – **синапсов**.

Выполнению функций нейрона способствует синтез в его аксоплазме веществ-передатчиков – **нейромедиаторов** (нейротрансмиттеры): ацетилхолина, катехоламинов и др. Размеры нейронов колеблются от 6 до 120 мкм. Число нейронов мозга человека приближается к 10^{11} . На одном нейроне может быть до 10 000 синапсов. Если только эти элементы считать ячейками хранения информации, то можно прийти к выводу, что нервная система может хранить 10^{19} ед. информации, т. е. способна вместить практически все знания, накопленные человечеством. Поэтому вполне обоснованным является представление, что человеческий мозг в течение жизни запоминает все происходящее в организме и при его общении со средой. Однако мозг не может извлекать из памяти всю информацию, которая в нем хранится.

Для различных структур мозга характерны определенные типы нейронной организации. Нейроны, организующие единую функцию, образуют так называемые группы, популяции, ансамбли, колонки, ядра. В коре большого мозга, мозжечке нейроны формируют слои клеток. Каждый слой имеет свою специфическую функцию.

Клеточные скопления образуют **серое вещество мозга**. Между ядрами, группами клеток и между отдельными клетками проходят миелинизированные или немиелинизированные волокна: **аксоны** и **дендриты**.

Одно нервное волокно из нижележащих структур мозга в коре разветвляется на нейроны, занимающие объем $0,1 \text{ мм}^3$, т. е. одно нерв-

ное волокно может возбудить до 5000 нейронов. В постнатальном развитии происходят определенные изменения в плотности расположения нейронов, их объема, ветвления дендритов.

Строение нейрона. Функционально в нейроне выделяют следующие части:

- **воспринимающую** – дендриты, мембрана сомы нейрона;
- **интегративную** – сома с аксонным холмиком;
- **передающую** – аксонный холмик с аксоном.

На рис. 14 изображен мотонейрон спинного мозга позвоночных с указанием функций разных его частей.

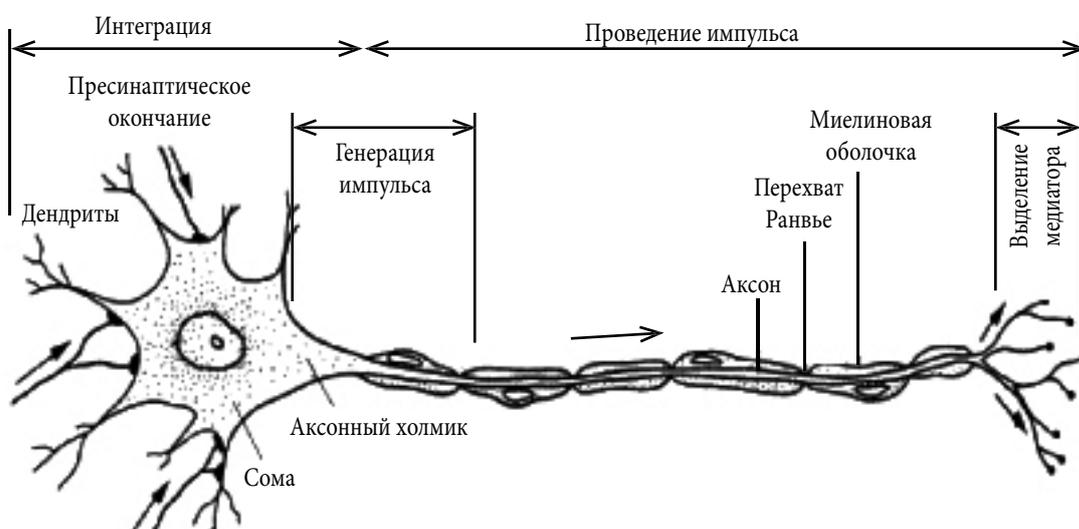


Рис. 14. Строение мотонейрона спинного мозга позвоночных.
Обозначены функции отдельных его частей
(цит. по: Ноздрачеву А.Д., 2001)

Тело нейрона (сома), помимо информационной, выполняет также и трофическую функцию относительно своих отростков и их синапсов. Перерезка аксона или дендрита ведет к гибели отростков, лежащих дистальней перерезки, а, следовательно, и синапсов этих отростков. Сомма обеспечивает также рост дендритов и аксона.

Сомма нейрона заключена в многослойную мембрану, обеспечивающую формирование и распространение электротонического потенциала к аксонному холмику. Нейроны способны выполнять свою информационную функцию в основном благодаря тому, что их мембрана обладает особыми свойствами. Мембрана нейрона имеет толщину 6 нм и состоит из двух слоев липидных молекул, которые своими гидрофильными концами обращены в сторону водной фазы: один слой молекул

обращен внутрь, другой – кнаружи клетки. Гидрофобные концы повернуты друг к другу – внутрь мембраны. *Белки мембраны* встроены в двойной липидный слой и выполняют несколько функций: «белки-насосы» обеспечивают перемещение ионов и молекул против градиента концентрации в клетке; белки, встроены в каналы, обеспечивают избирательную проницаемость мембраны; рецепторные белки распознают нужные молекулы и фиксируют их на мембране; ферменты, располагаясь на мембране, облегчают протекание химических реакций на поверхности нейрона. В ряде случаев один и тот же белок может быть и рецептором, и ферментом, и «насосом».

Рибосомы располагаются, как правило, вблизи ядра и осуществляют синтез белка на матрицах тРНК. Рибосомы нейронов вступают в контакт с эндоплазматической сетью пластинчатого комплекса и образуют базофильное вещество.

Базофильное вещество (вещество Ниссля, тигроидное вещество, тигроид) – трубчатая структура, покрытая мелкими зернами, содержит РНК и участвует в синтезе белковых компонентов клетки. Длительное возбуждение нейрона приводит к исчезновению в клетке базофильного вещества, а значит, и к прекращению синтеза специфического белка. У новорожденных нейроны лобной доли коры большого мозга не имеют базофильного вещества. В то же время, в структурах, обеспечивающих жизненно важные рефлексы – спинном мозге, стволе мозга, нейроны содержат большое количество базофильного вещества. С аксоплазматическим током оно перемещается из сомы клетки в аксон.

Пластинчатый комплекс (аппарат Гольджи) – органелла нейрона, окружающая ядро в виде сети. Пластинчатый комплекс участвует в синтезе нейросекреторных и других биологически активных соединений клетки.

Лизосомы и их *ферменты* обеспечивают в нейроне гидролиз ряда веществ.

Пигменты нейронов – меланин и липофусцин находятся в нейронах черного вещества среднего мозга, в ядрах блуждающего нерва, клетках симпатической системы.

Митохондрии – органеллы, обеспечивающие энергетические потребности нейрона. Они играют важную роль в клеточном дыхании. Их больше всего у наиболее активных частей нейрона: аксонного холмика, в области синапсов. При активной деятельности нейрона количество митохондрий возрастает.

Нейротрубочки пронизывают сому нейрона и принимают участие в хранении и передаче информации.

Ядро нейрона окружено пористой двухслойной мембраной. Через поры происходит обмен между нуклеоплазмой и цитоплазмой. При активации нейрона за счет выпячиваний ядро увеличивает свою поверхность, что усиливает ядерно-плазматические отношения, стимулирующие функции нервной клетки. Содержащийся в нем генетический материал обеспечивает дифференцировку, конечную форму клетки, а также типичные для данной клетки связи. Другой существенной функцией ядра является регуляция синтеза белка нейрона в течение всей его жизни.

Ядрышко содержит большое количество РНК, покрыто тонким слоем ДНК. Существует определенная зависимость между развитием в онтогенезе ядрышка и базофильного вещества и формированием первичных поведенческих реакций у человека. Это обусловлено тем, что активность нейронов, установление контактов с другими нейронами зависят от накопления в них базофильного вещества.

Дендриты (их может быть от нескольких сот до нескольких тысяч) – **основное воспринимающее поле нейрона**. Мембрана дендрита и синаптической части тела клетки способна реагировать на медиаторы, выделяемые аксонными окончаниями при изменении электрического потенциала. Обычно нейрон имеет несколько ветвящихся дендритов. Необходимость такого ветвления обусловлена тем, что нейрон как информационная структура должен иметь большое количество входов. Информация к нему поступает от других нейронов через специализированные контакты, так называемые *шипики*. «Шипики» имеют сложную структуру и обеспечивают восприятие сигналов нейроном. Чем сложнее функция нервной системы, чем больше разных анализаторов посылают информацию к данной структуре, тем больше «шипиков» на дендритах нейронов. Максимальное количество их содержится на пирамидных нейронах двигательной зоны коры большого мозга и достигает нескольких тысяч. Они занимают до 43 % поверхности мембраны сомы и дендритов. За счет «шипиков» воспринимающая поверхность нейрона значительно возрастает и может достигать 250 000 мкм (клетки Пуркинью). Двигательные пирамидные нейроны получают информацию практически от всех сенсорных систем, ряда подкорковых образований, от ассоциативных систем мозга. Если какой-либо «шипик» или группа «шипиков» длительное время перестает получать информацию, то они исчезают.

Аксон представляет собой вырост цитоплазмы, приспособленный для проведения информации, собранной дендритами, переработанной в нейроне и переданной аксону через *аксонный холмик* – место выхода аксона из нейрона. Аксон данной клетки имеет постоянный диаметр, в большинстве случаев одет в миелиновую оболочку, образованную из глии. Аксон имеет разветвленные окончания. В окончаниях находятся митохондрии и секреторные образования.

Типы нейронов. Строение нейронов в значительной мере соответствует их функциональному назначению. По строению нейроны делят на три типа: **униполярные, биполярные и мультиполярные.**

Истинно униполярные нейроны находятся только в мезэнцефалическом ядре тройничного нерва. Эти нейроны обеспечивают проприоцептивную чувствительность жевательных мышц. Другие униполярные нейроны называют **псевдоуниполярными**, на самом деле они имеют два отростка (один идет с периферии от рецепторов, другой – в структуры центральной нервной системы). Оба отростка сливаются вблизи тела клетки в единый отросток. Все эти клетки располагаются в сенсорных узлах: спинальных, тройничном и т. д. Они обеспечивают восприятие болевой, температурной, тактильной, проприоцептивной, барорецептивной, вибрационной чувствительности.

Биполярные нейроны имеют один аксон и один дендрит. Нейроны этого типа встречаются в основном в периферических частях зрительной, слуховой и обонятельной систем. Биполярные нейроны дендритом связаны с рецептором, аксоном – с нейроном следующего уровня организации соответствующей сенсорной системы.

Мультиполярные нейроны имеют несколько дендритов и один аксон. В настоящее время насчитывают до 60 различных вариантов строения этих нервных клеток, представляющих собой разновидности веретенообразных, звездчатых, корзинчатых и пирамидных нейронов.

Обмен веществ в нейроне. Необходимые питательные вещества и соли доставляются в нервную клетку в виде водных растворов. Продукты метаболизма также удаляются из нейрона в виде водных растворов.

Белки нейронов служат для пластических и информационных целей. В ядре нейрона содержится ДНК, в цитоплазме преобладает РНК. Последняя сосредоточена преимущественно в базофильном веществе. Интенсивность обмена белков в ядре выше, чем в цитоплазме. Скорость обновления белков в филогенетически более новых структурах нервной системы выше, чем в более старых. Скорость обмена

белков максимальна в сером веществе коры большого мозга, меньше – в мозжечке, минимальная – в спинном мозге.

Липиды нейронов служат энергетическим и пластическим материалом. Присутствие в миелиновой оболочке липидов обуславливает их высокое электрическое сопротивление, достигающее у некоторых нейронов 1000 Ом/см^2 поверхности. Обмен липидов в нервной клетке происходит медленно; возбуждение нейрона приводит к уменьшению количества липидов. Обычно после длительной умственной работы, при утомлении количество фосфолипидов в клетке уменьшается.

Углеводы нейронов являются основным источником энергии для них. Глюкоза, поступая в нервную клетку, превращается в гликоген, который при необходимости под влиянием ферментов самой клетки превращается вновь в глюкозу. Вследствие того, что запасы гликогена при работе нейрона не обеспечивают полностью его энергетические траты, источником энергии для нервной клетки служит глюкоза крови. Глюкоза расщепляется в нейроне аэробным и анаэробным путем. При этом распад этого энергетического субстрата происходит, преимущественно, аэробным путем, чем и объясняется высокая чувствительность нервных клеток к недостатку кислорода. Увеличение в крови адреналина, активная деятельность организма приводят к увеличению потребления углеводов. При наркозе потребление углеводов снижается.

В нервной ткани содержатся соли калия, натрия, кальция, магния и др. Среди катионов преобладают K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} ; из анионов – Cl^- , HCO_3^- . Кроме того, в нейроне имеются различные микроэлементы (например, медь и марганец). Количество микроэлементов в нейроне зависит от его функционального состояния. Так, при рефлекторном или кофеиновом возбуждении содержание меди, марганца в нейроне резко снижается.

Обмен энергии в нейроне в состоянии покоя и возбуждения различен. Об этом свидетельствует значение дыхательного коэффициента в клетке. В состоянии покоя он равен 0,8, а при возбуждении – 1,0. При возбуждении потребление кислорода возрастает на 100 %. После возбуждения количество нуклеиновых кислот в цитоплазме нейронов иногда уменьшается в 5 раз.

Собственные энергетические процессы нейрона (его сомы) тесно связаны с трофическими влияниями нейронов, что сказывается, прежде всего, на аксонах и дендритах. В то же время, нервные окончания аксонов оказывают трофические влияния на мышцу или клетки других органов. Так, нарушение иннервации мышцы приводит к ее атрофии, усилению распада белков, гибели мышечных волокон.

Классификация нейронов. Существует классификация нейронов, учитывающая химическую структуру выделяемых окончаниями их аксонов веществ: холинергические, пептидергические, норадреналинергические, дофаминергические, серотонинергические и др.

По чувствительности к действию раздражителей нейроны делят на моно-, би-, полисенсорные.

Моносенсорные нейроны. Располагаются чаще в первичных проекционных зонах коры и реагируют только на сигналы своей сенсорности. Например, значительная часть нейронов первичной зоны зрительной области коры большого мозга реагирует только на световое раздражение сетчатки глаза. Моносенсорные нейроны подразделяют функционально по их чувствительности к разным качествам одного раздражителя. Так, отдельные нейроны слуховой зоны коры большого мозга могут реагировать на предъявления тона 1000 Гц и не реагировать на тоны другой частоты. Они называются *мономодальными*. Нейроны, реагирующие на два разных тона, называются *бимодальными*, на три и более – *полимодальными*.

Бисенсорные нейроны. Чаще располагаются во вторичных зонах коры какого-либо анализатора и могут реагировать на сигналы как своей, так и другой сенсорности. Например, нейроны вторичной зоны зрительной области коры большого мозга реагируют на зрительные и слуховые раздражения.

Полисенсорные нейроны. Это чаще всего нейроны ассоциативных зон мозга; они способны реагировать на раздражение слуховой, зрительной, кожной и других рецептивных систем.

В разных отделах нервной системы существуют **молчащие нейроны**, которые генерируют импульсы (потенциалы действия) только в ответ на какое-либо раздражение. Однако около 3 % **корковых нейронов**, а также нейроны других отделов нервной системы являются **спонтанноактивными (фоновоактивными)**, т.е. проявляют импульсную активность в отсутствие внешних раздражителей (без синаптических влияний). Иногда нейроны этой группы называют **пейсмекерными**. Фоновоактивные нейроны могут генерировать импульсы:

- **непрерывно-аритмично** (с замедлением или учащением импульсации). Такие нейроны обеспечивают тонус нервных центров, поддерживают уровень возбуждения коры и других структур мозга. Любые, даже очень слабые сигналы изменяют частоту и характер импульсации этих нейронов. Число фоновоактивных нейронов увеличивается в состоянии бодрствования;

- **группами**, между которыми наступает период **молчания (пачечный тип** импульсной активности). Такой тип активности создает условия для проведения сигналов при снижении функциональных возможностей проводящих или воспринимающих структур мозга. Интервалы между пачками импульсов варьируют в пределах 15–120 мс;
- **апериодично**, т.е. продолжительность интервалов между одиночными импульсами и/или группами импульсов колеблется от 3 до 30 мс, а затем следует период молчания.

В подкорковых структурах и, прежде всего, в ретикулярной формации есть нейроны с устойчивой ритмической импульсной активностью, реализующейся при отсутствии каких-либо синаптических влияний. Это свойство, названное **пейсмекерным**, является в достаточной степени универсальным и встречается у нейронов животных различных эволюционных уровней.

Впервые спонтанную **пейсмекерную** активность нейронов описали в 1955 году А. Арванитаки и Н. Халазонитис. Как выяснилось в дальнейшем, способность к длительной ритмической активности у некоторых нейронов сохраняется в течение длительного времени после их полного выделения (изоляции от всех других клеток). Это однозначно указывает на эндогенную (внутреннюю) природу их импульсной активности, основанной на колебаниях проницаемости клеточной мембраны. В основе пейсмекерной активности нейронов лежат спонтанные колебания ионной проницаемости поверхностной мембраны под действием некоторых цитоплазматических процессов (например, изменения активности системы обмена циклических нуклеотидов). Запускать генерацию колебаний мембранного потенциала могут синаптические и внесинаптические влияния на нейрон. **Принципиально новое**, что вносит открытие пейсмекерной активности нейронов, заключается в следующем: **пейсмекерный потенциал превращает нейрон из сумматора синаптических потенциалов в генератор** (Греченко Т.Н., 1997). Собственно пейсмекерными потенциалами называют близкие к синусоидальным колебания с частотой 0,1–10 Гц и амплитудой 5–10 мВ. Именно эта категория эндогенных потенциалов, связанных с активным транспортом ионов, образует механизм внутреннего генератора нейрона, обеспечивающего периодическое достижение порога генерации потенциала действия в отсутствие внешнего источника возбуждения. По современным представлениям, пейсмекерная активность является компактным способом передачи внутри-

нейронной генетической информации другим (в том числе эффекторным) нейронам, обеспечивающим ответную реакцию. Установлено, что характеристики импульсной активности пейсмекерных нейронов модулируются при действии на мембрану сомы гормонов и других химических веществ (в том числе – медиаторов). Таким образом, создаются условия для интеграции генетических программ с текущей активностью и обеспечиваются широкие возможности приспособления наследственно фиксированных форм деятельности к потребностям организма.

Как известно, **амплитуда потенциалов действия**, генерируемых мембраной **нейрона**, **зависит**, прежде всего, от **состояния мембраны**, но не зависит от силы ее раздражения. Действующее раздражение, снижая заряд мембраны (деполяризуя мембрану) до критического уровня, запускает внутриклеточный механизм, который обеспечивает генерацию потенциала действия (т.е. нервного импульса) по закону «все или ничего». После генерации импульса нейрон находится в состоянии **рефрактерности** или **невозбудимости**. В этом состоянии нейрон неспособен генерировать импульс, невзирая на силу действующего раздражения. Время, в течение которого нейрон полностью невозбудим, называется **периодом абсолютной рефрактерности**. Затем клетка приобретает возможность отвечать на прилагаемые к ней раздражения, но ответные импульсы будут иметь меньшую амплитуду. Это – **период относительной рефрактерности**.

Разные нейроны имеют разную продолжительность периодов абсолютной и относительной рефрактерности. Так, у двигательных нейронов спинного мозга рефрактерность длится около 2 мс. Следовательно, максимальная частота их разрядов составляет 500–550 имп/с. Вставочные спинальные нейроны имеют частоту разрядов более 1000 имп/с, так как их рефрактерность менее 1 мс.

Функционально нейроны можно также разделить на три типа: *афферентные, интернейроны (вставочные), эфферентные*. Первые выполняют функцию получения и передачи информации в вышележащие структуры ЦНС, вторые – обеспечивают взаимодействие между нейронами ЦНС, третьи – передают информацию в нижележащие структуры ЦНС, в нервные узлы, лежащие за пределами ЦНС, и в органы организма.

Функции афферентных нейронов тесно связаны с функциями рецепторов.

2.1.2. Рецепторы. Рецепторный и генераторный потенциалы

Рецепторы представляют собой специализированные образования, воспринимающие определенные виды раздражений. Рецепторы обладают наибольшей чувствительностью к адекватным для них раздражениям. Рецепторы делят на четыре группы: механо-, термо-, хемо- и фоторецепторы. Каждую группу подразделяют на более узкие диапазоны рецепции. Например, зрительные рецепторы делятся на воспринимающие освещенность, цвет, слуховые – определенный тон, вкусовые – определенные вкусовые раздражения (соленое, сладкое, горькое) и т. д.

Рецепторный потенциал возникает при раздражении рецептора как результат деполяризации и повышения проводимости участка его мембраны, который называется *рецептивным*. Рецептивный участок мембраны имеет специфические свойства, в том числе биохимические, отличающие его от мембраны тела и аксона. Возникший в рецептивных участках мембраны рецепторный потенциал электротонически распространяется на аксонный холмик рецепторного нейрона, где возникает *генераторный потенциал*. Возникновение генераторного потенциала в области аксонного холмика объясняется тем, что этот участок нейрона имеет более низкие пороги возбуждения и потенциал действия в нем развивается раньше, чем в других частях мембраны нейрона. Чем выше генераторный потенциал, тем интенсивнее частота разрядов распространяющегося потенциала действия от аксона к другим отделам нервной системы. Следовательно, частота разрядов рецепторного нейрона зависит от амплитуды генераторного потенциала.

Рецепторные нейроны различаются по скорости уменьшения их реакции (адаптации) на длящуюся стимуляцию. Рецепторные нейроны, медленно адаптирующиеся к раздражению, т. е. длительное время генерирующие потенциалы действия, называются *тоническими*. Рецепторы, быстро и коротко реагирующие на стимуляцию группой импульсов, называются *фазическими*.

Таким образом, реакция рецепторного нейрона, предназначенного для передачи информации из области восприятия, имеет 5 стадий:

- 1) преобразование сигнала внешнего раздражения;
- 2) генерация рецепторного потенциала;
- 3) распространение рецепторного потенциала по нейрону;
- 4) возникновение генераторного потенциала;
- 5) генерация нервного импульса.

2.1.3. Аfferентные нейроны, их функции

Аfferентные нейроны – нейроны, воспринимающие информацию. Как правило, аfferентные нейроны имеют большую разветвленную сеть. Это характерно для всех уровней ЦНС. В задних рогах спинного мозга аfferентными являются чувствительные нейроны малых размеров с большим числом дендритных отростков, в то время как в передних рогах спинного мозга аfferентные нейроны имеют тело большого размера, более грубые, менее ветвящиеся отростки. Эти различия нарастают по мере изменения уровня ЦНС к продолговатому, среднему, промежуточному, конечному мозгу. Наибольшие различия аfferентных и аfferентных нейронов отмечаются в коре большого мозга.

2.1.4. Вставочные нейроны, их роль в формировании нейронных сетей

Вставочные нейроны, или интернейроны, обрабатывают информацию, получаемую от аfferентных нейронов, и передают ее на другие вставочные или на аfferентные нейроны.

Область влияния вставочных нейронов определяется их собственным строением (длина аксона, число коллатералей аксонов). Вставочные нейроны, как правило, имеют аксоны, терминалы которых заканчиваются на нейронах своего же центра, обеспечивая их интеграцию. Одни вставочные нейроны получают информацию от нейронов других центров и затем распространяют эту информацию на нейроны своего центра. Это обеспечивает усиление влияния сигнала за счет его повторения в параллельных путях и удлиняет время сохранения информации в центре. В итоге центр, куда пришел сигнал, повышает надежность воздействия на исполнительную структуру. Другие вставочные нейроны получают сигнал от коллатералей аfferентных нейронов своего же центра и затем передают эту информацию назад в свой же центр, образуя обратные связи. Так организуются реверберирующие сети, позволяющие длительно сохранять информацию в нервном центре.

Вставочные нейроны могут быть возбуждающими или тормозными. Активация *возбуждающих вставочных нейронов* в новой коре облегчает передачу информации с одной группы нейронов в другую. Это происходит за счет «медленных» пирамидных нейронов, способных к длительной тонической активации и поэтому передающих сигналы достаточно медленно и длительно. Одновременно эти же вставочные нейроны своими коллатеральями активируют и «быстрые» пирамидные

нейроны, которые разряжаются фазически коротким залпом. Усиление активности «медленных» нейронов усиливает реакцию «быстрых», в то же время «быстрые» нейроны тормозят работу «медленных». *Тормозные вставочные нейроны* возбуждаются прямыми сигналами, идущими в их собственный центр, или сигналами, идущими из того же центра, но по обратным связям. Прямое возбуждение тормозящих вставочных нейронов характерно для промежуточных центров афферентных спиноцеребральных путей. Для двигательных центров коры и спинного мозга характерно возбуждение вставочных нейронов за счет обратных связей.

2.1.5. Эфферентные нейроны

Эфферентные нейроны нервной системы – это нейроны, передающие информацию от нервного центра к исполнительным органам или другим центрам нервной системы. Например, эфферентные нейроны двигательной зоны коры большого мозга – пирамидные клетки, посылают импульсы к мотонейронам передних рогов спинного мозга, т. е. они являются эфферентными для этого отдела коры большого мозга. В свою очередь, мотонейроны спинного мозга являются эфферентными для его передних рогов и посылают сигналы к мышцам. Основной особенностью эфферентных нейронов является наличие длинного аксона, обладающего большой скоростью проведения возбуждения.

Эфферентные нейроны разных отделов коры больших полушарий связывают между собой эти отделы по аркуатным связям. Такие связи обеспечивают внутрислоушарные и межполушарные отношения, формирующие функциональное состояние мозга в динамике обучения, утомления, при распознавании образов и т. д. Все нисходящие пути спинного мозга (пирамидный, руброспинальный, ретикулоспинальный и т. д.) образованы аксонами эфферентных нейронов соответствующих отделов центральной нервной системы.

Нейроны автономной нервной системы, например, ядер блуждающего нерва, боковых рогов спинного мозга также относят к эфферентным.

Нейроглия

Нейроглия, или **глия**, – совокупность клеточных элементов нервной ткани, образованная специализированными клетками различной формы. Она обнаружена Р. Вирховым и названа им нейроглией, что означает «нервный клей». Клетки нейроглии заполняют пространства между нейронами, составляя 40 % от объема мозга. Глиальные клетки

по размеру в 3-4 раза меньше, чем нервные; число их в ЦНС млекопитающих достигает 140 млрд. С возрастом у человека в мозге число нейронов уменьшается, а число глиальных клеток увеличивается.

Различают несколько видов нейроглии, каждая из которых образована клетками определенного типа: астроциты, олигодендроциты, микроглиоциты (табл. 3).

Астроциты представляют собой многоотростчатые клетки с ядрами овальной формы и небольшим количеством хроматина. Размеры астроцитов 7–25 мкм. Астроциты располагаются, главным образом, в сером веществе мозга. Ядра астроцитов содержат ДНК, протоплазма имеет пластинчатый комплекс, центриолы, митохондрии. Считают, что астроциты служат **опорой** нейронов, обеспечивают **репаративные процессы** нервных стволов, **изолируют** нервное волокно, участвуют в **метаболизме** нейронов.

Таблица 3

Количество глиальных элементов в структурах мозга, %
(цит. по: Покровский В.М., Коротко Г.Ф., 2003).

Виды глиальных клеток	Кора большого мозга	Мозолистое тело	Ствол мозга
Астроциты	61,5	54	30
Олигодендроциты	29	40	62
Микроциты	9,5	6	8

Отростки астроцитов образуют «ножки», окутывающие капилляры, практически полностью покрывая их. В итоге между нейронами и капиллярами располагаются только астроциты. Видимо, они обеспечивают транспорт веществ из крови в нейрон и обратно. Астроциты образуют мостики между капиллярами и эпендимой, выстилающей полости желудочков мозга. Считают, что таким образом обеспечивается обмен между кровью и цереброспинальной жидкостью желудочков мозга, т. е. астроциты выполняют **транспортную функцию**.

Олигодендроциты – клетки, имеющие малое количество отростков. Они меньше по размеру, чем астроциты. В коре большого мозга количество олигодендроцитов возрастает от верхних слоев к нижним. В подкорковых структурах, в стволе мозга олигодендроцитов больше, чем в коре. Олигодендроциты участвуют в **миелинизации** аксонов (поэтому их больше в белом веществе мозга), в **метаболизме** нейронов, а также **трофике** нейронов.

Микроглия представлена самыми мелкими многоотростчатыми клетками глии, относящимися к блуждающим клеткам. Микроглиальные клетки способны к **фагоцитозу**.

Одной из особенностей глиальных клеток является их способность к изменению размеров. Это свойство было обнаружено в культуре ткани при помощи киносъемки. Изменение размера глиальных клеток носит ритмический характер: фаза сокращения составляет 90 с, расслабления – 240 с, т. е. это очень медленный процесс. Частота «пульсации» варьирует от 2 до 20 в час. «Пульсация» происходит в виде ритмического уменьшения объема клетки. Отростки клетки набухают, но не укорачиваются. «Пульсация» усиливается при электрической стимуляции глии; латентный период в этом случае весьма большой – около 4 мин. Глиальная активность изменяется под влиянием различных биологически активных веществ: серотонин вызывает уменьшение «пульсации» олигодендроглиозитов, норадреналин – усиление. Физиологическая роль «пульсации» глиальных клеток мало изучена, но считают, что она проталкивает аксоплазму нейрона и влияет на ток жидкости в межклеточном пространстве.

Нормальные физиологические процессы в нервной системе во многом зависят от **степени миелинизации** волокон нервных клеток. В ЦНС миелинизация обеспечивается **олигодендроцитами**, а в периферической нервной системе – **леммоцитами** (шванновские клетки).

Глиальные клетки не обладают импульсной активностью, подобно нервным, однако мембрана глиальных клеток имеет заряд, формирующий мембранный потенциал, который отличается большой инертностью. Изменения мембранного потенциала медленны, зависят от активности нервной системы, обусловлены не синаптическими влияниями, а изменениями химического состава межклеточной среды. Мембранный потенциал нейроглии равен 70-90 мВ.

Глиальные клетки способны к передаче возбуждения, распространение которого от одной клетки к другой идет с декрементом. При расстоянии между раздражающим и регистрирующим электродами 50 мкм распространение возбуждения достигает точки регистрации за 30–60 мс. Распространению возбуждения между глиальными клетками способствуют специальные щелевые контакты их мембран. Эти контакты обладают пониженным сопротивлением и создают условия для электротонического распространения тока от одной глиальной клетки к другой.

Вследствие того, что нейроглия очень тесно контактирует с нейронами, процессы возбуждения нервных элементов сказываются на электрических явлениях глиальных элементов. Это влияние может быть обусловлено тем, что мембранный потенциал нейроглии зависит

от концентрации ионов K^+ в окружающей среде. Во время возбуждения нейрона и реполяризации его мембраны вход ионов K^+ в нейрон усиливается, что значительно изменяет его концентрацию вокруг нейроглии и приводит к деполяризации ее клеточных мембран.

2.1.6. Проведение возбуждения по нервам

Основной функцией аксонов является проведение импульсов, возникающих в нейроне. Аксоны могут быть покрыты миелиновой оболочкой (**миелиновые волокна**) или лишены ее (**безмиелиновые волокна**). Миелиновые волокна чаще встречаются в двигательных нервах, безмиелиновые преобладают в автономной (вегетативной) нервной системе.

Отдельное миелиновое нервное волокно состоит из осевого цилиндра, покрытого миелиновой оболочкой, образованной шванновскими клетками. Осевой цилиндр имеет мембрану и аксоплазму. Миелиновая оболочка является продуктом деятельности шванновской клетки и состоит на 80 % из липидов, обладающих высоким омическим сопротивлением, и на 20 % из белка. Миелиновая оболочка не покрывает сплошным покровом осевой цилиндр, а прерывается, оставляя открытые участки осевого цилиндра, называемые узловыми перехватами (**перехваты Ранвье**). Длина участков между этими перехватами различна и зависит от толщины нервного волокна: чем оно толще, тем длиннее расстояние между перехватами (рис. 15).

Безмиелиновые нервные волокна покрыты только шванновской оболочкой. Проведение возбуждения в безмиелиновых волокнах отличается от такового в миелиновых волокнах благодаря разному строению оболочек. В безмиелиновых волокнах возбуждение постепенно охватывает соседние участки мембраны осевого цилиндра и так распространяется до конца аксона. Скорость распространения возбуждения по волокну определяется его диаметром.

В нервных безмиелиновых волокнах, где процессы метаболизма не обеспечивают быструю компенсацию расхода энергии на возбуждение, распространение этого возбуждения идет с постепенным ослаблением – с декрементом. Декрементное проведение возбуждения характерно для низкоорганизованной нервной системы.

У высших животных, благодаря наличию миелиновой оболочки и совершенства метаболизма в нервном волокне возбуждение проходит, не затухая, бездекрементно. Этому способствуют наличие на всем протяжении мембраны волокна равного заряда и быстрое его восстановление после прохождения возбуждения.

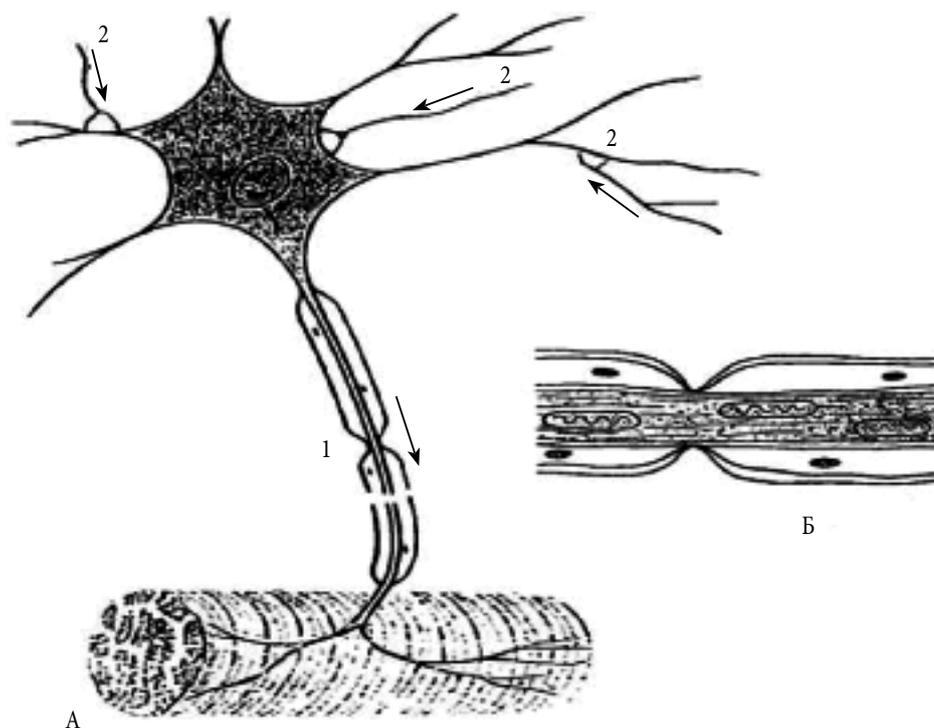


Рис. 15. Строение нейрона и миелинового нервного волокна
(цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

А – нейромоторная единица: 1 – узловой перехват (перехват Ранвье); 2 – синапс;

Б – участок нервного волокна с узловым перехватом.

Стрелками указано направление распространения возбуждения

В миелиновых волокнах возбуждение охватывает только участки узловых перехватов, т. е. минует зоны, покрытые миелином. Такое проведение возбуждения по волокну называется **сальтаторным** (скачкообразным). В узловых перехватах количество натриевых каналов достигает 12 000 на 1 мкм, что значительно больше, чем в любом другом участке волокна. В результате узловые перехваты являются наиболее возбудимыми и обеспечивают большую скорость проведения возбуждения. Время проведения возбуждения по миелиновому волокну обратно пропорционально длине между перехватами.

Проведение возбуждения по нервному волокну не нарушается в течение длительного (многочасового) времени. Это свидетельствует о малой утомляемости нервного волокна. Считают, что нервное волокно относительно неутомляемо вследствие того, что процессы ресинтеза энергии в нем идут с достаточно большой скоростью и успевают восстановить траты энергии, происходящие при прохождении возбуждения.

В момент возбуждения энергия нервного волокна тратится на работу натрий-калиевого насоса. Особенно большие траты энергии происходят в перехватах Ранвье вследствие большой плотности здесь натрий-калиевых каналов.

В 1937 году Дж. Эрлангер и Х. Гассер впервые классифицировали нервные волокна по скорости проведения возбуждения. Различная скорость проведения возбуждения по волокнам смешанного нерва выявляется при использовании внеклеточного электрода. Потенциалы волокон, проводящих возбуждение с неодинаковой скоростью, регистрируются отдельно (рис. 16).

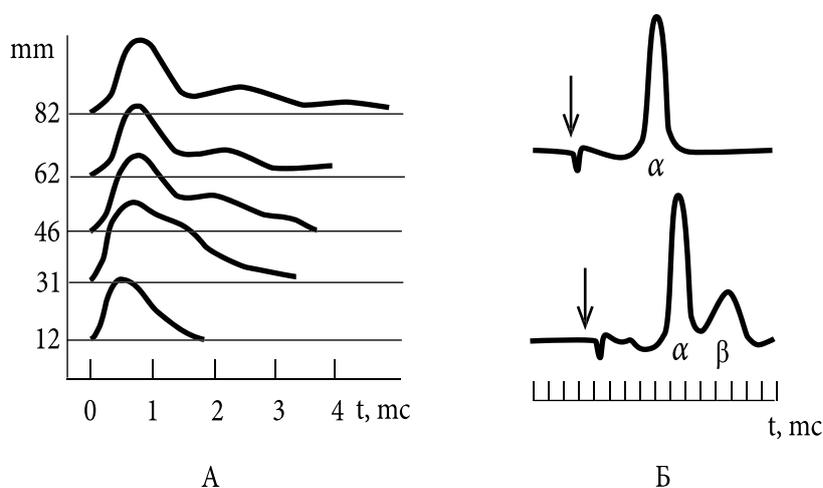


Рис. 16. Выделение потенциалов действия разных групп волокон из общего тока действия седалищного нерва (по Д. Эрлангеру и Х. Гассеру; цит. по: Покровский В.М., Коротько Г.Ф., 2003)

А – расщепление суммарного потенциала возбуждения нервного ствола (цифры слева – расстояние отводящих электродов от места раздражения в мм);
 Б – появление дополнительного пика группы волокон низкой возбудимости в результате увеличения силы (а – слабое, б – сильное) раздражения нерва.
 Стрелками обозначен момент раздражения,
 α , β – потенциалы волокон высокой и низкой скорости проведения возбуждения

В зависимости от скорости проведения возбуждения нервные волокна делят на три типа: А, В, С. В свою очередь, волокна типа А подразделяют на четыре группы: A_α , A_β , A_γ , A_δ . Наибольшей скоростью проведения (до 120 м/с) обладают волокна группы A_α , которую составляют волокна диаметром 12–22 мкм. Другие имеют меньший диаметр, проведение возбуждения по ним происходит с меньшей скоростью (табл. 4).

Нервный ствол образован большим числом волокон, однако возбуждение, идущее по каждому из них, не передается на соседние. Эта особенность проведения возбуждения по нерву носит название **закона изолированного проведения возбуждения** по отдельному нервному волокну. Возможность такого проведения имеет большое физиологическое значение, так как обеспечивает, например, изолированность сокращения каждой нейромоторной единицы.

Таблица 4

Скорость проведения возбуждения по нервным волокнам
(цит. по: Покровский В.М., Коротко Г.Ф., 2003)

Группа волокон	Диаметр волокна, мкм	Скорость проведения, м/с
A		
A α	12–22	70–120
A β	8–12	40–70
A γ	4–8	15–40
A δ	1–4	5–15
B	1–3	3–14
C	0,5–1,0	0,5–2

Способность нервного волокна к изолированному проведению возбуждения обусловлена наличием оболочек и тем, что сопротивление жидкости, заполняющей межволоконные пространства, значительно ниже, чем сопротивление мембраны волокна. Поэтому ток, выйдя из возбужденного волокна, шунтируется в жидкости и оказывается слабым для возбуждения соседних волокон. Необходимым условием проведения возбуждения в нерве является не просто его анатомическая непрерывность, но и физиологическая целостность. В любом металлическом проводнике электрический ток будет течь до тех пор, пока проводник сохраняет физическую непрерывность. Для нервного «проводника» этого условия недостаточно: нервное волокно должно сохранять также физиологическую целостность. Если нарушить свойства мембраны волокна (перевязка, блокада новокаином, аммиаком и др.), проведение возбуждения по волокну прекращается. Другим свойством, характерным для проведения возбуждения по нервному волокну, является способность к двустороннему проведению. Нанесение раздражения между двумя отводящими электродами на поверхности волокна вызовет электрические потенциалы под каждым из них.

2.2. Физиология синапсов

Синапсами называются контакты, которые устанавливают нейроны как самостоятельные образования. Синапс представляет собой сложную структуру и состоит из пресинаптической части (окончание аксона, передающее сигнал), синаптической щели и постсинаптической части (структура воспринимающей клетки).

2.2.1. Классификация синапсов

Синапсы классифицируются по местоположению, характеру действия, способу передачи сигнала.

По местоположению выделяют нервно-мышечные синапсы и нейрональные, последние, в свою очередь, делятся на аксо-соматические, аксоаксональные, аксодендритические, дендросоматические.

По характеру действия на воспринимающую структуру синапсы могут быть возбуждающими и тормозящими.

По способу передачи сигнала синапсы делятся на электрические, химические, смешанные.

2.2.2. Характер взаимодействия нейронов

Определяется способом этого взаимодействия: дистантное, смежное, контактное.

Дистантное взаимодействие может быть обеспечено двумя нейронами, расположенными в разных структурах организма. Например, в клетках ряда структур мозга образуются нейрогормоны, которые гуморальным путем способны воздействовать на нейроны других отделов.

Смежное взаимодействие нейронов осуществляется в случае, когда мембраны нейронов разделены только межклеточным пространством. Обычно такое взаимодействие имеется там, где между мембранами нейронов нет глиальных клеток. Такая смежность характерна для аксонов обонятельного нерва, параллельных волокон мозжечка и т. д. Считают, что смежное взаимодействие обеспечивает участие соседних нейронов в выполнении единой функции. Это происходит, в частности, потому, что метаболиты, продукты активности нейрона, попадая в межклеточное пространство, влияют на соседние нейроны. Смежное взаимодействие может в ряде случаев обеспечивать передачу электрической информации от нейрона к нейрону.

Контактное взаимодействие обусловлено специфическими контактами мембран нейронов, которые образуют так называемые электрические и химические синапсы.

Электрические синапсы. Морфологически представляют собой слияние или сближение участков мембран. В последнем случае синаптическая щель не сплошная, а прерывается мостиками полного контакта. Эти мостики образуют повторяющуюся ячеистую структуру синапса, причем ячейки ограничены участками сближенных мембран, расстояние между которыми в синапсах млекопитающих 0,15–0,20 нм. В участках слияния мембран находятся каналы, через которые клетки могут обмениваться некоторыми продуктами. Кроме описанных ячеистых синапсов, среди электрических синапсов различают другие – в форме сплошной щели; площадь каждого из них достигает 1000 мкм, как, например, между нейронами ресничного ганглия.

Электрические синапсы способны к одностороннему проведению возбуждения. Это можно доказать путем регистрации электрического потенциала на синапсе: при раздражении афферентных путей мембрана синапса деполяризуется, а при раздражении эфферентных волокон – гиперполяризуется. Оказалось, что синапсы нейронов с одинаковой функцией обладают двусторонним проведением возбуждения (например, синапсы между двумя чувствительными клетками), а синапсы между разнофункциональными нейронами (сенсорные и моторные) обладают односторонним проведением. Функции электрических синапсов заключаются, прежде всего, в обеспечении срочных реакций организма. Этим, видимо, объясняется расположение их у животных в структурах, обеспечивающих реакцию бегства, спасения от опасности и т. д.

Электрический синапс сравнительно мало утомляем, устойчив к изменениям внешней и внутренней среды. Видимо, эти качества, наряду с быстродействием, обеспечивают высокую надежность его функционирования.

Химические синапсы. Структурно представлены пресинаптической частью, синаптической щелью и постсинаптической частью. Пресинаптическая часть химического синапса образуется расширением аксона по его ходу или окончанию. В пресинаптической части имеются агранулярные и гранулярные пузырьки. Пузырьки (кванты) содержат медиатор. В пресинаптическом расширении находятся митохондрии, обеспечивающие синтез медиатора, гранулы гликогена и др. При многократном раздражении пресинаптического окончания запасы медиатора

в синаптических пузырьках истощаются. Считают, что мелкие гранулярные пузырьки содержат норадреналин, крупные – другие катехоламины. Агранулярные пузырьки содержат ацетилхолин. Медиаторами возбуждения могут быть также производные глутаминовой и аспарагиновой кислот.

Синаптические контакты могут быть между аксоном и дендритом (аксодендритические), аксоном и сомой клетки (аксосоматические), аксонами (аксоаксональные), дендритами (дендродендритические), дендритами и сомой клетки.

Действие медиатора на постсинаптическую мембрану заключается в повышении ее проницаемости для ионов Na^+ . Возникновение потока ионов Na^+ из синаптической щели через постсинаптическую мембрану ведет к ее деполяризации и вызывает генерацию **возбуждающего постсинаптического потенциала** (ВПСП).

Для синапсов с химическим способом передачи возбуждения характерны **синаптическая задержка проведения возбуждения** продолжительностью около 0,5 мс и развитие **постсинаптического потенциала** (ПСП) в ответ на пресинаптический импульс. Этот потенциал при возбуждении проявляется в деполяризации постсинаптической мембраны, а при торможении – в гиперполяризации ее, в результате чего развивается **тормозной постсинаптический потенциал** (ТПСП). При возбуждении проводимость постсинаптической мембраны увеличивается.

При действии в синапсах ацетилхолина, норадреналина, дофамина, серотонина, глутаминовой кислоты, вещества Р в нейронах возникает ВПСП.

При наличии в синапсах в качестве медиатора глицина, гамма-аминомасляной кислоты возникает ТПСП. Последний может развиваться и под действием медиаторов, вызывающих ВПСП, но в этих случаях медиатор вызывает переход постсинаптической мембраны в состояние гиперполяризации.

При распространении возбуждения через химический синапс нервный импульс, достигший пресинаптической части, полностью гасится в синаптической щели. Этот процесс сопровождается физиологическими изменениями пресинаптической части мембраны, в результате которых у ее поверхности скапливаются синаптические пузырьки, изливающие медиатор в синаптическую щель (рис. 17).

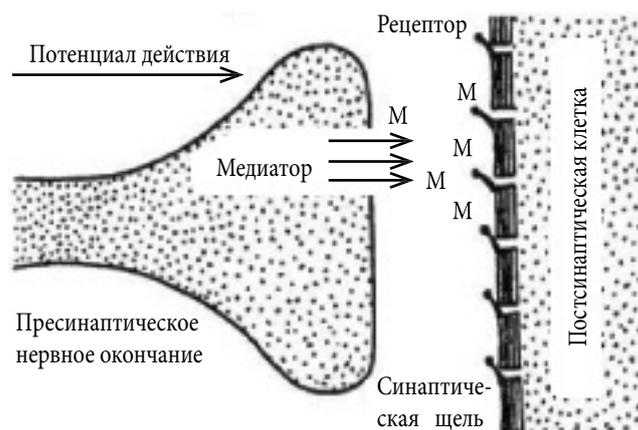


Рис. 17. Схема химической синаптической передачи
(цит. по: Ноздрачев А.Д., 2001)

Переход медиатора в синаптическую щель осуществляется путем экзоцитоза: пузырек с медиатором соприкасается и сливается с пресинаптической мембраной, затем открывается выход в синаптическую щель и в нее попадает медиатор. В состоянии покоя медиатор в малом количестве постоянно проникает в синаптическую щель. Под влиянием пришедшего возбуждения количество медиатора резко возрастает. Затем медиатор перемещается к постсинаптической мембране, действует на специфические для него рецепторы и образует на мембране комплекс медиатор–рецептор. Данный комплекс изменяет проницаемость мембраны для ионов K^+ и Na^+ , в результате чего изменяется ее потенциал покоя.

В зависимости от природы медиатора, потенциал покоя постсинаптической мембраны может снижаться (деполяризация), что характерно для возбуждения, или повышаться (гиперполяризация), что типично для торможения. Величина ВПСП зависит от количества выделившегося медиатора и может составлять 0,12–5,0 мВ. Под влиянием ВПСП деполяризуются соседние с синапсом участки мембраны, затем деполяризация достигает аксонного холмика нейрона, где возникает возбуждение, распространяющееся на аксон.

В тормозных синапсах процесс развивается следующим образом: аксонное окончание синапса деполяризуется, что приводит к появлению слабых электрических токов, вызывающих мобилизацию и выделение в синаптическую щель специфического тормозного медиатора. Он изменяет ионную проницаемость постсинаптической мембраны таким образом, что в ней открываются поры диаметром около 0,5 нм. Эти поры не пропускают ионы Na^+ (что вызвало бы деполяризацию мембраны), но пропускают ионы K^+ из клетки наружу, в результате

чего происходит гиперполяризация постсинаптической мембраны. Такое изменение потенциала мембраны вызывает развитие ТПСР. Его появление связывают с выделением в синаптическую щель специфического медиатора. В синапсах разных нервных структур роль тормозного медиатора могут выполнять различные вещества. В ЦНС высших животных роль тормозного медиатора выполняют гамма-аминомасляная кислота, глицин. Механизм и последовательность вышеописанных процессов химической передачи импульсов в межнейронных синапсах представлены на рис. 18.

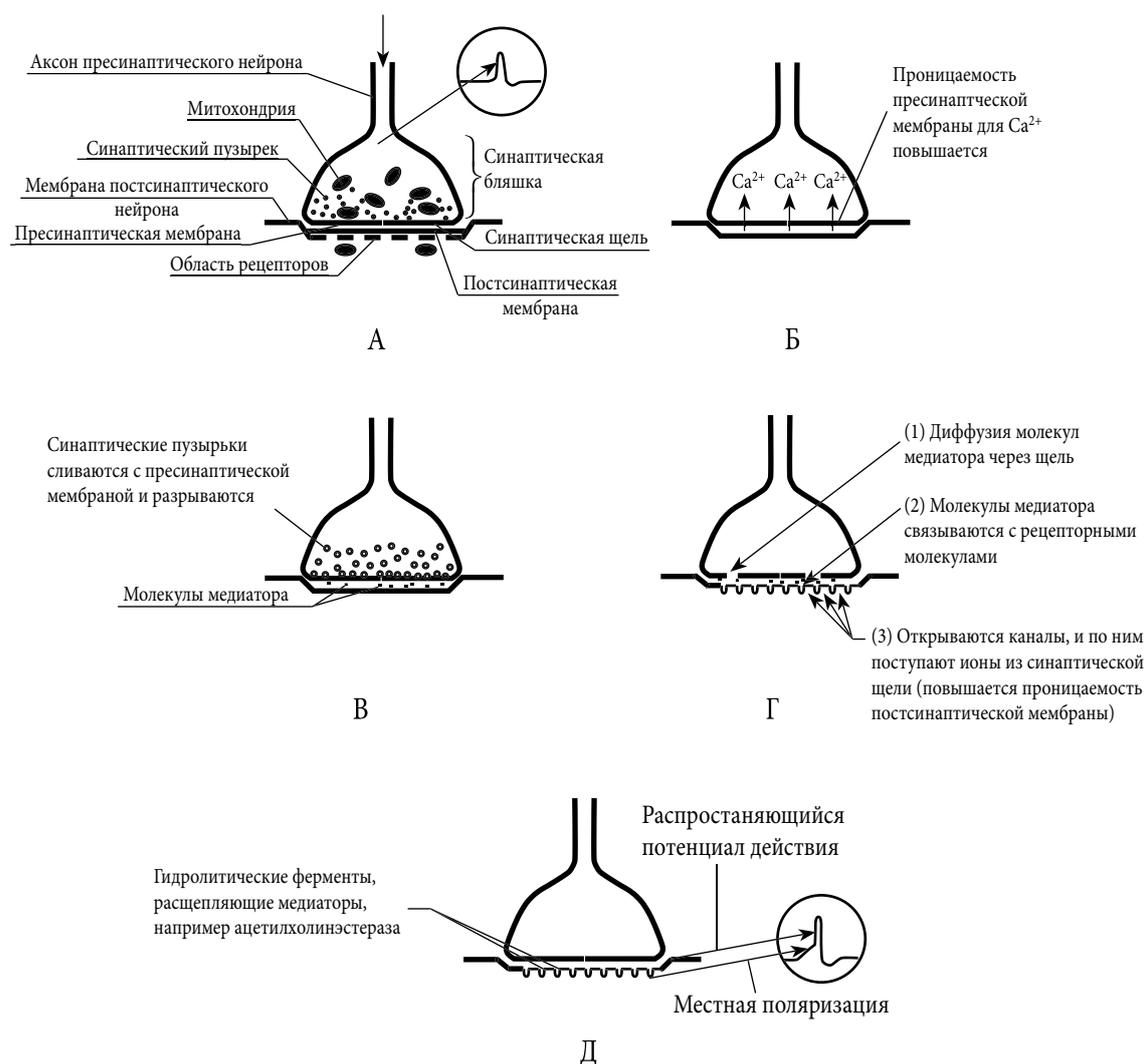


Рис. 18. Механизм химической передачи импульсов в межнейронном синапсе (цит. по: Ноздрачев А.Д., 2001)

А—Д – последовательные этапы процесса

Нервно-мышечные синапсы обеспечивают проведение возбуждения с нервного волокна на мышечное благодаря медиатору ацетил-

холин, который при возбуждении нервного окончания переходит в синаптическую щель и действует на концевую пластинку мышечного волокна. Следовательно, как и *межнейронный синапс*, нервно-мышечный синапс имеет пресинаптическую часть, принадлежащую нервному окончанию, синаптическую щель, постсинаптическую часть (концевая пластинка), принадлежащую мышечному волокну.

В пресинаптической терминали образуется и скапливается в виде пузырьков ацетилхолин. При возбуждении пресинаптической части синапса электрическим импульсом, идущим по аксону, ее мембрана становится проницаемой для ацетилхолина. Это становится возможным благодаря тому, что в результате деполяризации пресинаптической мембраны открываются ее кальциевые каналы. Ионы Ca^{2+} входят в пресинаптическую часть синапса из синаптической щели. Ацетилхолин высвобождается и проникает в синаптическую щель. Здесь он взаимодействует со своими рецепторами постсинаптической мембраны, принадлежащей мышечному волокну. Активация рецепторов приводит к открытию соответствующих ионных каналов, встроенных в липидный бислой мембраны. Через открытый канал внутрь мышечной клетки проникают ионы Na^+ , что приводит к деполяризации мембраны мышечной клетки, в результате развивается так называемый потенциал концевой пластинки (ПКП). Он вызывает генерацию потенциала действия мышечного волокна.

Нервно-мышечный синапс передает возбуждение в одном направлении: от нервного окончания к постсинаптической мембране мышечного волокна, что обусловлено наличием химического звена в механизме нервно-мышечной передачи. Скорость проведения возбуждения через синапс намного меньше, чем по нервному волокну, так как здесь тратится время на активацию пресинаптической мембраны, переход через нее кальция, выделение ацетилхолина в синаптическую щель, деполяризацию постсинаптической мембраны, развитие ПКП.

Для синаптической передачи нервных импульсов характерны следующие свойства:

- 1) наличие медиатора в пресинаптической части синапса;
- 2) относительная медиаторная специфичность синапса, т. е. каждый синапс имеет свой доминирующий медиатор;
- 3) переход постсинаптической мембраны под влиянием медиаторов в состояние де- или гиперполяризации;
- 4) возможность действия специфических блокирующих агентов на рецептирующие структуры постсинаптической мембраны;

- 5) увеличение длительности постсинаптического потенциала мембраны при подавлении действия ферментов, разрушающих синаптической медиатор;
- 6) развитие в постсинаптической мембране ПСП из миниатюрных потенциалов, обусловленных квантами медиатора;
- 7) зависимость длительности активной фазы действия медиатора в синапсе от свойств медиатора;
- 8) односторонность проведения возбуждения;
9. наличие хемочувствительных рецепторуправляемых каналов в постсинаптической мембране;
10. увеличение выделения квантов медиатора в синаптическую щель пропорционально частоте приходящих по аксону импульсов;
11. зависимость увеличения эффективности синаптической передачи от частоты использования синапса («**эффект тренировки**»);
12. утомляемость синапса, развивающаяся в результате длительной высокочастотной его стимуляции. В этом случае утомление может быть обусловлено истощением и несвоевременным синтезом медиатора в пресинаптической части синапса или глубокой, стойкой деполяризацией постсинаптической мембраны (**пессимальное торможение**).

Перечисленные свойства относятся к химическим синапсам. Электрические синапсы имеют некоторые особенности, а именно: малую задержку проведения возбуждения; возникновение деполяризации как в пре-, так и в постсинаптической частях синапса; наличие большей площади синаптической щели в электрическом синапсе, чем в химическом.

Синаптические медиаторы являются веществами, которые имеют специфические инактиваторы. Например, ацетилхолин инактивирует ацетилхолинэстераза, норадреналин – моноаминоксидаза, катехолометилтрансфераза. Неиспользованный медиатор и его фрагменты подвергаются обратному захвату в пресинаптическую часть синапса.

Ряд биологически активных веществ крови могут изменять состояние синапса. Так, простагландины тормозят секрецию медиатора в синапсе. Другие вещества, называемые блокаторами хеморецепторных каналов, прекращают передачу в синапсах. Ботулинический токсин, марганец блокируют секрецию медиатора в нервно-мышечном синапсе, в тормозных синапсах ЦНС. Тубокурарин, атропин, стрихнин, пенициллин, пикротоксин блокируют постсинаптические рецепторы, в результате чего не происходит образования комплекса медиатор-рецептор. Известны вещества, которые блокируют системы, разрушаю-

щие медиаторы. К ним относят эзерин, фосфорорганические соединения. В нервно-мышечном синапсе в норме ацетилхолин действует на синаптическую мембрану короткое время (1–2 мс), так как быстро начинает разрушаться ацетилхолинэстеразой. Когда этого не происходит и ацетилхолин не разрушается на протяжении сотни миллисекунд, его действие на постсинаптическую мембрану прекращается и мембрана не деполяризуется, а гиперполяризуется, и возбуждение через этот синапс блокируется.

Блокада нервно-мышечной передачи может быть вызвана следующими способами:

- 1) действие местноанестезирующих веществ, которые блокируют возбуждение в пресинаптической части;
- 2) блокада высвобождения медиатора в пресинаптической части (ботулинический токсин);
- 3) нарушение синтеза медиатора (при действии гемихолина);
- 4) блокада рецепторов ацетилхолина (при действии бунгаротоксина);
- 5) вытеснение ацетилхолина из рецепторов (при действии кураре);
- 6) инактивация постсинаптической мембраны сукцинилхолином, декаметонием и др.;
- 7) угнетение холинэстеразы, что приводит к длительному сохранению ацетилхолина и вызывает глубокую деполяризацию и инактивацию рецепторов синапсов. Такой эффект наблюдается при действии фосфорорганических соединений.

Специально для снижения тонуса мышц, особенно при операциях, используют блокаду нервно-мышечной передачи миорелаксантами; деполяризующие мышечные релаксанты действуют на рецепторы субсинаптической мембраны (сукцинилхолин и др.), недеполяризующие мышечные релаксанты, устраняют действие ацетилхолина на мембрану по конкурентному принципу (препараты группы кураре).

ГЛАВА 3. СТРУКТУРНО–ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

По функциональному признаку нервную систему принято разделять на две специализированные части – **соматическую и вегетативную**:



Основные функции соматической части нервной системы – регуляция **работы скелетной мускулатуры и связь организма с внешней средой**.

Вегетативная – регулирует обмен веществ и работу внутренних органов: работу сердца, перистальтические сокращения кишечника, секрецию различных желез и т.д. Обе они функционируют в тесном взаимодействии, однако вегетативная нервная система обладает некоторой самостоятельностью (автономностью), управляя многими непроизвольными функциями.

В структурном отношении нервную систему делят на **периферическую и центральную**. Периферическая часть представляет собой совокупность 12 пар черепно-мозговых и 31 пары спинномозговых нервов с их чувствительными и эффекторными нервными окончаниями. Основной функцией является обеспечение двусторонних информационных связей между центральной нервной системой, с одной стороны, и внутренним и внешним пространствами организма – с другой.

Центральная нервная система – это совокупность нервных образований спинного и головного мозга, обеспечивающих восприятие, обработку, передачу, хранение и воспроизведение информации с целью адекватного взаимодействия организма с изменяющейся внешней

средой и организации оптимального функционирования органов, систем органов и организма в целом.

Центральная нервная система высших животных и человека представлена **спинным мозгом**, состоящим из последовательно расположенных 31 сегмента, и **головным мозгом**, образованным продолговатым мозгом, варолиевым мостом, средним мозгом (они входят в состав ствола мозга), мозжечком, промежуточным мозгом, базальными ганглиями и корой больших полушарий. Каждая из этих структур имеет морфологическую и функциональную специфику. Но наряду с этим, у всех этих структур нервной системы есть **ряд общих свойств** и функций. К ним относятся:

- **нейронное строение;**
- электрическая или химическая **синаптическая связь между нейронами;**
- образование **локальных сетей из нейронов**, реализующих специфическую функцию;
- **множественность** прямых и обратных **связей** между структурами;
- способность нейронов всех структур к восприятию, обработке, передаче и хранению информации;
- **преобладание** числа **информационных входов** над числом выходов;
- способность к параллельной обработке разной информации;
- способность к саморегуляции;
- функционирование на основе **рефлекторного доминантного принципа.**

3.1. Спинной мозг

3.1.1. Внешнее строение спинного мозга

Спинной мозг представляет собой уплощенный тяж, расположенный в позвоночном канале. В зависимости от параметров тела человека его длина составляет 41–45 см, средний диаметр 0,48–0,84 см, вес около 34–38 г. В центре спинного мозга проходит спинномозговой канал, заполненный ликвором, а передней и задней срединными бороздами спинной мозг разделен на две симметричные половины.

В верхней части спинной мозг переходит в головной мозг, а внизу оканчивается **мозговым конусом**, расположенным на уровне 2-го поясничного позвонка. От мозгового конуса отходит соединительнотканная **концевая нить** (продолжение мозговых оболочек), которая

прикрепляет спинной мозг к копчику. Концевая нить окружена нервными волокнами («конский хвост») (рис. 19).

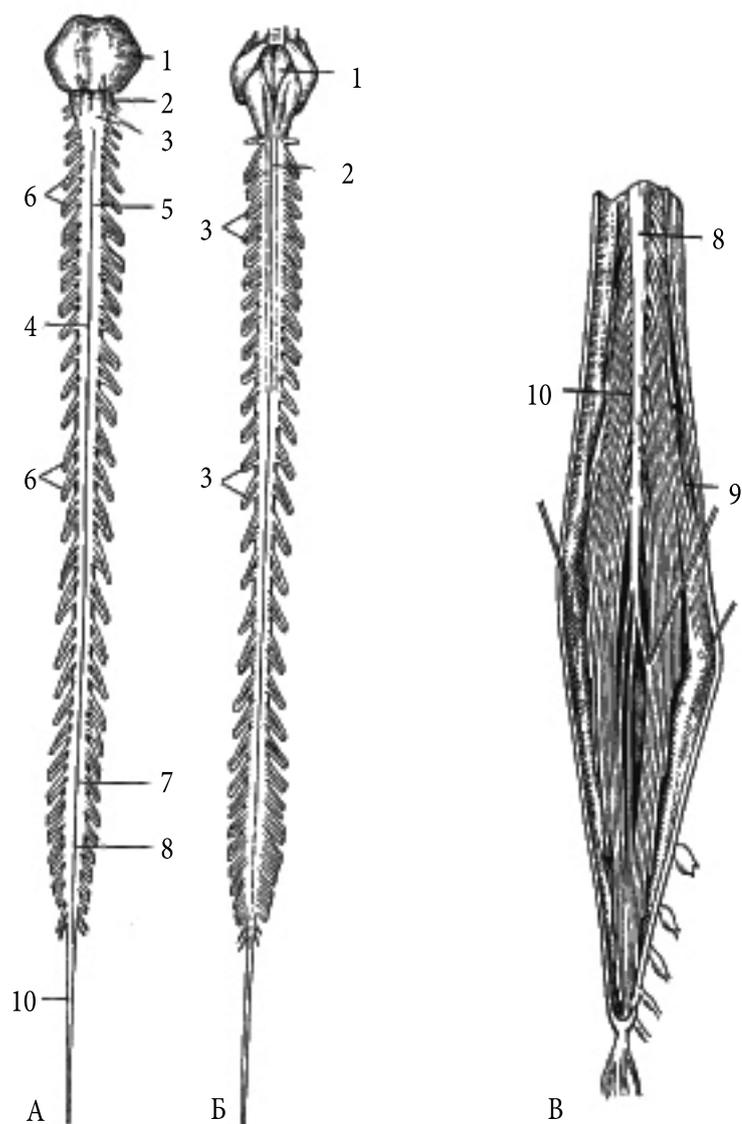


Рис. 19. Спинной мозг

А, В – вид спереди:

1 – мост; 2 – продолговатый мозг; 3 – перекрест пирамид; 4 – передняя срединная щель;
5 – шейное утолщение; 6 – передние корешки спинномозговых нервов; 7 – пояснично-крестцовое
утолщение; 8 – мозговой конус; 9 – конский хвост; 10 – терминальная нить.

Б – вид сзади:

1 – ромбовидная ямка; 2 – задняя срединная борозда; 3 – задние корешки спинномозговых нервов

Спинной мозг имеет два утолщения – **шейное** и **пояснично-крестцовое**, от которых отходят нервы, иннервирующие, соответственно, скелетные мышцы рук и ног.

Характерной чертой организации спинного мозга является периодичность его структуры в форме **сегментов**, имеющих входы в виде задних корешков, клеточную массу нейронов и выходы в виде передних корешков. В спинном мозге выделяют шейный, грудной, поясничный и крестцовый отделы: шейный – 8 сегментов, грудной – 12, поясничный – 5, крестцовый – 5 и копчиковый – 1. Общее количество сегментов – 31.

Морфологических границ между сегментами спинного мозга не существует, поэтому деление на сегменты является функциональным и определяется зоной распределения в сегменте волокон заднего корешка и зоной клеток, которые образуют выход передних корешков. Каждый сегмент иннервирует через свои корешки 3 метамера тела и получает информацию от 3-х метамеров тела. В итоге перекрытия нервных волокон каждый метамер тела иннервируется тремя сегментами и передает сигналы в три сегмента спинного мозга.

Каждый сегмент спинного мозга имеет парные **спинномозговые корешки** – передние и задние. Задние корешки являются афферентными, чувствительными, центростремительными, а передние – эфферентными, двигательными (либо секреторными), центробежными – это **закон распределения корешков Белла-Мажанди**. По задним корешкам в спинной мозг поступает информация от рецепторов кожи, мышц, сухожилий, связок, суставов, по передним корешкам спинного мозга нервные импульсы поступают к скелетным мышцам тела (за исключением мышц головы), вызывая их сокращение. Перерезка задних корешков приводит не только к потере чувствительности, но и к нарушениям движений, которые становятся плохо координированными – **атаксическими**. После перерезки передних корешков с одной стороны наблюдается полное выключение двигательных реакций, чувствительность к прикосновению или давлению при этом сохраняется.

Передние и задние корешки каждой стороны спинного мозга объединяются в спинномозговые нервы. Спинномозговые нервы называют сегментарными, их количество соответствует числу сегментов и составляет 31 пару.

3.1.2. Внутреннее строение спинного мозга

Спинной мозг построен по ядерному типу. Вокруг спинномозгового канала расположено серое вещество, на периферии – белое. Серое вещество образовано соматами нейронов и ветвящимися дендритами, не имеющими миелиновых оболочек. Белое вещество – это совокупность нервных волокон, покрытых миелиновыми оболочками.

В сером веществе различают передние и задние рога, между которыми лежит промежуточная зона. В грудном и поясничном отделах спинного мозга имеются боковые рога.

Серое вещество спинного мозга образовано двумя группами нейронов: эфферентными и вставочными. Основную массу серого вещества составляют вставочные нейроны (до 97 %) и только 3 % составляют эфферентные нейроны, или мотонейроны. Мотонейроны расположены в передних рогах спинного мозга. Среди них различают α - и γ -мотонейроны: α -мотонейроны иннервируют волокна скелетных мышц и представляют собой крупные клетки с относительно длинными дендритами; γ -мотонейроны представлены мелкими клетками и иннервируют рецепторы мышц, повышая их возбудимость.

Вставочные нейроны участвуют в переработке информации, обеспечивая согласованную работу сенсорных и двигательных нейронов, а также связывают правую и левую половины спинного мозга и его различные сегменты.

3.1.3. Проводящие пути спинного мозга

Белое вещество спинного мозга образует столбы спинного мозга. Различают передние, задние и боковые столбы. **Столбы** – это тракты спинного мозга, образованные длинными аксонами нейронов, идущими вверх по направлению к головному мозгу (**восходящие пути**) либо вниз – от головного мозга к ниже расположенным сегментам спинного мозга (**нисходящие пути**).

Все эти проекции наряду с путями, связывающими клетки различных спинальных сегментов, образуют систему проводящих путей, сформированных в виде белого вещества, где каждый тракт занимает вполне определенное положение.

По восходящим путям спинного мозга передается информация от рецепторов мышц, сухожилий, связок, суставов и кожи к головному мозгу. Восходящие пути являются также проводниками температурной и болевой чувствительности. Все восходящие пути перекрещиваются на уровне спинного (или головного) мозга. Таким образом, левая половина головного мозга (кора полушарий и мозжечок) получают информацию от рецепторов правой половины тела и наоборот.

Основные восходящие пути: от механорецепторов кожи и рецепторов опорно-двигательного аппарата – это мышцы, сухожилия, связки, суставы – пучки Голля и Бурдаха или соответственно они же –

нежный и клиновидный пучки представлены задними столбами спинного мозга (рис. 20).

От этих же рецепторов информация поступает в мозжечок по двум путям, представленным боковыми столбами, которые называются **передним и задним спинномозжечковыми трактами**. Кроме того, в боковых столбах проходят еще два пути – это **боковой и передний спинно-таламические пути**, передающие информацию от рецепторов температурной и болевой чувствительности.

Задние столбы обеспечивают более быстрое проведение информации о локализации раздражений, чем боковой и передний спинно-таламические пути.

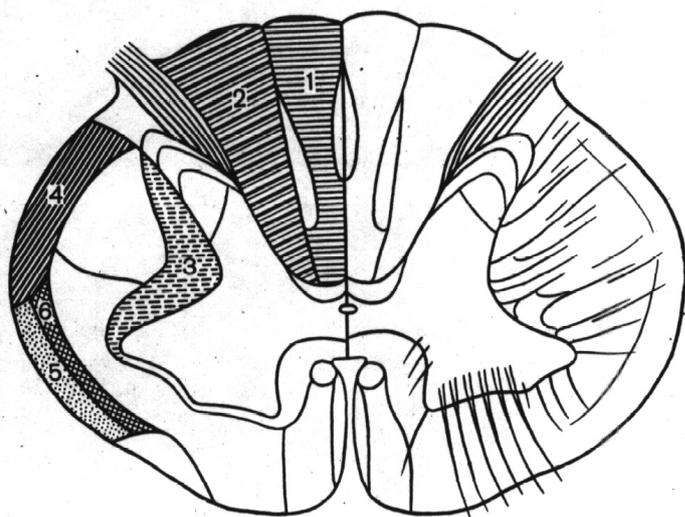
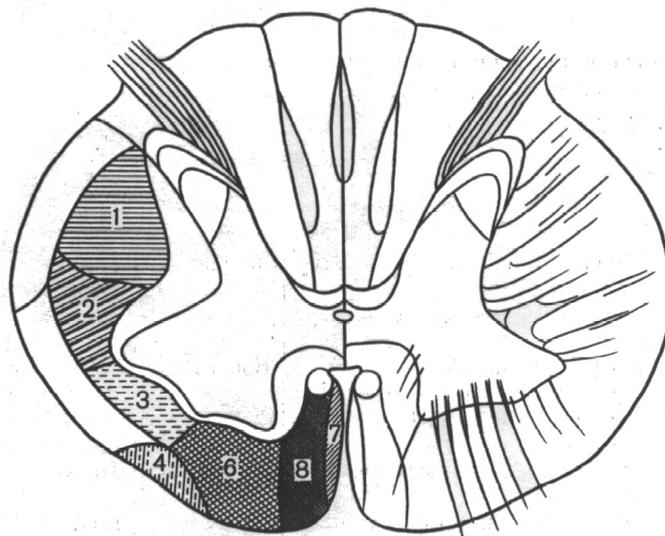


Рис. 20. Локализация основных восходящих путей в белом веществе спинного мозга (цит. по: Ноздрачеву А.Д., 2001)

- 1 – тонкий пучок (Голля); 2 – клиновидный пучок (Бурдаха); 3 – дорсолатеральный;
4 – дорсальный спинномозжечковый; 5 – вентральный спинномозжечковый (Говерса);
6 – дорсальный спиноталамический

Нисходящие пути, проходя в составе передних и боковых столбов спинного мозга, являются двигательными, так как они влияют на функциональное состояние скелетных мышц тела (рис. 21). **Пирамидный путь** начинается в основном в двигательной коре полушарий и проходит по продолговатому мозгу, где большая часть волокон перекрещивается и переходит на противоположную сторону. После этого пирамидный путь разделяется на боковой и передний пучки: соответственно, передний и боковой пирамидные пути. Большинство волокон

пирамидных путей оканчивается на вставочных нейронах, а около 20 % образуют синапсы на мотонейронах. Пирамидное влияние является возбуждающим.



*Рис. 21. Локализация основных нисходящих путей спинного мозга
(цит. по: Ноздрачев А.Д., 2001)*

1 – латеральный корково-спинномозговой (пирамидный); 2 – красное ядро-спинномозговой (Монакова); 3 – дорсальный преддверно-спинномозговой; 4 – оливоспинномозговой (Гельвега); 5 – вентральный преддверно-спинномозговой; 6 – покрышечно-спинномозговой; 7 – вентральный корково-спинномозговой (пирамидный)

Ретикулоспинальный путь, руброспинальный путь и вестибулоспинальный путь (экстрапирамидная система) начинаются, соответственно, от ядер ретикулярной формации, ствола мозга, красных ядер среднего мозга и вестибулярных ядер продолговатого мозга. Эти пути проходят в боковых столбах спинного мозга, участвуют в координации движений и обеспечении мышечного тонуса. Экстрапирамидные пути, так же как и пирамидные, являются перекрещенными.

Таким образом, спинной мозг осуществляет две важнейшие функции: **рефлекторную** и **проводниковую**. Рефлекторная функция осуществляется за счет двигательных центров спинного мозга: мотонейроны передних рогов обеспечивают работу скелетных мышц туловища. При этом поддерживается сохранение мышечного тонуса, координация работы мышц сгибателей-разгибателей, сохранение постоянства позы тела и его частей. Мотонейроны, расположенные в боковых рогах грудных сегментов спинного мозга, обеспечивают дыхательные движения (вдох-выдох), регулируя работу межреберных мышц. Мотонейроны

боковых рогов поясничного и крестцового сегментов представляют двигательные центры гладких мышц, входящих в состав внутренних органов. Это центры мочеиспускания, дефекации, работы половых органов. Проводниковую функцию обеспечивают спинномозговые тракты.

3.1.4. Рефлексы спинного мозга

Функциональное разнообразие нейронов спинного мозга, наличие в нем афферентных нейронов, интернейронов, моторных и нейронов вегетативной системы, а также многочисленных прямых и обратных сегментарных, межсегментарных связей со структурами головного мозга, создает условия для рефлекторной деятельности спинного мозга и позволяет реализовывать все двигательные рефлексы, рефлексы мочеполовой системы, терморегуляции, сосудистые, метаболизма и т. д.

Рефлекторные реакции спинного мозга зависят от силы раздражения, площади раздражаемой рефлексогенной зоны, скорости проведения по афферентным и эфферентным волокнам и, наконец, от влияния со стороны головного мозга. Сила и длительность рефлексов спинного мозга увеличивается при повторении раздражения (суммация).

Собственная рефлекторная деятельность спинного мозга осуществляется сегментарными **рефлекторными дугами**. Из рецептивного поля рефлекса информация о раздражителе по чувствительному волокну нейрона достигает спинального ганглия. Затем по центральному волокну этого же нейрона через задний корешок поступает к мотонейрону переднего рога, аксон которого подходит к мышце. Так образуется моносинаптическая рефлекторная дуга, которая имеет один синапс между афферентным нейроном спинального ганглия и мотонейроном переднего рога. **Моносинаптические рефлексы** возникают только при раздражении рецепторов аннулоспиральных окончаний мышечных веретен.

Другие спинальные рефлексы реализуются с участием интернейронов заднего рога или промежуточной области спинного мозга. В итоге возникают **полисинаптические рефлекторные дуги**.

Миотатические рефлексы – это рефлексы на растяжение мышцы. Быстрое растяжение мышцы всего на несколько миллиметров механическим ударом по ее сухожилию приводит к сокращению всей мышцы и появлению двигательной реакции. Например, легкий удар по связке надколенника (сухожилие 4-главой мышцы бедра) вызывает сокращение мышц бедра и разгибание голени. Дуга этого рефлекса следующая: рецепторы сухожилия 4-главой мышцы бедра → спинальный ганглий

→ задние корешки → задние рога III поясничного сегмента → мотонейроны передних рогов того же сегмента → экстрафузальные волокна четырехглавой мышцы бедра. Реализация этого рефлекса была бы невозможна, если бы одновременно с сокращением мышц-разгибателей не расслаблялись мышцы-сгибатели.

Рефлекс на растяжение свойственен всем мышцам, но у мышц-разгибателей, противодействующих силе натяжения, он хорошо выражен и легче воспроизводится.

Рефлексы с рецепторов кожи и их характер зависят от силы раздражения, вида раздражаемого рецептора, но чаще всего конечная реакция выглядит в виде усиления сокращения мышц-сгибателей.

Висцеромоторные рефлексы возникают при стимуляции афферентных нервов внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций мышц грудной клетки и брюшной стенки, мышц-разгибателей спины.

Вегетативные рефлексы обеспечивают реакцию внутренних органов, сосудистой системы на раздражение висцеральных, мышечных, кожных рецепторов. Эти рефлексы отличаются большим латентным периодом и двумя фазами реакций: первая – ранняя – возникает с латентным периодом 7-9 мс и реализуется ограниченным числом сегментов, вторая – поздняя – возникает с большим латентным периодом – до 21 секунды и вовлекает в реакцию практически все сегменты спинного мозга. Поздний компонент вегетативного рефлекса обусловлен вовлечением в него вегетативных центров головного мозга.

Рефлексы вегетативной нервной системы реализуются через боковые рога грудного (**симпатические**) и крестцового (**парасимпатические**) отделов спинного мозга. Афферентные пути вегетативных рефлексов начинаются от различных рецепторов, входят в спинной мозг через задние корешки, задние рога, далее в боковые рога, нейроны которых через передний корешок посылают аксоны не прямо к органам, а сначала к ганглию симпатической или парасимпатической системы.

Сложной формой рефлекторной деятельности спинного мозга является рефлекс, реализующий **произвольное движение**. В основе реализации произвольного движения лежит γ -афферентная рефлекторная система. В нее входят: пирамидная кора, экстрапирамидная система, α - и γ -мотонейроны спинного мозга, экстра- и интрафузальные волокна мышечного веретена.

В ряде случаев при травмах у человека происходит полное пересечение спинного мозга. В экспериментах на животных это воспроизво-

дится для исследования влияния вышележащих отделов центральной нервной системы на нижележащие. После полной перерезки спинного мозга возникает **спинальный шок**. Он заключается в том, что все центры ниже места перерезки перестают реализовывать присущие им рефлексы. Нарушение рефлекторной деятельности после пересечения спинного мозга у разных животных длится разное время. У обезьян первые признаки восстановления рефлексов после перерезки спинного мозга появляются через несколько суток; у человека первые спинальные рефлексы восстанавливаются через несколько недель, а то и месяцев.

Причиной шока является нарушение регуляции рефлексов со стороны ЦНС. Это доказывается повторной перерезкой спинного мозга ниже места первой перерезки. В этом случае спинальный шок вновь не возникает, рефлекторная деятельность спинного мозга сохраняется.

3.2. Ствол мозга

В ствол мозга входят продолговатый мозг, Варолиев мост, средний мозг, промежуточный мозг и мозжечок.

Ствол мозга **организует рефлексы**, обеспечивающие подготовку и реализацию различных форм поведения.

Вторая его функция – **проводниковая**. Через ствол мозга проходят в восходящем и нисходящем направлении пути, связывающие между собой структуры центральной нервной системы.

Третья функция ствола мозга – **ассоциативная**, при организации поведения он обеспечивает взаимодействие входящих в него структур между собой, со спинным мозгом, базальными ганглиями и корой мозга.

3.2.1. Продолговатый мозг

Продолговатый мозг расположен между спинным мозгом, Варолиевым мостом и мозжечком. На его вентральной поверхности по средней линии проходит передняя срединная борозда, по ее бокам расположено два тяжа – пирамиды, сбоку от пирамид лежат оливы. На задней стороне продолговатого мозга тянется задняя медиальная борозда. По бокам лежат задние канатики, которые идут к мозжечку в составе задних ножек.

3.2.1.1. Серое вещество продолговатого мозга

В продолговатом мозге расположены ядра четырех пар черепно-мозговых нервов. К ним относятся ядра **языкоглоточного, блуждающего, добавочного и подъязычного** нервов. Кроме того, выделяют **нежное, клиновидное и улитковые ядра** слуховой системы, ядра **нижних олив** и ядра **ретикулярной формации** (**гигантоклеточное, мелкоклеточное и латеральное**), а также **дыхательные ядра**.

Ядра подъязычного (XII пара) и добавочного (XI пара) нервов – двигательные, иннервируют мышцы языка и мышцы, осуществляющие движения головы.

3.2.1.2. Белое вещество продолговатого мозга

Белое вещество продолговатого мозга образовано длинными и короткими нервными волокнами. Длинные нервные волокна входят в состав нисходящих и восходящих проводящих путей. Короткие нервные волокна обеспечивают согласованную работу правой и левой половин продолговатого мозга.

Пирамиды продолговатого мозга – часть *нисходящего пирамидного тракта*, идущего в спинной мозг и оканчивающегося на вставочных нейронах и мотонейронах. Кроме того, через продолговатый мозг проходит **руброспинальный путь**.

Нисходящие **вестибулоспинальный** и **ретикулоспинальный тракты** берут начало в продолговатом мозге, соответственно, от вестибулярных и ретикулярных ядер.

Восходящие **спинно-мозжечковые** тракты проходят через **оливы** продолговатого мозга и через **ножки мозга** и передают информацию от рецепторов опорно-двигательного аппарата к мозжечку.

Нежные и **клиновидные ядра** продолговатого мозга входят в состав одноименных путей спинного мозга, идущих через зрительные бугры промежуточного мозга до соматосенсорной коры.

Через **улитковые слуховые ядра** и через **вестибулярные ядра** проходят восходящие сенсорные пути от слуховых и вестибулярных рецепторов в проекционную зону височной коры.

Таким образом, продолговатый мозг регулирует деятельность многих жизненно важных функций организма. Поэтому повреждения продолговатого мозга (травма, отек, кровоизлияние, опухоли), как правило, приводят к летальному исходу.

3.2.1.3. Функции продолговатого мозга

Продолговатый мозг за счет специфических нервных ядер и ретикулярной формации участвует в реализации **вегетативных и соматических** рефлексов, **вкусовых, слуховых и вестибулярных** рефлексов. Ретикулярная формация, как наиболее надежная система нервной регуляции, обеспечивает **деятельность сосудодвигательного, дыхательного центров** и оказывает **тоническое тормозное или возбуждающее влияние на кору больших полушарий**.

Большая часть вегетативных рефлексов продолговатого мозга реализуется через расположенные в нем ядра **блуждающего нерва**, которые получают информацию о состоянии деятельности сердца, части сосудов, пищеварительного тракта, легких, пищеварительных желез и др. В ответ на эту информацию ядра организуют **двигательную или секреторную** реакцию названных органов.

Ядра блуждающего нерва вызывают усиление сокращения гладких мышц желудка, кишечника, желчного пузыря и одновременно расслабление сфинктеров этих органов. Блуждающий нерв замедляет, ослабляет работу сердца, вызывает сужение просвета бронхов.

Секреторная функция ядер блуждающего нерва проявляется в усилении секреции бронхиальных, желудочных, кишечных желез, в возбуждении поджелудочной железы, секреторных клеток печени.

В продолговатом мозге локализуется центр слюноотделения, парасимпатическая часть его обеспечивает усиление общей секреции слюнных желез, а симпатическая – усиливает белковую секрецию данных желез.

В структуре ретикулярной формации продолговатого мозга расположены дыхательный и сосудодвигательный центры.

Дыхательный центр каждой симметричной половины продолговатого мозга разделен на две части: **вдоха** и **выдоха**. Клетки этих частей обладают залповой импульсной активностью. Ритм залпов коррелирует с ритмом вдоха и выдоха. Соответственно, нейроны дыхательного центра делятся на **инспираторные** – обеспечивающие вдох, и **экспираторные** – обеспечивающие выдох.

Нейроны дыхательного центра обладают способностью к **самовозбуждению**, т.е. способны ритмично генерировать залпы импульсов без притока к ним раздражения извне.

Нейроны дыхательного центра чутко реагируют на изменения уровня кислорода, углекислого газа и рН крови. При недостатке кислорода и избытке углекислого газа активность дыхательных нейронов

возрастает и, наоборот, избыток кислорода и малое количество углекислого газа приводит к торможению активности нейронов дыхательного центра.

Афферентные сигналы к нейронам дыхательного центра идут от диафрагмы, межреберных мышц, верхних дыхательных путей, рецепторов альвеол (через блуждающий нерв), рецепторов сосудов, особенно от зоны бифуркации сонных артерий.

Эфферентные пути из дыхательного центра идут к мотонейронам передних рогов противоположной стороны спинного мозга, обеспечивая сокращение диафрагмы и межреберных мышц. Такая организация работы дыхательного центра, чутко реагирующая на потребность ввода в организм кислорода и удаления из него углекислого газа, обусловлена спецификой нейронной организации инспираторного и экспираторного центров, которые состоят из нейронов: стартовых, интегрирующих и генераторных.

Стартовые нейроны дают начало циркуляции возбуждения внутри центра, повышая его тонус.

Интегрирующие нейроны обрабатывают афферентные сигналы и организуют соответствующую им реакцию генераторных нейронов.

Генераторные нейроны, получив «задание» от интегрирующих нейронов, изменяют ритм, глубину дыхания.

Сосудодвигательный центр. Афферентация в сосудодвигательный центр идет от рецепторов сосудов, через другие структуры мозга от бронхоил, сердца, от органов брюшной полости, от рецепторов соматической системы. Эфферентные пути рефлексов идут, прежде всего, по ретикулоспинальному тракту к боковым рогам спинного мозга.

Эффект изменения кровяного давления зависит не только от того, какие нейроны возбуждаются, но и от того, с какой частотой они генерируют импульсы. Высокочастотная импульсация повышает, а низкочастотная – снижает кровяное давление. Это связано с тем, что низкочастотная стимуляция симпатических нейронов спинного мозга, на которых заканчиваются ретикулоспинальные пути от сосудодвигательного центра, снижает тонус сосудов, а высокочастотная – повышает его.

Возбуждение сосудодвигательного центра изменяет дыхательную ритмику, тонус бронхов, мышц кишечника, мочевого пузыря, цилиарной мышцы и др. Это обусловлено тем, что ретикулярная формация продолговатого мозга тесно связана с гипоталамусом и другими нервными центрами.

Функцией продолговатого мозга является также организация и реализация ряда **защитных рефлексов**: рвоты, чихания, кашля, слезоотделения, смыкания век. Информация о раздражении рецепторов слизистой глаз, ротовой полости, гортани, носоглотки через чувствительные ветви тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов попадает в ядра продолговатого мозга. Отсюда идет команда к двигательным центрам тройничного, блуждающего, лицевого, языкоглоточного, добавочного или подъязычного нервов, в результате реализуется тот или иной защитный рефлекс. Аналогично за счет последовательного включения мышечных групп головы, шеи, грудной клетки и диафрагмы осуществляются рефлексы пищевого поведения: сосания, жевания, глотания.

Функцией продолговатого мозга является и организация рефлексов **поддержания позы (магнусовские рефлекс)**. Они реализуются за счет поступления афферентных импульсов от рецепторов преддверия улитки и полукружных каналов в верхнее вестибулярное ядро; отсюда переработанная информация оценки необходимости изменения позы поступает к латеральному и медиальному вестибулярным ядрам. В них определяется, какие мышечные системы, какие сегменты спинного мозга должны принять участие в изменении позы. Потом от нейронов медиального и латерального ядер по вестибулоспинальному пути сигнал поступает к передним рогам соответствующих сегментов спинного мозга, иннервирующих мышцы, участие которых необходимо для изменения позы в данный момент.

Изменение позы осуществляется за счет **статических и статокинетических** рефлексов. Статические рефлекс регулируют тонус скелетных мышц для удержания определенного положения тела. Статокинетические рефлекс продолговатого мозга обеспечивают перераспределение тонуса мышц туловища для организации позы, соответствующей моменту прямолинейного или вращательного движения.

На уровне продолговатого мозга ряд сенсорных систем реализуют первичный анализ силы и качества раздражения в областях переключения первичных афферентов от рецепторов: рецепция кожной чувствительности лица – ядро тройничного нерва; рецепция вкуса – ядро языкоглоточного нерва; рецепция слуховых раздражений – ядро слухового нерва; рецепция вестибулярных раздражений – верхнее вестибулярное ядро. Далее, после переключения в соответствующих ядрах обработанная информация передается в подкорковые структуры для определения биологической значимости раздражения.

3.2.2. Варолиев мост

Варолиев мост (далее – мост) – одна из структур ствола мозга, функционально тесно связанная со средним мозгом. Функции моста определяются входящими в него структурами. Через мост проходят все восходящие и нисходящие пути, связывающие передний мозг со спинным мозгом, с мозжечком и другими структурами ствола.

Собственные нейроны структуры моста образуют его **ретикулярную формацию, ядра лицевого (VII пара), отводящего нерва (VI пара), двигательной части ядра тройничного нерва (V пара) и среднее сенсорное ядро** того же нерва. От области соединения моста и продолговатого мозга выходит **вестибулокохлеарный нерв (VIII пара)**. Вестибулокохлеарный нерв является чувствительным и передает информацию от слуховых и вестибулярных рецепторов внутреннего уха.

Лицевой, отводящий, тройничный нервы иннервируют мышцы лица, кожу волосистой части головы, язык, боковые прямые мышцы глаза.

Ретикулярная формация моста является продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга и началом этой же системы среднего мозга. Аксоны нейронов ретикулярной формации моста идут в мозжечок, в спинной мозг (ретикулоспинальный путь). Последние активируют нейроны спинного мозга.

Ретикулярная формация моста влияет на кору больших полушарий мозга, вызывая ее активацию или торможение. В ретикулярной формации моста находятся две группы ядер, относящиеся к **общему респираторному центру**. Одна группа – активирует **центр вдоха** продолговатого мозга, другая – **центр выдоха**. Уровень активации дыхательного центра, расположенного в мосте, приводит работу дыхательных нейронов продолговатого мозга в соответствие с меняющимся состоянием организма.

Мост выполняет сложные и разнообразные функции, направленные на поддержание позы и сохранение равновесия тела в пространстве при изменении скорости движения.

Очень важными являются вестибулярные рефлекс, рефлекторные дуги которых проходят через мост. Они обеспечивают тонус шейных мышц, возбуждение вегетативных центров, дыхание, частоту сердечных сокращений, деятельность желудочно-кишечного тракта.

Ядра тройничного, языкоглоточного, блуждающего нервов и моста связаны с захватом, пережевыванием и глотанием пищи.

Нейроны ретикулярной формации моста играют особую роль в активации коры больших полушарий и ограничении сенсорного притока нервных импульсов во время сна.

3.2.3. Мозжечок. Функции мозжечка

Мозжечок представляет собой отдел мозга, расположенный позади полушарий большого мозга над продолговатым мозгом и мостом.

Анатомически в мозжечке выделяют среднюю часть – **червь** и **два полушария**. С помощью **трех пар ножек (нижних, средних и верхних)** мозжечок связан со стволом мозга. Нижние ножки соединяют мозжечок с продолговатым и спинным мозгом, средние – с мостом, а верхние со средним и промежуточным мозгом.

Мозжечок (малый мозг) – одна из интегративных структур головного мозга, принимающая участие в координации и регуляции **произвольных и непроизвольных движений, вегетативных и поведенческих функций**. Реализация этих функций облегчается следующими особенностями мозжечка:

- кора мозжечка построена однотипно, имеет стереотипные связи, что создает условия для быстрой обработки информации;
- основной нейронный элемент коры – клетка Пуркинье, имеет большое количество входов и формирует единственный аксонный выход из мозжечка, коллатерали которого заканчиваются на ядерных структурах мозжечка;
- на клетки Пуркинье проецируются практически все виды сенсорных раздражений: проприоцептивные, кожные, зрительные, слуховые, вестибулярные и др.;
- выходы из мозжечка обеспечивают его связи с корой мозга, со стволовыми образованиями и спинным мозгом.

Мозжечок анатомически и функционально делится на архи-, палео- и неocerebellum. **Архичереbellum** (древний мозжечок) – к нему относится флоккуломедулярная доля, имеет наиболее выраженные связи с вестибулярной системой, что объясняет значение мозжечка в регуляции равновесия. **Палеocerebellum** (старый мозжечок) – состоит из участков червя мозжечка, пирамиды, языка, парафлоккулярного отдела и получает информацию преимущественно от проприоцептивных систем мышц, сухожилий, надкостницы, оболочек суставов. **Неocerebellum** (новый мозжечок) – включает в себя кору полушарий мозжечка и участки червя, получает информацию от коры, преимущественно по лобно-мозго-мозжечковому пути, от зрительных

и слуховых рецептирующих систем. Это свидетельствует о его участии в анализе зрительных и слуховых сигналов и в организации соответствующих реакций.

Кора мозжечка имеет специфическое, нигде в центральной нервной системе не повторяющееся, строение.

Верхний слой коры мозжечка – **молекулярный слой**, состоит из параллельных волокон, разветвлений дендритов и аксонов второго и третьего слоев. В нижней части молекулярного слоя расположены **корзинчатые** и **звездчатые клетки**, которые обеспечивают взаимодействие клеток Пуркинье.

Средний (второй) слой – **ганглиозный** состоит из **клеток Пуркинье**, выстроенных в один ряд и имеющих самую мощную в ЦНС дендритную систему. На дендритном поле одной клетки Пуркинье может быть до 60 тысяч синапсов. Следовательно, эти клетки функционально выполняют задачу сбора, обработки и передачи информации. Аксоны клеток Пуркинье образуют единственный путь, с помощью которого кора мозжечка передает информацию в ядра (**фастигальное, промежуточное, зубчатое**) и другие структуры большого мозга.

Под **вторым слоем** коры, под клетками Пуркинье, лежит **гранулярный слой**, состоящий из клеток-зерен, число которых достигает 10 млрд. Аксоны этих клеток поднимаются вверх, Т-образно делятся на поверхности коры, образуя дорожки контактов с клетками Пуркинье. Здесь же лежат **клетки Гольджи**.

Из мозжечка информация уходит через верхние и нижние ножки. Через **верхние ножки** сигналы идут в **таламус, варолиев мост, красное ядро, ядра ствола мозга, в ретикулярную формацию среднего мозга**. Через **нижние ножки** мозжечка сигналы идут в **продолговатый мозг** к его вестибулярным ядрам, оливам, сетевидной формации. **Средние ножки** мозжечка связывают неocerebellum с **лобным мозгом**.

В кору мозжечка поступают сигналы от кожных рецепторов, от мышц, суставных оболочек, надкостницы по **спинномозжечковым трактам**: дорзальному (заднему) и вентральному (переднему). Эти пути к мозжечку проходят через нижнюю оливу продолговатого мозга. От клеток оливы идут так называемые лазающие волокна, которые ветвятся на дендритах клеток Пуркинье.

Ядра моста посылают афферентные пути в мозжечок, образующие **мшистые** волокна. Они оканчиваются на клетках-зернах третьего слоя коры мозжечка. Между мозжечком и голубым пятном среднего мозга существует афферентная связь с помощью адренергических во-

локон. Эти волокна способны диффузно выбрасывать норадреналин в межклеточное пространство коры мозжечка, изменяя состояние возбудимости его клеток гуморальным путем.

Аксоны клеток третьего слоя коры мозжечка вызывают торможение клеток Пуркинье и клеток-зерен своего же слоя. Клетки Пуркинье, в свою очередь, тормозят активность нейронов ядер мозжечка, которые имеют высокую тоническую активность и регулируют тонус ряда моторных центров промежуточного, среднего, продолговатого и спинного мозга.

Подкорковая система мозжечка состоит из трех функционально разных образований: **фастигальное, промежуточное и зубчатое** ядра. Фастигальное ядро получает информацию от медиальной зоны коры мозжечка и связано с **ядром Дейтерса** и ретикулярной формацией продолговатого и среднего мозга, отсюда сигналы идут по ретикуло-спинальному пути к мотонейронам спинного мозга. Промежуточная кора мозжечка проецируется на промежуточное ядро, от него связи идут в средний мозг к красному ядру, далее – в спинной мозг по рубро-спинальному пути. Второй путь от промежуточного ядра идет к таламусу и далее – в двигательную кору. Зубчатое ядро, получая информацию от латеральной зоны коры мозжечка, связано с таламусом, а через него – с моторной корой.

Эфферентные сигналы из мозжечка в спинной мозг регулируют силу мышечных сокращений, обеспечивают возможность длительного тонического сокращения мышц, сохранение оптимального тонуса мышц в покое или при движениях, способность соразмерять произвольные движения с целью этого движения, быстрый переход от сгибания конечностей к разгибанию и наоборот.

Мозжечок обеспечивает синергию сокращений разных мышц при сложных движениях. Например, при ходьбе, делая шаг, человек заносит вперед ногу, одновременно центр тяжести туловища мышцами спины переносится вперед. В тех случаях, когда мозжечок не выполняет своей регуляторной функции, у человека наблюдаются расстройства двигательных функций. Это выражается следующей симптоматикой:

- **астения** – снижение силы мышечного сокращения, быстрая утомляемость мышц;
- **астазия** – утрата способности к длительному сокращению мышц, что затрудняет стояние, сидение и т.д.;
- **дистония** – непроизвольное повышение или понижение тонуса мышц;

- **тремор** – дрожание пальцев руки, кисти, головы в покое, этот тремор усиливается при движении;
- **дисметрия** – расстройство равномерности движений, выражающееся либо в излишнем, либо недостаточном движении. Больной пытается взять предмет со стола и проносит руку за предмет (**гиперметрия**) или не доносит ее до предмета (**гипометрия**);
- **атаксия** – нарушение координации движений;
- **дизартрия** – расстройство речевой моторики.

При повреждениях мозжечка ярче всего проявляется невозможность выполнения движений нужного порядка, соблюдения последовательности движений. Проявлениями атаксии являются **адиадохокинез, асинергия, пьяная-шаткая походка**. При адиадохокинезе человек неспособен быстро вращать ладони вниз-вверх. При асинергии мышц он не может сесть из положения лежа без помощи рук. Пьяная походка характеризуется тем, что человек ходит, широко расставив ноги, шатаясь из стороны в сторону от линии ходьбы.

Врожденных двигательных актов у человека не так уж много (например, сосание), большинство же движений выучиваются человеком во время жизни и становятся автоматическими: ходьба, письмо и т. д. Когда нарушается функция мозжечка, движения становятся неточными, негармоничными, разбросанными, часто не достигают цели. При повреждении мозжечка имеет место повышение тонуса мышц-разгибателей.

Поскольку повреждение мозжечка ведет к расстройствам движений, которые были приобретены человеком в результате обучения, можно сделать вывод, что сам процесс обучения реализуется с участием мозжечковых структур и, следовательно, **мозжечок принимает участие в организации процессов высшей нервной деятельности**.

Промежуточная область коры мозжечка получает информацию по спинальным трактам, от двигательной области коры большого мозга по коллатералиям пирамидного тракта, идущего в спинной мозг. Коллатерали заходят в варолиев мост, а оттуда – в кору мозжечка. Следовательно, за счет коллатералей мозжечок получает информацию о готовящемся произвольном движении, и, тем самым, имеет возможность участвовать в обеспечении тонуса мышц, необходимого для реализации этого движения.

Латеральная кора мозжечка по **церебромостоцеребеллярному** пути получает информацию из коры головного мозга. Сама же латеральная кора посылает информацию в зубчатое ядро мозжечка, отсюда

по мозжечково-кортикальному пути в сенсомоторную кору, а через мозжечково-рубральный путь к красному ядру и от него по руброспинальному пути к передним рогам спинного мозга. Параллельно сигналы по пирамидному тракту идут к тем же передним рогам спинного мозга.

Таким образом, мозжечок, получив информацию о готовящемся движении, корректирует программу подготовки этого движения в коре головного мозга и одновременно готовит тонус мускулатуры для реализации этого движения через спинной мозг.

Изменение тонуса мышц после повреждения мозжечка обусловлено тем, что исчезает торможение лабиринтных и миотатических рефлексов, которое в норме осуществляется мозжечком. В норме вестибулярные ядра активируют мотонейроны спинного мозга, а мозжечок тормозит активность нейронов вестибулярного ядра. При повреждении мозжечка вестибулярные ядра бесконтрольно активируют мотонейроны передних рогов спинного мозга – в результате повышается тонус мышц-разгибателей конечностей.

При повреждении мозжечка освобождаются и проприоцептивные рефлексы спинного мозга (рефлекс, вызываемые при раздражении рецепторов сухожилий, мышц, надкостницы, оболочек суставов), но в этом случае устраняется тормозящее влияние на мотонейроны спинного мозга со стороны ретикулярной формации продолговатого мозга.

В норме мозжечок активирует пирамидные нейроны коры, которые тормозят активность мотонейронов спинного мозга. Чем сильнее мозжечок активирует пирамидные нейроны коры, тем более выражено торможение мотонейронов спинного мозга. При повреждении мозжечка это торможение исчезает, т. к. активация пирамидных клеток прекращается.

Таким образом, при повреждении мозжечка активируются нейроны вестибулярных ядер и ретикулярной формации продолговатого мозга, которые возбуждают мотонейроны спинного мозга. Одновременно снижается активность пирамидных нейронов, а, следовательно, уменьшается их тормозное влияние на те же мотонейроны спинного мозга. В итоге, получая возбуждающие сигналы от продолговатого мозга и не получая торможения со стороны коры (после повреждения структур мозжечка), мотонейроны активируются и вызывают гипертонус мышц.

Роль взаимодействия коры лобной области мозга и мозжечка проявляется при частичных повреждениях последнего. После операции частичного удаления мозжечка возникают симптомы его повреждения (тремор, атаксия, астения и т. д.), затем они исчезают. Если на фоне исчезновения мозжечковых симптомов нарушается функция лобных долей мозга, то они (симптомы) возникают вновь. Следовательно, **кора лобного мозга компенсирует расстройства, вызываемые повреждением мозжечка**. Механизм этой компенсации реализуется через лобномостомозжечковый тракт.

За счет влияния на сенсомоторную кору мозжечок может изменять тактильную, температурную, зрительную чувствительность. При его повреждении снижается уровень восприятия критической частоты мельканий света (наименьшая частота мельканий, при которой световые стимулы воспринимаются не как отдельные вспышки, а как непрерывный свет).

Удаление мозжечка приводит к ослаблению силы процессов возбуждения и торможения, нарушению баланса между ними, развитию инертности. Выработка двигательных условных рефлексов после удаления мозжечка затрудняется, особенно в случаях формирования локальной, изолированной двигательной реакции. Точно так же замедляется выработка пищевых условных рефлексов, увеличивается скрытый (латентный) период их проявления.

Мозжечок оказывает угнетающее и стимулирующее влияние на работу сердечнососудистой, дыхательной, пищеварительной и других систем организма. В результате такого двойственного влияния мозжечок стабилизирует, оптимизирует функции систем организма.

Сердечнососудистая система реагирует на раздражение мозжечка либо усилением ответа, например, прессорные рефлексы, либо его снижением. Характер изменений зависит от фона, на котором они вызываются: при раздражении мозжечка высокое кровяное давление снижается, а исходное низкое – повышается. Раздражение мозжечка на фоне учащенного дыхания (гиперпноэ) снижает частоту дыхания, при этом одностороннее раздражение мозжечка вызывает на соответствующей стороне снижение, а на противоположной – повышение тонуса дыхательных мышц.

Удаление или повреждение мозжечка приводит к уменьшению тонуса гладкой мускулатуры кишечника, из-за низкого тонуса этих мышц нарушается ход эвакуации содержимого желудка и кишечника. Нарушается также динамика секреции и всасывания в желудке и кишечнике.

Обменные процессы при повреждении мозжечка идут более интенсивно, а гипергликемическая реакция (увеличение количества сахара в крови) на введение глюкозы в кровь или на прием ее с пищей увеличивается и сохраняется более длительно, ухудшается аппетит, отмечается исхудание, заживление ран замедляется, волокна скелетных мышц подвергаются жировому перерождению.

При повреждении мозжечка нарушается репродуктивная функция, что проявляется в нарушении последовательности родовой деятельности.

Мышечные сокращения, сосудистый тонус, обмен веществ, изменения чувствительности к раздражениям и т. д. реагируют на возбуждение или повреждение мозжечка так же, как на это реагирует симпатическая система, т. е. **при раздражении** мозжечка происходит активация систем организма **по типу симпатической реакции**, а **при повреждении** его – превалируют **противоположные по характеру эффекты**.

Таким образом, мозжечок принимает участие в регуляции различных видов деятельности организма: моторной, соматической, вегетативной, сенсорной, интегративной и т. д. Однако эти влияния мозжечок реализует через другие структуры центральной нервной системы, он выполняет функцию оптимизации взаимоотношений между различными отделами нервной системы. Это реализуется, с одной стороны, активацией отдельных центров, с другой – удержанием этой активности в определенных рамках возбуждения, лабильности и т. д. После частичного повреждения мозжечка могут сохраняться все функции организма, но эти функции, порядок их реализации, количественное соответствие потребностям трофики организма нарушается. Следовательно, **основная функция мозжечка – адаптационно-трофическая**.

3.2.4. Средний мозг

Средний мозг, как и продолговатый и Варолиев мост, относится к стволовым структурам (рис. 22).

Средний мозг представлен четверохолмием и ножками мозга. Наиболее крупными ядрами среднего мозга являются: **красное ядро**, **черная субстанция**, ядра **глазодвигательного** и **блокового** нервов, а также ядра **ретикулярной формации**.

Красное ядро располагается в верхней части ножки мозга. Оно связано с корой мозга (нисходящие от коры пути), подкорковыми ядрами, мозжечком, со спинным мозгом (руброспинальный путь). Базальные ганглии головного мозга, мозжечок имеют свои окончания

в красном ядре. Нарушение связей красного ядра с ретикулярной формацией продолговатого мозга ведет к **децеребрационной ригидности** у животных. Это состояние характеризуется сильным напряжением мышц-разгибателей конечностей, шеи, спины. Факт возникновения децеребрационной ригидности при разобщении влияния красного ядра с ретикулярной формацией продолговатого мозга свидетельствует о тормозном влиянии этого ядра на нейроны ретикулоспинального пути.

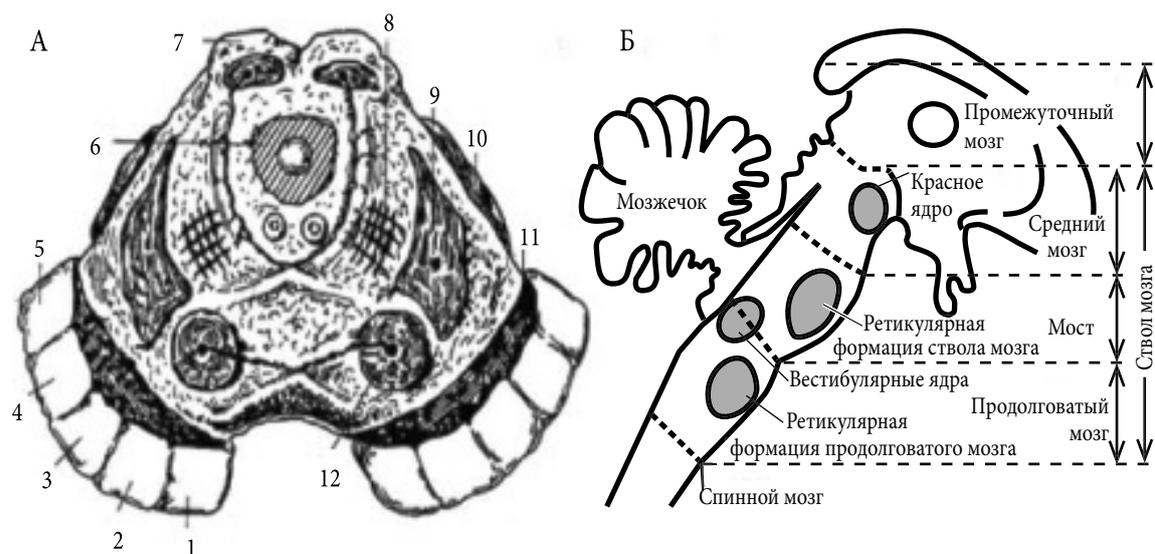


Рис. 22. Средний мозг
(цит. по: Ноздрачеву А.Д., 2001)

- А – поперечный разрез; Б – продольный разрез;
 1–5 – волокна: 1 – передние корково-мостовые, 2 – корково-ядерные,
 3 – латеральные корково-спинномозговые, 4 – передние корково-спинномозговые,
 5 – задние корково-мостовые; 6 – водопровод среднего мозга,
 7 – каудальный холмик, 8 – ретикулярная формация, 9 – медиальная петля,
 10 – латеральная петля, 11 – черное вещество, 12 – красное ядро

Красное ядро, получая информацию от двигательной коры, подкорковых ядер и мозжечка о готовящемся движении и состоянии опорно-двигательного аппарата, посылает корректирующие импульсы к мотонейронам спинного мозга по руброспинальному тракту и, тем самым, тонко регулирует тонус мускулатуры.

Другое функционально важное ядро среднего мозга называется **черной субстанцией**, оно располагается в ножках мозга. Черная субстанция участвует в сложной координации движений. В ней содержатся дофаминергические нейроны, выделяющие в качестве медиатора **дофамин**. Одна часть таких нейронов регулирует эмоциональное по-

ведение, другая играет важную роль в контроле сложных двигательных актов. Повреждение черной субстанции, приводящее к дегенерации дофаминергических волокон, обуславливает неспособность приступить к выполнению произвольных движений головы и рук, когда больной сидит спокойно (болезнь Паркинсона).

Ядро глазодвигательного нерва обеспечивает поднятие верхнего века, опускание которого обеспечивает лицевой нерв; это ядро регулирует движение глаза вверх, вниз, к носу и вниз к углу носа. В среднем мозге локализуется клеточная структура, регулирующая просвет зрачка и кривизну хрусталика, в результате происходит адаптация глаз к лучшему видению.

Ядро блокового нерва иннервирует верхнюю косую мышцу глаза, обеспечивает поворот глаза вверх-наружу.

Ретикулярная формация среднего мозга принимает участие в регуляции сна, при торможении активности этой структуры в коре больших полушарий возникают «сонные веретена», а при ее стимуляции – реакция пробуждения.

Четверохолмие является важным сенсорным стволовым отделом мозга. Передние бугры четверохолмия представляют собой первичные зрительные, а задние – слуховые центры, обеспечивающие протекание соответствующих ориентировочных рефлексов. Так, с участием передних бугров реализуются: зрачковый и аккомодационный рефлекс; конвергенция глазных осей, поворот глаз, туловища к источнику света. Через задние бугры организованы рефлексы настораживания ушей, поворота головы и тела к источнику звука. В верхних буграх происходит первичное переключение зрительных путей от сетчатки глаза. Нейроны нижних бугров получают сигналы от слуховой системы после переработки их в ядрах продолговатого мозга и варолиевого моста.

После переключения афферентные импульсы поступают к колленчатым телам промежуточного мозга. От бугров четверохолмия аксоны их нейронов идут также к ретикулярной формации ствола и мотонейронам спинного мозга (тентоспинальный путь). Нейроны четверохолмия могут быть **полимодалными** и **детекторными**. В последнем случае они реагируют только на один признак раздражения, например, смена света и темноты, направление движения светового источника и т.д. Основная функция бугров четверохолмия – организация **реакции настораживания** и так называемых «**старт-рефлексов**» на внезапные, еще не распознанные зрительные или звуковые сигналы.

Активация среднего мозга в этих случаях происходит через гипоталамус и приводит к повышению тонуса мышц, учащению сокращений сердца, подготовке к избеганию или оборонительной реакции.

Четверохолмием организуются **ориентировочные зрительные и слуховые рефлексy.**

3.2.5. Промежуточный мозг

Промежуточный мозг образует стенки III желудочка. Главными структурами его являются **зрительные бугры (таламус), подбугорная область (гипоталамус), надбугорная область (эпиталамус) и забугорная область (метаталамус).**

В глубине мозговой ткани промежуточного мозга расположены ядра наружных и внутренних коленчатых тел. Наружная граница образована белым веществом, отделяющим промежуточный мозг от конечного.

3.2.5.1. Функции таламуса

Таламус – структура, в которой происходит **обработка и интеграция практически всех сигналов, идущих в кору головного мозга от нейронов спинного мозга, среднего мозга, мозжечка, базальных ганглиев.** Возможность получать информацию о состоянии множества систем организма позволяет ему участвовать в **регуляции и определять функциональное состояние организма в целом.** Это подтверждается уже тем, что в таламусе имеется около 120 разнофункциональных ядер. Ядра образуют своеобразные комплексы, которые можно разделить по признаку проекции в кору на три группы:

- **передняя** – проецирует аксоны своих нейронов в поясную кору;
- **медиальная** – в любую;
- **латеральная** – в теменную, височную, затылочную.

По проекциям определяется и функция ядер. Такое деление не абсолютно, так как часть волокон от ядер таламуса идет в корковые образования, часть – в разные зоны мозга.

Функциональная значимость ядер таламуса определяется не только их проекциями на другие структуры мозга, но и тем, какие структуры посылают к нему свою информацию. В таламус поступают сигналы от зрительной, слуховой, вкусовой, кожной, мышечной систем, от ядер черепно-мозговых нервов ствола, мозжечка, бледного шара, продолговатого и спинного мозга.

Функционально, по характеру нейронов входящих и выходящих из таламуса, его ядра делят на специфические, неспецифические и ассоциативные.

К **специфическим ядрам** относят: **переднее вентральное, медиальное; вентролатеральное, постлатеральное, постмедиальное, латеральное и медиальное коленчатые тела**. Важнейшими из специфических ядер являются **латеральное коленчатое тело**, участвующее в передаче сигналов от фоторецепторов, и **медиальное коленчатое тело**, передающее сигналы от слуховых рецепторов.

Основной функциональной единицей специфических таламических ядер являются так называемые «релейные» нейроны, имеющие мало дендритов и длинный аксон. Эти нейроны выполняют **переключательную** функцию – здесь происходит переключение путей, идущих в кору от кожной, мышечной и других видов чувствительности.

От **специфических** ядер информация о характере сенсорных стимулов поступает в **строго определенные участки 3-4 слоев коры** (соматотопическая локализация). Нарушение функции специфических ядер приводит к выпадению конкретных видов чувствительности. Это связано также с тем, что сами ядра таламуса имеют (так же, как и кора) соматотопическую локализацию. Отдельные нейроны специфических ядер таламуса возбуждаются афферентацией, поступающей только от рецепторов своего типа. К специфическим ядрам таламуса идут сигналы от рецепторов кожи, глаз, уха, мышечной системы. Сюда же конвергируют импульсы от интероцепторов зон проекций блуждающего и чревного нервов, от гипоталамуса.

Ассоциативные ядра – **медиодорсальные, латеральные, дорсальные и подушка** таламуса. Основные клеточные структуры этих ядер: мультиполярные, биполярные, трехотростчатые нейроны, т.е. нейроны, способные выполнять полисенсорные функции. Наличие полисенсорных нейронов способствует взаимодействию на них возбуждений разных модальностей и созданию интегрированного сигнала для передачи в ассоциативную кору мозга. Аксоны от нейронов ассоциативных ядер таламуса идут 1 и 2 слоями ассоциативных и частично проекционных областей, по пути отдавая коллатерали в 4 и 5 слои коры, образуя аксосоматические контакты с пирамидными нейронами.

Неспецифические ядра таламуса представлены **срединным центром, парацентральной ядром, центральным медиальным и латеральным, субмедиальным, вентральным передним, парафасцикулярным комплексом, ретикулярным ядром, перицентрикулярной**

и **центральной серой массой**. Нейроны этих ядер образуют связи по ретикулярному типу. Их аксоны поднимаются в кору и контактируют со всеми слоями коры, образуя не локальные, а диффузные связи. К неспецифическим ядрам идут пути из ретикулярной формации ствола мозга, гипоталамуса, лимбической системы, базальных ганглиев, специфических ядер таламуса.

Возбуждение неспецифических ядер вызывает генерацию в коре больших полушарий специфической веретенообразной электрической активности, свидетельствующей о развитии сонного состояния. Нарушение функций неспецифических ядер затрудняет появление этой активности, а, следовательно, и развития сонного состояния.

Активацию нейронов неспецифических ядер таламуса особенно эффективно вызывают болевые сигналы (**таламус – высший центр болевой чувствительности**).

Сложное строение таламуса, наличие здесь взаимосвязанных специфических, неспецифических и ассоциативных ядер, позволяет ему организовывать такие двигательные реакции, как сосание, жевание, глотание, смех. Двигательные реакции интегрируются в таламусе с вегетативными процессами, обеспечивающими эти движения.

3.2.5.2. Функции гипоталамуса

Гипоталамус (подбугорье) – структура промежуточного мозга, организующая эмоциональные, поведенческие, гомеостатические реакции организма.

Функционально ядра гипоталамуса делят на переднюю, среднюю и заднюю группы ядер. Окончательно созревает гипоталамус к 13-14 годам, когда заканчивается формирование гипоталамо-гипофизарных нейросекреторных связей. Мощные афферентные связи гипоталамуса с обонятельным мозгом, базальными ганглиями, таламусом, гиппокампом, орбитальной, височной и теменной корой информируют его о состоянии практически всех структур мозга. В то же время, гипоталамус посылает сигналы к таламусу, ретикулярной формации, вегетативным центрам ствола и спинного мозга. Нейроны гипоталамуса имеют **особенности**, которые определяют специфику функций самого гипоталамуса. К этим особенностям относятся:

- **чувствительность** нейронов к составу омывающей их крови;
- **отсутствие гематоэнцефалического барьера** между нейронами и кровью;

- **способность** нейронов к **нейросекреции** пептидов, нейромедиаторов и др.

Влияние на **симпатическую** и **парасимпатическую** регуляции позволяет гипоталамусу воздействовать на вегетативные функции организма **гуморальным** и **нервным** путями.

Возбуждение ядер **передней группы** гипоталамуса приводит к реакции организма и его систем по парасимпатическому типу, т.е. реакциям, направленным на восстановление и сохранение резервов организма.

Возбуждение ядер **задней группы** вызывает симпатические эффекты в работе органов: происходит расширение зрачков, повышается кровяное давление, учащается ритм сердечных сокращений, тормозится перистальтика желудка и т.д.

Стимуляция ядер **средней группы** гипоталамуса приводит к снижению влияния симпатической системы. Указанное распределение функций гипоталамуса не абсолютно: все структуры гипоталамуса способны, но в разной степени, вызывать симпатические и парасимпатические эффекты. Следовательно, между структурами гипоталамуса существуют функциональные взаимодополняющие, взаимокompенсирующие отношения.

В целом, за счет большого количества входных и выходных связей, полифункциональности структур, гипоталамус выполняет интегрирующую функцию **вегетативной, соматической** и **эндокринной** регуляции, что проявляется и в организации его ядрами ряда конкретных функций. Так, в гипоталамусе располагаются центры: **гомеостаза, терморегуляции, голода и насыщения, жажды и ее удовлетворения, полового поведения, страха, ярости, регуляции цикла «бодрствование – сон»**. Все эти центры реализуют свои функции путем активации или торможения вегетативной нервной системы, эндокринной системы, структур ствола и переднего мозга.

Нейроны **передней группы** ядер гипоталамуса продуцируют так называемые рилизинг-факторы (либерины) и ингибирующие факторы (статины), которые регулируют активность передней доли гипофиза – **аденогипофиз**.

Нейроны **срединной группы** ядер гипоталамуса обладают детектирующей функцией, они реагируют на изменение температуры крови, электромагнитный состав и осмотическое давление плазмы, количество и состав гормонов крови.

Участие в процессе **терморегуляции** со стороны гипоталамуса проявляется в изменении теплопродукции или теплоотдачи организмом. Возбуждение **задних ядер** сопровождается усилением обменных процессов, увеличением частоты сердечных сокращений, дрожанием мышц туловища, что приводит к росту теплопродукции в организме. Раздражение **передних ядер** гипоталамуса сопровождается расширением сосудов, усилением дыхания, потоотделения – т. е. организм активно теряет тепло.

Пищевое поведение в форме поиска пищи, слюноотделения, усиления кровообращения и моторики кишечника наблюдается при стимуляции ядер **заднего** гипоталамуса. Повреждение других ядер вызывает голодание (афагия) или чрезмерное потребление пищи (гиперфагия), и, как следствие – ожирение.

В гипоталамусе расположен центр насыщения, чувствительный к составу крови – по мере поедания пищи и ее усвоения нейроны этого центра тормозят активность нейронов центра голода.

Исследования во время хирургических операций показали, что у человека раздражение ядер гипоталамуса вызывает эйфорию, эротические переживания. В клинике отмечено также, что патологические процессы в области гипоталамуса сопровождаются ускорением полового созревания, нарушением менструального цикла, половой способности.

Как уже отмечалось, гипоталамус является одним из центров регуляции цикла «бодрствование-сон», при этом задний гипоталамус активизирует бодрствование, передний гипоталамус при стимуляции вызывает сон. Повреждение заднего гипоталамуса может вызвать так называемый **летаргический сон**.

С гипоталамусом структурно и функционально тесно связан **гипофиз**. **Задний отдел** гипофиза (нейрогипофиз) накапливает продуцируемые гипоталамусом гормоны, регулирующие водно-солевое равновесие, контролирующие функции матки и молочных желез. **Передний отдел** гипофиза (аденогипофиз) вырабатывает: **адренокортикотропный гормон** – АКТГ, который стимулирует работу желез надпочечников; **тиреотропный гормон** – стимулирует рост и секрецию щитовидной железы; **гонадотропный гормон** – регулирует активность половых желез; **соматотропный гормон** – обеспечивает развитие костной системы; **пролактин** – стимулирует рост и активность молочных желез и др.

В гипоталамусе и гипофизе образуются также нейрорегуляторные пептиды (**энкефалины и эндорфины**), обладающие морфиноподоб-

ным действием и способствующие снижению проявлений стресс-реакции.

В состав **эпиталамуса** (шишковидная железа) входит **эпифиз**. Гормон эпифиза **мелатонин** тормозит образование гонадотропных гормонов в гипофизе, а это, в свою очередь, задерживает преждевременное половое развитие.

3.3. Конечный мозг

Конечный мозг состоит из двух полушарий большого мозга. Полушария покрыты корой, под которой находится белое вещество с подкорковыми ядрами.

В соответствии с филогенезом коры полушарий большого мозга выделяют **старую кору** (археокортекс), **древнюю кору** (палеокортекс) и **новую кору** (неокортекс).

К **древней коре** относят **обонятельные луковицы**, в которые поступают афферентные волокна от обонятельного эпителия, **обонятельные тракты**, расположенные на нижней поверхности лобной доли, и **обонятельные бугорки** – вторичные обонятельные центры.

Старая кора включает кору **поясной извилины**, кору **гиппокампа** и **миндалину**.

Все остальные области коры являются новой корой. Древнюю и старую кору называют **обонятельным мозгом**.

Обонятельный мозг, помимо функций, связанных с обонянием, обеспечивает реакции настораживания и внимания, принимает участие в регуляции вегетативных функций организма. Эта система играет также важную роль в осуществлении инстинктивных форм поведения (пищевого, полового, оборонительного) и формировании эмоций.

Раздражение структур старой коры оказывает влияние на сердечно-сосудистую систему и дыхание, вызывает гиперсексуальность, изменяет эмоциональное поведение.

При электрическом раздражении миндалины наблюдаются эффекты, связанные с деятельностью пищеварительного тракта: облизывание, жевание, глотание, изменение перистальтики кишечника. Раздражение миндалины влияет и на деятельность внутренних органов – почек, мочевого пузыря, матки.

Таким образом, **существует связь структур старой коры с вегетативной нервной системой, с процессами, направленными на поддержание гомеостаза внутренних сред организма.**

Поверхность полушарий большого мозга складчатая. **Борозды** – углубления – делят ее на доли.

Центральная (роландова) борозда отделяет лобную долю от теменной доли. **Боковая** (ильевева) борозда отделяет височную долю от теменной и лобной долей. **Теменно-затылочная борозда** образует границу между теменной и затылочной долями.

Борозды разделяют полушария конечного мозга на пять долей: лобную, теменную, височную, затылочную и островковую долю, которая расположена под височной долей.

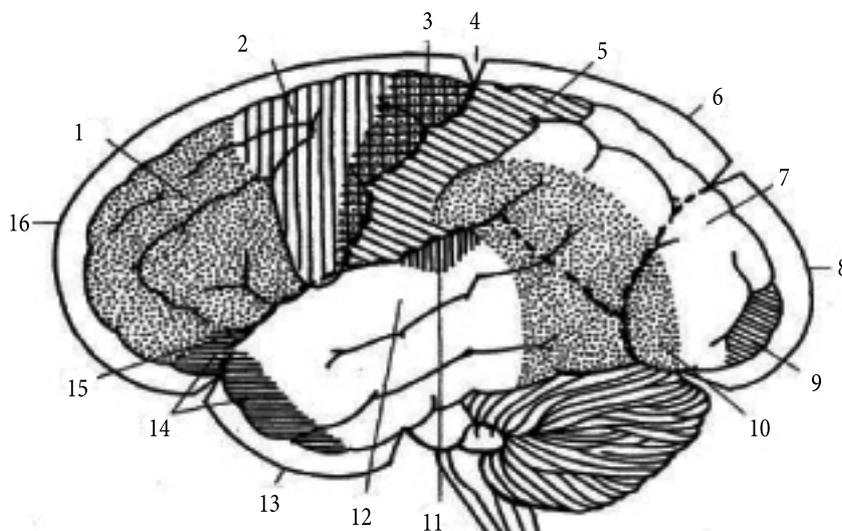


Рис. 23. Четыре основные доли коры головного мозга (лобная, височная, теменная и затылочная). Вид сбоку (цит. по: Ноздрачеву А.Д., 2001)

- 1 – префронтальная ассоциативная кора, 2 – премоторная кора, 3 – первичная двигательная кора, 4 – центральная борозда, 5 – первичная соматосенсорная кора, 6 – теменная доля, 7 – вторичная зрительная кора, 8 – затылочная доля, 9 – первичная зрительная кора, 10 – теменно-височно-затылочная ассоциативная кора, 11 – первичная слуховая кора, 12 – вторичная слуховая кора, 13 – височная доля, 14 – лимбическая ассоциативная кора, 15 – латеральная борозда, 16 – лобная доля

На поверхности каждой доли также расположены борозды (рис. 23). Различают борозды **трех порядков**: первичные, вторичные и третичные. Первичные борозды относительно стабильные и наиболее глубокие. Это границы крупных морфологических отделов мозга. Вторичные борозды отходят от первичных, а третичные от вторичных.

Между бороздами имеются складки – **извилины**, форма которых определяется конфигурацией борозд.

В лобной доле выделяют верхнюю, среднюю и нижнюю лобные извилины. В височной доле имеются верхняя, средняя и нижняя

височные извилины. Передняя центральная извилина (предцентральная) расположена перед центральной бороздой. Задняя центральная извилина (постцентральная) находится за центральной бороздой.

У человека наблюдается большая вариабельность борозд и извилин конечного мозга. Несмотря на эту индивидуальную изменчивость внешнего строения полушарий, это не сказывается на структуре личности и сознания.

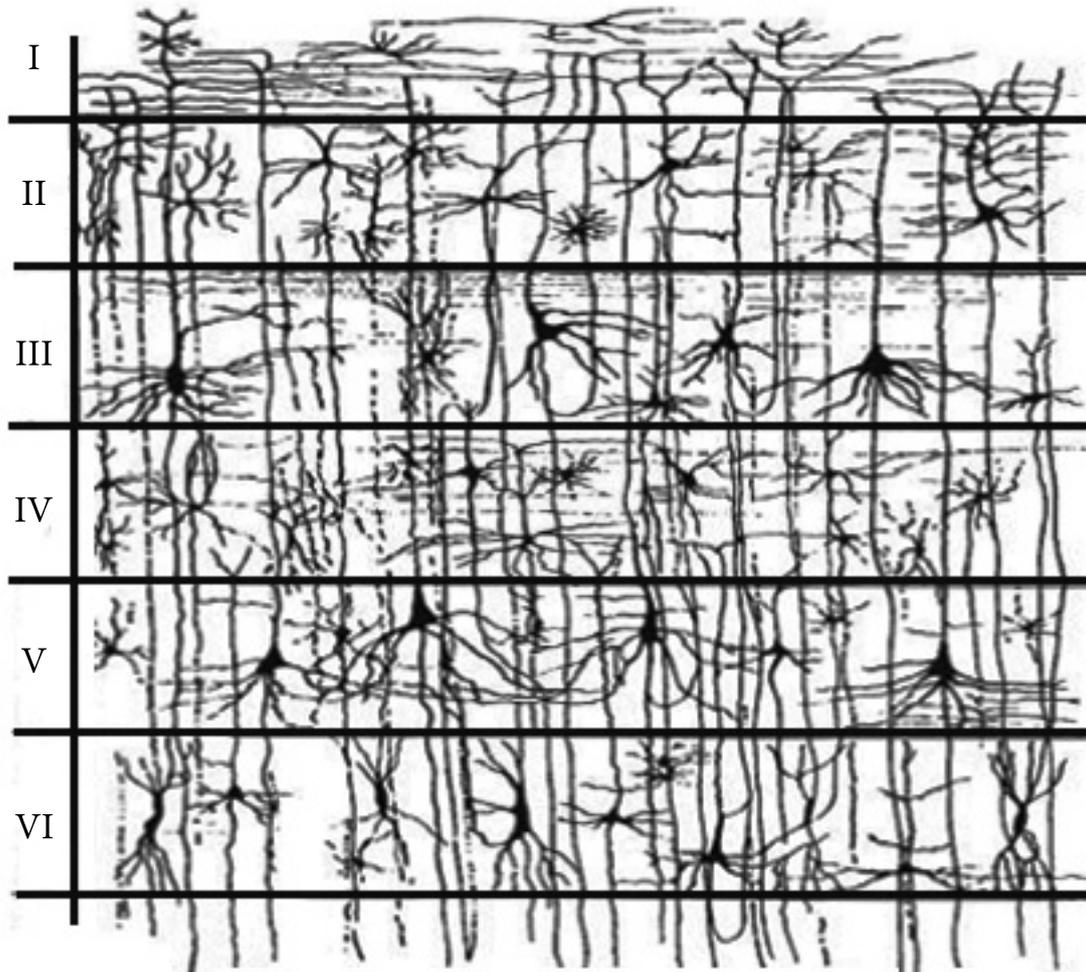
Кора головного мозга имеет ряд морфофункциональных особенностей:

- 1) многослойность расположения нейронов;
- 2) модульный принцип организации;
- 3) соматотопическая локализация рецепторных систем;
- 4) экранность – распределение внешней рецепции на плоскости нейронального поля коркового конца анализатора;
- 5) зависимость уровня активности от влияния подкорковых структур и ретикулярной формации;
- 6) наличие представительства всех функций нижележащих структур центральной нервной системы;
- 7) цитоархитектоническое распределение на поля;
- 8) наличие в специфических проекционных сенсорных и моторной системах коры вторичных и третичных полей с превалированием ассоциативных функций;
- 9) наличие специализированных ассоциативных областей коры;
- 10) динамическая локализация функций, выражающаяся в возможности компенсаций функций утраченных структур коры;
- 11) перекрытие в коре зон соседних периферических рецептивных полей;
- 12) возможность длительного сохранения следов раздражения;
- 13) реципрокная функциональная взаимосвязь возбуждительных и тормозных состояний коры;
- 14) способность к иррадиации состояния;
- 15) наличие специфической электрической активности.

Особенности структурно-функциональной организации коры мозга связаны с тем, что в ходе эволюции происходила кортикализация функций центральной нервной системы, т.е. передача ей функций нижележащих структур мозга. Однако это не означает, что кора берет на себя выполнение функций других структур. Ее роль сводится к коррекции возможных нарушений функций взаимодействующих с ней систем, более совершенного, с учетом индивидуального опыта, анализа сигналов и организации оптимальной реакции на них, формирование

в своих и в других заинтересованных структурах мозга следов о сигнале, его характеристиках, значении и характере реакции на него. В дальнейшем, по мере автоматизации реакция начинает выполняться подкорковыми структурами.

В коре выделяют 6 слоев (I-VI), каждый из которых состоит из **пирамидных, звездчатых и веретенообразных** нейронов. Шестислойное строение коры большого мозга представлено на рис. 24.



*Рис. 24. Шестислойное строение коры большого мозга
(цит. по: Ноздрачев А.Д., 2001)*

Главная особенность **пирамидных клеток** заключается в том, что их аксоны выходят из коры и оканчиваются в других корковых или иных структурах. Пирамидные нейроны имеют разную величину, их дендриты несут большое количество шипиков; аксон пирамидного нейрона, как правило, идет через белое вещество в другие зоны коры или другие структуры ЦНС.

Название **звездчатых клеток** также обусловлено их формой. Звездчатые клетки имеют короткие, хорошо ветвящиеся дендриты и короткий аксон, обеспечивающий связи нейронов в пределах самой коры большого мозга. Их аксоны оканчиваются в коре, т. е. речь идет о корковых интернейронах.

Кора представляет собой поверхностный слой, покрывающий полушария головного мозга и образованный преимущественно вертикально ориентированными нервными клетками – **веретенообразными нейронами**, их отростками, пучками афферентных и эфферентных нервных волокон, обеспечивающими вертикальные или горизонтальные взаимосвязи нейронов разных слоев коры.

VI слой (афферентный) состоит из мелкозернистых, полиморфных клеток, связан с органами чувств. Большинство нейронов этого слоя образует **кортикоталамические пути**.

V слой (эфферентный), **внутренний пирамидный**. Это слой крупных пирамидных клеток (Бецца), которые являются выходными нейронами, их аксоны идут в ствол мозга и спинной мозг.

IV слой коры – внутренний зернистый, содержит преимущественно звездчатые клетки. Здесь заканчиваются специфические **таламокортикальные пути**, т. е. пути, начинающиеся от рецепторов анализаторов. Сюда приходят волокна, несущие импульсы от периферических рецепторов.

Эти 3 слоя образуют **первичные** или **проекционные зоны** коры. Их основная функция – прием и анализ возбуждения, поступающего от периферических рецепторов. Нормальный доношенный ребенок рождается с уже сформированными первичными зонами коры больших полушарий. Над каждой первичной зоной коры надстраивается система **вторичных зон**, в которых преобладают более сложные по своему строению **II** и **III** слои коры. Они состоят из клеток с короткими аксонами, поэтому возбуждение не выходит за их пределы, а циркулирует внутри слоя, обеспечивая, таким образом, **ассоциативные функции**, т. е. способность к установлению ассоциаций (синтезу возбуждения).

III – наружный пирамидный слой, формируется из пирамидных клеток малой величины с короткими аксонами и вместе со **II** слоем обеспечивает корко-корковые связи различных участков полушарий.

II – наружный зернистый слой состоит из звездчатых клеток с короткими аксонами, определяющих длительность циркулирования возбуждения в коре большого мозга, т. е. имеющих отношение к памяти.

Выделяют **вторичные теменные** (общечувствительные), **затылочные** (зрительные) и **височные** (слуховые) зоны коры. Вторичные зоны созревают к 2–3 годам.

На границах между корковыми представительствами отдельных чувствительных зон коры больших полушарий расположены клетки I слоя (клетки с короткими аксонами).

I – верхний молекулярный слой, представлен в основном ветвлениями восходящих дендритов пирамидных нейронов, среди которых расположены редкие горизонтальные клетки и клетки-зерна, сюда же приходят волокна неспецифических ядер таламуса, регулирующие через дендриты этого слоя уровень возбудимости коры большого мозга. I слой образует **третичные** или **ассоциативные зоны** коры, основной функцией которых является вторичный синтез возбуждения. В коре головного мозга можно выделить две группы третичных зон: **заднюю** (височно-теменно-затылочную) и **переднюю**.

Третичные зоны коры обеспечивают совместную работу корковых звеньев отдельных анализаторов – наиболее сложные интегративные функции коры головного мозга. Задние третичные зоны созревают к 6–7 годам, передние – к 14–15 годам. В I–IV слоях воспринимаются и обрабатываются поступающие в кору в виде импульсов сигналы. Покидающие кору эфферентные пути формируются преимущественно в V–VI слоях.

При сохранении общего плана строения разные участки коры (в пределах одной области) отличаются по толщине слоев. В некоторых слоях можно выделить несколько подслоев. Кроме того, имеются различия клеточного состава (разнообразие нейронов, плотность и их расположение). С учетом всех этих различий Бродман выделил 53 участка, которые назвал **цитоархитектоническими полями** и обозначил арабскими цифрами от 1 до 53. Причем, разделение на цитоархитектонические поля формируется по мере совершенствования функции коры в филогенезе.

Каждое цитоархитектоническое поле отличается не только клеточным строением, но и расположением нервных волокон, которые могут идти как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях. Скопление нервных волокон в пределах цитоархитектонического поля называют **миелоархитектоникой**.

Первичные слуховые, соматосенсорные, кожные и другие поля имеют рядом расположенные вторичные и третичные поля, обеспечивающие ассоциацию функций данного анализатора (сенсорной систе-

мы) с функциями других анализаторов. Для всех анализаторов характерен **соматотопический принцип организации** проекции на кору периферических рецепторных систем. Так, в сенсорной коре II центральной извилины имеются участки представительства каждой точки кожной поверхности, в двигательной коре каждая мышца имеет свою топику, свое место, раздражая которое можно получить движение этой мышцы; в слуховой коре имеется топическая локализация определенных тонов (**топическая локализация**). В проекции рецепторов сетчатки глаза на 17-е зрительное поле коры имеется точное топографическое распределение. Гибель локальной зоны 17 поля приводит к слепоте, если изображение падает на участок сетчатки, проецирующийся на поврежденную зону коры.

Особенностью корковых полей является **экранный принцип** их функционирования. Этот принцип заключается в том, что рецептор проецирует свой сигнал не на один нейрон коры, а на их поле, которое образуется коллатеральными и связями нейронов. В результате сигнал фокусируется не «точка в точку», а на множестве нейронов, что обеспечивает его полный анализ и возможность передачи в другие участвующие в данном процессе структуры. Экранный принцип реализуется благодаря особой организации взаимодействия входных и выходных элементов коры.

Входные (афферентные) импульсы поступают в кору снизу, поднимаются к звездчатым и пирамидным клеткам 3-4-5 слоев коры. От звездчатых клеток 4-го слоя сигнал идет к пирамидным нейронам 3-го слоя, а отсюда – по ассоциативным волокнам – к другим полям, областям коры мозга. Звездчатые клетки 3 поля переключают сигналы, идущие в кору, на пирамидные нейроны 5 слоя, отсюда обработанный сигнал уходит из коры к другим структурам мозга.

В коре входные и выходные элементы вместе со звездчатыми клетками образуют так называемые «**колонки**» – функциональные единицы коры, организованные в вертикальном направлении. Доказательством служит то, что, если микроэлектрод погружать в кору перпендикулярно, то на своем пути он встречает нейроны, реагирующие на один вид раздражения. Если же микроэлектрод проходит по коре горизонтально, то он встречает нейроны, реагирующие на разные виды стимулов.

Колонка имеет диаметр около 500 мкм и определяется зоной распределения коллатералей восходящего афферентного таламокортикального волокна. Соседние колонки имеют взаимосвязи, объединяющие участки множества колонок для реализации той или иной реакции.

Возбуждение одной из колонок приводит к торможению соседних. Каждая колонка может иметь ряд ансамблей, реализующих какую-либо функцию по вероятностно-статистическому принципу. Этот принцип заключается в том, что в реакции при повторном раздражении участвует не вся группа нейронов, а только ее часть, причем в каждом случае эта часть участвующих нейронов может быть разной. Для выполнения функции формируется **группа активных нейронов**, среднестатистически достаточная для обеспечения нужной функции (**статистический принцип**).

Наличие структурно-различных полей предполагает и разное их функциональное предназначение. Так, в коре мозга и затылочной доле имеется зрительная область, которая воспринимает зрительные сигналы (поле 17), распознает их (поле 18), оценивает значение увиденного (поле 19). Повреждение поля 18 приводит к тому, что человек видит, но не узнает предметы, видит написанные слова, но не понимает их. В височной доле коры расположены 22, 41, 42 поля, участвующие в восприятии и анализе слуховых раздражений, организации слухового контроля речи. Повреждение поля 22 приводит к нарушению понимания значения произносимых слов. В височной доле локализован и корковый конец вестибулярного анализатора. Теменная доля мозга связана с соматической чувствительностью, относящейся к речевой функции. Здесь оцениваются воздействия на рецепторы кожи, рецепторы глубокой чувствительности и осуществляется оценка веса, свойств поверхности, формы, размера предмета. В лобной области расположены центры координации движений, в том числе и речи.

Распределение функций по областям мозга не является абсолютным: практически все области мозга имеют **полисенсорные** нейроны, т. е. нейроны, реагирующие на различные раздражения. Отсюда, при повреждении, например, поля 17 зрительной области, его функцию могут выполнять поля 18 и 19. Помимо этого, разные двигательные эффекты раздражения одного и того же пункта коры наблюдаются в зависимости от текущей деятельности. Если операцию удаления одной из зон коры провести в раннем детском возрасте, когда распределение функций закреплено еще не жестко, восстановление функции утраченной области происходит практически полностью. Все это – проявления механизмов **динамической локализации функций**, позволяющих компенсировать функционально и анатомически нарушенные структуры. Механизм динамической локализации функций проявляется тем, что в коре имеет место последовательное **перекрытие периферических рецептивных полей**.

Особенностью коры головного мозга является ее способность длительно **сохранять следы возбуждения**. В спинном мозге после раздражения следовые процессы сохраняются секунды; в подкорково-стволовых отделах – в форме сложных двигательных-координаторных актов, доминантных установок, эмоциональных состояний эти процессы длятся часами. В коре мозга следовые процессы могут сохраняться в течение всей жизни. Это свойство придает коре исключительное значение в механизмах переработки и хранения информации, накопления базы знаний. Сохранение следов возбуждения в коре проявляется в колебаниях циклов уровня возбудимости коры, которые продолжаются в двигательной коре 3-5 минут, в зрительной – 5-8 минут.

Основные процессы, происходящие в коре, реализуются посредством двух состояний: **возбуждения** и **торможения**. Эти состояния всегда реципрокны. Они возникают, например, в пределах двигательного анализатора, что наблюдается всегда при движениях, они могут возникать и между разными анализаторами. Тормозное влияние одного анализатора на другие обеспечивает сужение, сосредоточенность внимания на одном процессе. Реципрокные отношения активности часто наблюдаются в соседних нейронах.

Взаимоотношения между возбуждением и торможением в коре проявляются в форме так называемого **латерального торможения**. При латеральном торможении вокруг зоны возбуждения формируется зона заторможенных нейронов, и она, как правило, в два раза по протяженности больше зоны возбуждения. Латеральное торможение обеспечивает контрастность восприятия, что, в свою очередь, позволяет идентифицировать воспринимаемый объект.

Помимо латерального пространственного торможения, в коре после возбуждения всегда возникает торможение активности, и наоборот, после торможения – возбуждение (последовательная индукция). В тех случаях, когда торможение не в состоянии сдерживать возбудительный процесс в определенной зоне, возникает **иррадиация возбуждения в коре**. Иррадиация может происходить по коре от нейрона к нейрону, по системам ассоциативных волокон 1-го слоя, тогда она имеет очень малую скорость – 0,5–2,0 м в секунду. Иррадиация возбуждения возможна и за счет аксонных связей пирамидных клеток 3-го слоя коры между соседними структурами, в том числе, между разными анализаторами. Иррадиация возбуждения обеспечивает взаимосвязь состояний разных областей коры при организации условно-рефлекторного и других форм поведения.

Наряду с иррадиацией возбуждения, которое происходит за счет импульсной передачи активности, существует **иррадиация торможения** по коре. Механизм иррадиации торможения заключается в переводе нейронов в тормозное состояние, за счет торможения приходящих к ним аксонов, их синапсов.

Система волокон полушарий. Оба полушария имеют три типа волокон: проекционные, ассоциативные и комиссуральные. По проекционным волокнам возбуждение поступает в кору от рецепторов по специфическим проводящим путям. Ассоциативные волокна связывают между собой различные области одного и того же полушария. Например, затылочную область с височной, затылочную – с лобной, лобную – с теменной областью. Комиссуральные волокна связывают симметричные участки обоих полушарий. Среди комиссуральных волокон выделяют **переднюю, заднюю мозговые спайки и мозолистое тело.**

3.4. Ретикулярная формация

Ретикулярная формация мозга представлена сетью нейронов с диффузными многочисленными связями между собой и двусторонними связями практически со всеми структурами центральной нервной системы: спинным мозгом, лимбической системой, базальными ганглиями, таламусом, гипоталамусом. Она **располагается** в толще серого вещества **продолговатого, среднего, промежуточного мозга, регулирует** уровень активности **коры мозга, мозжечка, таламуса, спинного мозга.**

Генерализованный характер влияния ретикулярной формации на многие структуры мозга позволяет считать ее **неспецифической системой.** Однако она может избирательно **активизировать** или **тормозить** моторные, сенсорные, висцеральные, поведенческие системы мозга. Сетевое строение обеспечивает высокую надежность ее функционирования, устойчивость к локальным повреждающим воздействиям, поскольку последние всегда компенсируются за счет сохранившихся элементов сети. Важным принципом функционирования ретикулярной формации, обеспечивающим ее надежность, является и то, что раздражение любой из ее частей за счет диффузности связей охватывает всю данную структуру. Большинство **нейронов** ретикулярной формации имеют **длинные дендриты и короткий аксон.** Среди них есть **гигантские нейроны** с **длинным аксоном,** образующие пути в другие области мозга.

Активность нейронов ретикулярной формации различна и, в принципе, сходна с активностью нейронов других структур мозга. Среди ретикулярных нейронов имеются такие, которые обладают устойчивой ритмической активностью, не зависящей от приходящих сигналов. В то же время, в ретикулярной формации среднего мозга и моста имеются нейроны, которые возбуждаются только при стимуляции зрительных или слуховых рецепторов. Это так называемые **специфические нейроны**, они обеспечивают быструю реакцию на внезапные, неопознанные сигналы.

3.4.1. Функции ретикулярной формации мозга

В ретикулярную формацию продолговатого мозга и моста конвергируют сигналы от разных сенсорных входов. На нейроны моста приход сигналов от соматосенсорных систем более выражен, чем от зрительной и слуховой. В то же время, на нейроны ретикулярной формации среднего мозга, в основном, приходят сигналы от зрительной и слуховой систем. Ретикулярная формация контролирует также передачу сенсорной информации, идущей через ядра таламуса. Это происходит за счет того, что при интенсивном внешнем раздражении нейроны неспецифических ядер таламуса затормаживаются, тем самым снимается их тормозящее влияние с релейных ядер того же таламуса и облегчается передача сенсорной информации в кору.

Зрительные и вестибулярные сигналы сходятся в ретикулярную формацию моста в месте, где формируется ретикулярный путь, обеспечивающий участие вестибулярных и зрительных сигналов в организации двигательной активности.

В ретикулярной формации моста, продолговатого, среднего мозга имеются нейроны, которые реагируют на болевые раздражения, идущие от рецепторов мышц или внутренних органов. Последнее создает общее диффузное, дискомфортное, не всегда четко локализуемое болевое ощущение. Повторение любого вида стимуляции приводит к снижению импульсной активности нейронов, т. е. наступает **адаптация**, привыкание, присущее и ретикулярной формации ствола мозга.

От ретикулярной формации к мотонейронам спинного мозга и черепно-мозговым ядрам поступают сигналы, организующие положение головы, туловища и т.д. Ретикулярные пути, облегчающие активность моторных систем спинного мозга, берут начало от всех отделов ретикулярной формации. Пути, идущие от моста, тормозят активность мотонейронов спинного мозга, иннервирующих сгибатели,

и активируют мотонейроны разгибателей. Пути, идущие от продолговатого мозга, вызывают противоположные эффекты. Раздражение ретикулярной формации приводит к тремору, повышению тонуса мышц. После прекращения раздражения вызванный им эффект сохраняется длительно, видимо, за счет циркуляции возбуждения в сети нейронов. Ретикулярная формация имеет прямое отношение к регуляции цикла «бодрствование-сон»: стимуляция одних ее структур приводит к развитию сна, стимуляция других вызывает пробуждение.

Возбуждение ретикулярной формации продолговатого мозга или моста вызывает синхронизацию активности коры мозга, появление медленных ритмов в ее электрических показателях, сонное торможение. Возбуждение ретикулярной формации среднего мозга вызывает противоположный эффект пробуждения: десинхронизацию активности коры, появление быстрых низкоамплитудных ритмов электрических показателей.

Ретикулярная формация ствола мозга участвует в передаче информации от коры мозга, спинного мозга к мозжечку и, наоборот, от мозжечка к этим же структурам. Функция этих связей заключается в подготовке и реализации моторики, связанной с привыканием, ориентировочными реакциями, болевыми реакциями, организацией ходьбы, движениями глаз.

Раздражение ретикулярной формации вызывает как торможение спинальных рефлексов, так и их облегчение. Это происходит в тех случаях, когда возникает необходимость регуляции позы или смены одного движения другим.

Регуляция висцеральных функций организма со стороны ретикулярной формации наиболее четко проявляется на примере деятельности дыхательного и сердечно-сосудистых центров, расположенных в разных отделах ствола мозга.

Нейроны ретикулярной формации чрезвычайно чувствительны к гуморальным влияниям. Данный факт может свидетельствовать о том, что тонические воздействия ретикулярной формации зависят от состояния всего организма.

3.5. Подкорковые ядра

Базальные ганглии головного мозга (стриарные тела) включают три парных образования: **неостриатум** (хвостатое ядро и скорлупа), **палеостриатум** (бледный шар), **ограда**.

3.5.1. Функции неостриатума

Неостриатум – эволюционно более позднее образование, чем палеостриатум и функционально оказывает на него тормозящее влияние.

Функции любых образований головного мозга определяются, прежде всего, их связями с **неостриатумом**. Связи неостриатума имеют четкую топографическую направленность и функциональную очерченность.

Хвостатое ядро и скорлупа получают нисходящие связи преимущественно от экстрапирамидной коры, но и другие поля коры посылают к ним большое количество аксонов. Основная часть аксонов хвостатого ядра и скорлупы идет к бледному шару, отсюда – к таламусу и только от него – к сенсорным полям. Следовательно, между этими образованиями имеется замкнутый круг: неостриатум → палеостриатум → таламус → кора → неостриатум.

Неостриатум имеет функциональные связи со структурами, лежащими вне этого круга: с черной субстанцией, красным ядром, льюисовым телом, вестибулярными ядрами, мозжечком, γ -клетками спинного мозга.

Обилие и характер связей неостриатума свидетельствуют о его участии в интегративных процессах, в организации и регуляции движений, вегетативной регуляции работы органов.

В характере взаимодействий **неостриатума** и **палеостриатума** преобладают тормозные влияния. В случае повреждения хвостатого ядра у животного появляется двигательная гиперактивность.

Взаимодействие **черной субстанции** с **неостриатумом** основано на прямых и обратных связях между ними. Стимуляция хвостатого ядра усиливает активность нейронов черного вещества. Стимуляция черного вещества приводит к увеличению, а его разрушение – к уменьшению количества дофамина в хвостатом ядре. Дофамин синтезируется в клетках черной субстанции, а затем со скоростью 0,8 мм в час транспортируется к синапсам нейронов хвостатого ядра. В неостриатуме на 1 г нервной ткани накапливается до 10 мкг дофамина, что в 6 раз больше, чем в других отделах переднего мозга, в бледном шаре – в 19 раз больше, чем в мозжечке. Дофамин подавляет фоновую активность большинства нейронов хвостатого ядра, что позволяет снять тормозящее действие этого ядра на активность бледного шара. Благодаря дофамину проявляется растормаживающий механизм взаимодействия между нео- и палеостриатумом. **При недостатке дофамина** в неостриатуме, что наблюдается при дисфункции черного вещества,

нейроны бледного шара растормаживаются, активизируют спиностволовые системы, это приводит к двигательным нарушениям в виде **ригидности мышц**.

Кортикостриарные связи топически локализованы. Так, передние области мозга связаны с головкой хвостатого ядра. Патология, возникающая в одной из взаимосвязанных областей кора-неостриатум, функционально компенсируется сохранившейся структурой.

Неостриатум и палеостриатум принимают участие в таких интегративных процессах как условнорефлекторная деятельность, двигательная активность. Это выявляется при их стимуляции, деструкции и при регистрации электрической активности.

Прямое раздражение некоторых зон неостриатума вызывает поворот головы в сторону, противоположную раздражаемому полушарию, животное начинает двигаться по кругу, т. е. возникает так называемая циркуляторная реакция. Раздражение других областей неостриатума вызывает прекращение всех видов активности человека или животного: ориентировочной, эмоциональной, двигательной, пищевой. При этом в коре мозга наблюдается медленноволновая электрическая активность.

Стимуляция хвостатого ядра во время нейрохирургической операции нарушает речевой контакт с больным: если больной что-то говорил, то он замолкает, а после прекращения раздражения не помнит, что к нему обращались. В случаях травм черепа с симптомами раздражения неостриатума у больных отмечается **ретро-, антеро- или ретроантероградная амнезия**. Раздражение хвостатого ядра на разных этапах выработки рефлекса приводит к торможению выполнения этого рефлекса.

Раздражение хвостатого ядра может полностью предотвратить восприятие болевых, зрительных, слуховых и других видов стимуляции. Раздражение вентральной области хвостатого ядра снижает, а дорсальной – повышает слюноотделение.

Ряд подкорковых структур также получает тормозное влияние со стороны хвостатого ядра. Так, стимуляция хвостатых ядер вызывала веретенообразную активность в зрительном бугре, бледном шаре, субталамическом теле, черном веществе и др.

Таким образом, специфичным для раздражения хвостатого ядра является торможение активности коры, подкорки, торможение безусловного и условно-рефлекторного поведения.

Хвостатое ядро, наряду с тормозящими структурами, имеет и возбуждающие. Поскольку возбуждение неостриатума тормозит движения, вызываемые из других отделов мозга, то оно может тормозить и движения, вызываемые раздражением самого неостриатума. В то же время, если его возбудительные системы стимулируются изолированно, они вызывают то или иное движение. Если считать, что функция хвостатого ядра заключается в обеспечении перехода одного вида движения в другое, т.е. прекращении одного движения и обеспечении нового путем создания позы, условий для изолированных движений, то становится понятным существование двух функций хвостатого ядра – тормозной и возбуждающей.

Эффекты выключения неостриатума показали, что функция его ядер связана с регуляцией тонуса мускулатуры. Так, при повреждении этих ядер наблюдались гиперкинезы типа: непроизвольных мимических реакций, тремора, атетоза, торсионного спазма, хорей (подергивания конечностей, туловища, как при нескоординированном танце), двигательной гиперактивности в форме бесцельного перемещения с места на место.

При повреждении неостриатума имеют место расстройства высшей нервной деятельности, затруднение ориентации в пространстве, нарушение памяти, замедление роста организма. После двустороннего повреждения хвостатого ядра условные рефлексы исчезают на длительный срок, выработка новых рефлексов затрудняется, дифференцировка, если и образуется, то отличается непрочностью, отсроченные реакции выработать не удается.

При повреждении хвостатого ядра общее поведение отличается застойностью, инертностью, трудностью переключений с одной формы поведения на другую. При воздействиях на хвостатое ядро имеют место расстройства движения: двустороннее повреждение полосатого тела ведет к безудержному стремлению движения вперед, одностороннее повреждение – приводит к манежным движениям.

Несмотря на большое функциональное сходство хвостатого ядра и скорлупы, все же имеется ряд функций, специфичных для последней. Для скорлупы характерно участие в организации пищевого поведения; ряд трофических нарушений кожи, внутренних органов возникает при дефиците функции скорлупы. Раздражения скорлупы приводят к изменениям дыхания, слюноотделения.

Из фактов о том, что стимуляция неостриатума приводит к торможению условного рефлекса, следовало бы ожидать, что разрушение

хвостатого ядра вызовет облегчение условнорефлекторной деятельности. Но оказалось, что разрушение хвостатого ядра также приводит к торможению условнорефлекторной деятельности. Видимо, **функция хвостатого ядра не является просто тормозной, а заключается в корреляции и интеграции процессов оперативной памяти.** Об этом свидетельствует также тот факт, что на нейронах хвостатого ядра конвергирует информация от различных сенсорных систем, так как большая часть этих нейронов полисенсорна. Таким образом, **неостриатум является подкорковым интегративным и ассоциативным центром.**

3.5.2. Функции палеостриатума

В отличие от неостриатума, стимуляция палеостриатума не вызывает торможения, а провоцирует ориентировочную реакцию, движения конечностей, пищевое поведение (жевание, глотание и т.д.).

Разрушение бледного шара приводит к гипомимии, гиподинамии, эмоциональной тупости. Повреждение бледного шара вызывает у людей маскообразность лица, тремор головы, конечностей, причем этот тремор исчезает в покое, во сне и усиливается при движениях, речь становится монотонной. При повреждении бледного шара имеет место **миоклония** – быстрые подергивания отдельных мышечных групп или отдельных мышц рук, спины, лица. У человека с дисфункцией бледного шара начало движений становится трудным, исчезают вспомогательные и реактивные движения при вставании, нарушаются содружественные движения рук при ходьбе (**синкинезии**).

3.5.3. Функции оградаы

Локализация и малые размеры оградаы представляют определенные трудности в исследовании ее физиологической роли. Это ядро имеет форму узкой полоски серого вещества. Медиально она граничит с наружной капсулой, латерально – с капсулой экстрема.

Ограда тесно связана с островковой корой как прямыми, так и обратными связями. Кроме того, прослеживаются связи от оградаы к лобной, затылочной, височной коре, показаны обратные связи от коры к оградае. Ограда связана с обонятельной луковицей, с обонятельной корой своей и контралатеральной стороны, а также с оградаей другого полушария. Из подкорковых образований ограда связана со скорлупой, хвостатым ядром, черным веществом, миндалевидным комплексом, зрительным бугром, бледным шаром.

Реакции нейронов ограда широко представлены на соматические, слуховые, зрительные раздражения, причем эти реакции, в основном, возбуждительно-го характера.

В случае полного перерождения ограда больные не могут говорить, хотя находятся в полном сознании. Стимуляция ограда вызывает ориентировочную реакцию, поворот головы, жевательные, глотательные, иногда рвотные движения. Если раздражение производилось одновременно с подачей условного сигнала, то условный рефлекс тормозится. Стимуляция ограда во время еды тормозит поедание пищи. При повреждении ограда левого полушария у человека наблюдаются расстройства речи.

Таким образом, **базальные ганглии головного мозга являются интегративными центрами организации моторики, эмоций, высшей нервной деятельности.** Причем, каждая из этих функций может быть усилена или заторможена активацией отдельных образований базальных ядер.

3.6. Лимбическая система

Лимбическая система представляет собой функциональное объединение структур мозга, участвующих в организации **эмоционально-мотивационного поведения, сложных форм поведения**, таких как инстинкты, пищевое, половое, оборонительное, смена фаз сна и бодрствования. Лимбическая система, как филогенетически древнее образование мозга, оказывает регулирующее влияние на кору и подкорковые образования, устанавливая необходимое соответствие уровней их активности.

Структурами лимбической системы являются **древняя кора** (палеокортекс): **препериформная, периамигдаллярная, диагональная, обонятельные луковицы, обонятельный бугорок, прозрачная перегородка.** Вторым комплексом структур лимбической системы является **старая кора** (архикортекс), в нее входит: **гиппокамп, зубчатая фасция, поясная извилина.** Третий комплекс лимбической системы относится к мезокортексу. Это структуры **островковой коры, парагиппокамповая извилина.** И, наконец, в лимбическую систему включают подкорковые структуры: **миндалины мозга, ядра перегородки, переднее таламическое ядро, мамиллярные тела, гипоталамус.**

Особенностью лимбической системы является то, что между ее структурами имеются **простые двусторонние связи и сложные**

пути, образующие **множество замкнутых кругов**. Такая организация создает условия для **длительного циркулирования одного и того же возбуждения в системе** и, тем самым, сохранения в ней единого состояния и навязывание этого состояния другим системам мозга.

Описаны круги, обладающие функциональной спецификой. Так, **круг Пейпеца** включает: гиппокамп → мамиллярные тела → передние ядра таламуса → кора поясной извилины → парагиппокампова извилина → гиппокамп. Этот круг имеет отношение к **памяти и процессам обучения**. Другой круг образуют миндалина → гипоталамус → мезенцефальные структуры → миндалина. Его функция связана с регуляцией **агрессивно-оборонительных, пищевых и сексуальных форм поведения**. Круги разного функционального назначения связывают лимбическую систему со многими структурами центральной нервной системы, что позволяет ей реализовывать функции, специфика которых определяется включенной дополнительной структурой. Например, включение неостриатума в один из кругов лимбической системы определяет ее участие в организации тормозных процессов высшей нервной деятельности.

Большое количество связей в лимбической системе, своеобразное круговое взаимодействие ее структур создают благоприятные условия для **реверберации возбуждения по коротким и длинным кругам**. Это, с одной стороны, обеспечивает функциональное взаимодействие между частями лимбической системы, с другой – создает условия для запоминания. Обилие связей лимбической системы со структурами центральной нервной системы затрудняет выделение функций мозга, в которых она не принимала бы участия. Так, лимбическая система имеет отношение к регулированию реакций вегетативной, соматической систем при эмоционально-мотивационной деятельности, к регулированию уровня внимания, восприятия, воспроизведения эмоционально значимой информации. Лимбическая система определяет выбор и реализацию адаптационных форм поведения, определяет динамику врожденных форм поведения, поддержание гомеостаза, генеративных процессов. Наконец, лимбическая система обеспечивает создание эмоционального фона, формирование и реализацию процессов высшей нервной деятельности.

Древняя и старая кора лимбической системы имеют прямое отношение к обонятельной функции. В свою очередь, обонятельный анализатор, как самый древний из анализаторов, является неспецифическим активатором всех видов деятельности коры мозга.

Лимбическая система получила название «**висцеральный мозг**», то есть структура центральной нервной системы, связанная с регуляцией деятельности внутренних органов, поскольку миндалина, перегородка, обонятельный мозг при их возбуждении изменяют активность вегетативных систем организма в соответствии с условиями окружающей среды. Это возможно благодаря морфологическим и функциональным связям лимбической системы с более молодыми образованиями мозга, обеспечивающими взаимодействие экстероцептивных и интероцептивных систем и височной коры.

Наиболее полифункциональными образованиями лимбической системы являются гиппокамп и миндалина, физиология которых наиболее изучена.

3.6.1. Функции гиппокампа

Гиппокамп расположен в глубине височных долей мозга, является основной структурой лимбической системы. Морфологически гиппокамп представлен стереотипно повторяющимися микросетями в виде модулей, связанных между собой и с другими структурами.

Модульное строение обуславливает способность гиппокампа генерировать высокоамплитудную ритмическую активность. Связь модулей создает условие **циркулирования активности** в гиппокампе **при обучении**. При этом возрастает **амплитуда синаптических потенциалов**, увеличивается **нейросекреция клеток** гиппокампа, увеличивается **число шипиков на дендритах** его нейронов, что свидетельствует о **переходе потенциальных синапсов в активные**. На соматических пирамидных нейронах гиппокампа мало синапсов, и большая их часть является тормозной. Многочисленные связи гиппокампа как со структурами лимбической системы, так и со структурами других отделов мозга определяют его многофункциональность.

Повреждение гиппокампа у человека нарушает память на события, близкие к моменту повреждения (ретроантероградная амнезия). Нарушаются продуктивность запоминания, обработка новой информации, различение пространственных сигналов. Повреждение гиппокампа ведет к снижению эмоциональности, инициативности, замедлению скорости протекания основных нервных процессов, повышаются пороги вызова эмоциональных реакций.

3.6.2. Функции миндалины

Миндалина – подкорковая структура лимбической системы, расположенная в глубине височной доли мозга. Нейроны миндалины разнообразны по форме, функциям и нейрохимической природе. Функции миндалины связаны с обеспечением оборонительного поведения, вегетативными, двигательными, эмоциональными реакциями, мотивацией условнорефлекторного поведения.

Электрическая активность миндалины характеризуется разноамплитудными и разночастотными колебаниями. Фоновые ритмы могут коррелировать с ритмом дыхания, ритмом сердечных сокращений.

В миндалине возбуждаются многие ядра на зрительные, слуховые, интероцептивные, обонятельные, кожные раздражения. Причем, все эти раздражения вызывают изменение активности любого из ядер миндалины. Следовательно, ядра миндалины полисенсорны. Реакции ядра на внешние раздражения длятся, как правило, до 85 мс, т.е. значительно меньше, чем реакция неокортекса на подобные же раздражения.

Раздражение ядер миндалины приводит к понижению кровяного давления, редко к его повышению, к изменению сердечного ритма, нарушению проведения возбуждения по проводящей системе сердца, возникновению аритмий и экстрасистол. Стимуляция миндалины может изменить работу сердца и не сказываться на тоне сосудов, т. е. существуют отдельные влияния на сердечную мышцу и на сосуды. Урежение ритма сокращений при воздействии на миндалины отличается длительным скрытым периодом и длительным последствием. Раздражение миндалины имеет выраженный парасимпатический эффект на работу сердечнососудистой, дыхательной систем.

При искусственной активации миндалины появляются реакции облизывания, жевания, глотания, саливации, изменения перистальтики тонкого кишечника. Причем, эффекты возникают с большим латентным периодом – до 30–45 с. Стимуляция миндалин на фоне активных сокращений желудка или кишечника тормозит эти сокращения, и наоборот. Двойственное влияние миндалин выявлено на работу почек, мочевого пузыря, матки. Разнообразные эффекты раздражения миндалин обусловлены их связью с гипоталамусом, который и регулирует работу внутренних органов.

ГЛАВА 4. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ФУНКЦИЙ МОЗГА

В одном из первых учебников по физиологической психологии **П. Милнер** писал: «Прогресс в любой области науки определяется, с одной стороны, идеями, которые выдвигают ученые, а с другой – методами, позволяющими проверять эти идеи. Однако... зачастую новые методы порождают новые проблемы, вместо того, чтобы решить старые». Многие методы возникают не на основе осознанных потребностей, а в результате развития других отраслей науки, и их применение может привести к открытию явлений, которые раньше невозможно было представить. **П. Милнер признавал, что в области психологических наук очень долгое время идеи значительно опережали возможность их экспериментальной проверки.** На протяжении веков единственным источником информации о функционировании нервной системы были случаи ее заболеваний и травм, преимущественно военных. Единственным другим источником информации при изучении взаимоотношений между мозгом и сознанием были анатомические исследования. **В XIX веке** появились **методы экспериментального изучения нервной системы животных: повреждения** (разрушения или удаления) и **прямого раздражения** (химического или электрического) участков мозга. Только в **XX веке**, в результате революционных открытий в физике, биологии и медицине, информационных технологиях, **стали доступными неинвазивные** (не проникающие через поверхность) и **телеметрические методы** нейробиологических исследований. Они позволили проводить длительные исследования человека и животных в условиях свободного поведения в среде естественного обитания и сложившихся социальных отношений.

Ниже приведены краткие характеристики современных методов нейробиологических и психофизиологических исследований.

4.1. Гистохимия

Этот метод (а точнее – группа методов) позволяет с помощью специальных приемов окрашивания срезов мозга или распределения в интактном (целом, неповрежденном) мозге специальных веществ-меток обнаружить особенности протекания в его структурах ряда биохимических реакций; оценить роль нейропептидов и других

химических посредников в регуляции функций соответствующих нейронов и нервных центров. К числу важнейших методов этой группы относятся **гисторадиохимические**, когда для исследования используют вещества-метки, содержащие короткоживущие радиоизотопы. Эти принципы лежат в основе метода позитронно-эмиссионной томографии.

4.2. Электроэнцефалография

Электрическая активность мозга (кролика) впервые была зарегистрирована в 1875 г. английским хирургом Р. Кейтоном, а несколькими годами позже (1881–1882 гг.) И. М. Сеченов обнаружил колебательный характер токов мозга. Практически одновременно два исследователя: Х. Бергер (Австрия) и В.В. Правдич-Неминский (Россия) в 1924–1925 гг. графически зарегистрировали и описали характер электрической активности мозга человека. Это было проделано с помощью электродов, прикрепленных к коже головы испытуемого. Было убедительно показано, что эти волны создаются активностью мозга и зависят от состояния испытуемого, но не являются результатом активности мышц головы. Метод регистрации электрической активности мозга получил название **электроэнцефалографии**. Однако **как метод объективного исследования функционального состояния головного мозга электроэнцефалография была признана только с 1935 года**, когда Эдриан и Мэттьюз осуществили наглядную демонстрацию записи на заседании английского физиологического общества. **Электрофизиологические исследования деятельности коры позволили уточнить локализацию моторных, сенсорных и ассоциативных полей и легли в основу современных методов объективной оценки функционального состояния структур головного мозга.** Электроэнцефалография получила широкое применение в клинике нервных болезней, в психиатрии и психофизиологии.

Спонтанная электрическая активность мозга характеризуется специфическими ритмами определенной частоты и амплитуды и одновременно может быть записана от многих участков черепа. Это позволяет изучать пространственные специфические паттерны (группы импульсов) ЭЭГ и их корреляцию с высшими психическими функциями. В настоящее время используется общепринятый метод наложения электродов «10×20» (Jasper H, 1958). **Выделяют следующие ритмы мозга** (рис. 25):

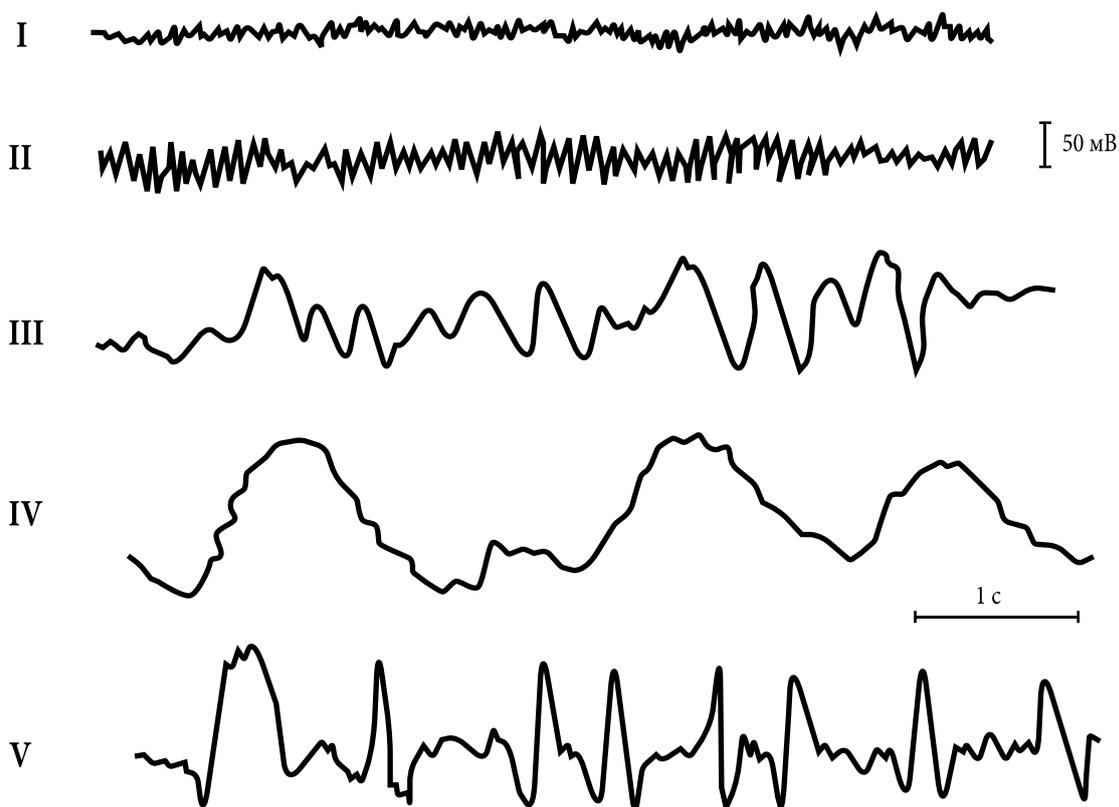


Рис. 25. Основные ритмы электроэнцефалограммы (ЭЭГ)
(по Jasper H., 1958)

I – бета-ритм; II – альфа-ритм; III – тета-ритм;
IV – дельта-ритм; V – судорожные разряды

Альфа-ритм имеет частоту **8–13 Гц** и амплитуду **5–100 мкВ** и регистрируется преимущественно в затылочной и теменной областях. Это наиболее часто встречающийся ритм, наблюдается в состоянии спокойного бодрствования, медитации и длительной монотонной деятельности. Если человека отвлечь каким-либо сигналом, то ритм десинхронизируется. Это обозначается как реакция активации или пробуждения. Отсутствует у слепых людей или при атрофии зрительного нерва. Разновидностями альфа-ритма являются мю-ритм и каппа-ритм. **Мю-ритм** отличается округленной (аркообразной) вершиной волн, регистрируется в области центральной (роландовой) борозды при тактильном и проприорецептивном раздражении. **Каппа-ритм** имеет частоту 8–12 Гц, амплитуду 5–40 мкВ и регистрируется в височной области при умственной деятельности.

Бета-ритм имеет частоту **18–30 Гц** и амплитуду колебаний **около 2–20 мкВ**. Его локализация – в области предцентральной извилины и во фронтальной коре (лобная область). Распространяется на другие области коры при различных видах интенсивной деятельности.

Гамма-ритм имеет частоту **выше 30 Гц** (интервал от 30 до 500 Гц) и амплитуду всего **около 2 мкВ** (но не более 15 мкВ). Наблюдается в предцентральной, фронтальной, височной, теменной и других зонах коры при максимальном напряжении внимания.

Дельта-ритм имеет частоту **0,5–4,0 Гц** и амплитуду **20–200 мкВ**. Зона появления этих волн варьирует. Наблюдается при наркотическом и естественном сне.

Тета-ритм возникает в диапазоне **4–7 Гц** и **5–100 мкВ**. Он наиболее выражен во фронтальной коре и гиппокампе и связан с поисковым поведением и эмоциональным напряжением.

Сонные веретена имеют частоту **12–14 Гц** и широкую зону распространения.

Рисунок ЭЭГ определенным образом меняется с переходом ко сну и с изменениями функционального состояния в бодрствовании, во время эпилептических припадков и других патологических состояний.

С развитием компьютерных технологий широкое применение получили методы спектрального и корреляционного анализа ЭЭГ. Тем не менее, следует отметить, что метод ЭЭГ имеет очевидные недостатки, заключающиеся в том, что существуют помехи при сокращении мышц тела (особенно головы), мигании, а также наложение зубцов R электрокардиограммы.

4.2.1. Метод вызванных потенциалов

Сенсорные стимулы или прямое раздражение структур мозга вызывают изменения в суммарной электрической активности мозга, которые выглядят как последовательность из нескольких позитивных и негативных волн, протекающих в течение 0,5–1 секунды после стимула. Этот ответ получил **название вызванного потенциала** (evoked potential). Современные методические приемы позволяют определять вызванную активность как нейронных комплексов в определенных отделах мозга, так и одиночных нейронов. Метод вызванных потенциалов (**ВП**) используется в основном у человека и регистрируется с помощью стандартных способов наложения электродов (скальпных), а также через назофарингеальные (носоглоточные) и другие электроды. Метод регистрации ВП является одним из ведущих в изучении

ряда важнейших функций мозга, таких, как восприятие, память и другие, а также их нарушений при патологии мозга органической и функциональной природы. Анализ вызванных потенциалов весьма сложен и связан с использованием компьютерных технологий и сложных преобразований: метода когерентного накопления ЭЭГ-сигналов с последующим усреднением, фильтрации Винера и Уолша, идентификации вызванного потенциала в результате сравнения с эталоном и т. д.

4.3. Магнитоэнцефалография

Первые измерения электромагнитной активности мозга человека были произведены Д. Коэном из Массачусетского технологического института в 1968 году. Магнитным методом он зарегистрировал спонтанный альфа-ритм у здоровых испытуемых и изменения активности мозга у больных эпилепсией. Однако широкое распространение магнитоэнцефалография получила только после создания СКВИДов (сверхпроводниковых квантовомеханических интерференционных датчиков), а позднее – магнитометров с оптической накачкой (МОН). Каждый магнитометр имеет множество датчиков, позволяющих получать пространственную картину распределения электромагнитных потенциалов мозга (ЭМП). Современные магнитометры имеют высокую временную и пространственную разрешающую способность (до 1 мм и 1 мс). **Магнитоэнцефалограмма (МЭГ)** по сравнению с ЭЭГ обладает рядом преимуществ. Прежде всего, это связано с бесконтактным способом регистрации. МЭГ не испытывает искажений от кожи, подкожной жировой клетчатки, костей черепа, оболочек мозга, крови, ликвора и т. д., так как магнитная проницаемость для воздуха и тканей примерно одинакова. К настоящему времени надежно определены электромагнитные характеристики периферических и центральных полей зрительного, слухового анализаторов, а также генераторов полей соматических и моторных областей коры головного мозга человека.

4.4. Томографические методы исследования мозга

Общий принцип томографии был сформулирован в 1927 году австрийским физиком Дж. Родоном, который занимался проблемами гравитации. Он доказал, что, имея множество изображений срезов объекта, можно восстановить всю его структуру и при желании

получить изображение тех его срезов, которые исходно не были получены. Различают **структурную** и **функциональную томографию**. Рентгеновская томография и магнитно-резонансная томография относятся к структурным, а позитронно-эмиссионная томография – к функциональным методам картирования мозга.

4.4.1. Магнитно-резонансная томография

Магнитно-резонансная томография (МРТ) изначально относилась к структурным методам и использовалась для получения карт мозга на основе контраста белого и серого вещества. В последние десятилетия появился метод функциональной МРТ (ФМРТ), который базируется на парамагнитных свойствах гемоглобина. Один из основных принципов ФМРТ заключается в измерении пространственного распределения гемоглобина, отдавшего свой кислород (дезоксигемоглобина), а точнее – соотношения дезоксигемоглобин/гемоглобин. Дополнительный приток кислорода к активному участку мозга приводит к снижению в нем концентрации дезоксигемоглобина. Существование многих локусов активации отражается в неравномерном распределении в мозге дезоксигемоглобина, что создает неоднородность магнитного поля. Ее используют для создания карт локальных активаций. Функциональная МРТ позволяет выявлять участки мозга с активно работающими нейронами. Данный метод постепенно вытесняет позитронно-эмиссионную томографию, так как более безопасен и имеет лучшее временное разрешение.

4.4.2. Позитронно-эмиссионная томография

Позитронно-эмиссионная томография (ПЭТ) мозга основана на выявлении распределения в мозге различных химических веществ, которые принимают участие в обменных процессах нервной ткани. Для этого используют короткоживущие позитрон-излучающие радиоизотопы (углерода, кислорода, азота и т.д.), входящие в состав биоорганических соединений. Эти соединения вводят в кровоток и отслеживают их продвижение в мозге с помощью детекторов позитронно-эмиссионной камеры, связанных с компьютером. В результате анализа получается трехмерное изображение распределения изотопа в структурах мозга.

4.4.3. Термоэнцефалоскопия

С помощью данного метода оценивают локальный метаболизм мозга и кровотоков по теплопродукции. Мозг излучает тепло в инфракрасном диапазоне. Это излучение мозга улавливается на расстоянии от нескольких сантиметров до метра термовизором с автоматической системой сканирования. Каждая термокарта содержит 10–16 тысяч отдельных точек, образующих матрицу 128×85 или 128×128 точек. В работающем мозге температура отдельных участков постоянно меняется. В конечном итоге можно отследить временные и пространственные изменения метаболической активности мозга.

Существует единая методология применения томографии для изучения высших психических функций мозга. Она предполагает **процедуру вычитания** карты активности мозга, полученной во время выполнения менее сложной когнитивной операции, из карты активности, соответствующей более сложной психической операции. Эта процедура применима также для обработки данных, полученных при электроэнцефалографических исследованиях. Особенно ценные результаты получаются при объединенном использовании двух методов анализа: ПЭТ и ЭЭГ, МРТ и ЭЭГ и др.

4.5. Косвенные методы оценки функционального состояния мозга

С момента появления исследований высшей нервной деятельности, в том числе – психофизиологических, широко используются косвенные методы оценки информационных процессов мозга через измерения вегетативных реакций организма: изменений **электрической проводимости кожи**, кровотока кожи и локального мозгового кровотока, **частоты сердечных сокращений**. Вегетативные показатели обладают высокой чувствительностью, однако неспецифичны относительно стимулов и задач психофизиологических исследований, слишком тесно связаны с изменениями функционального состояния организма и эмоциями, слишком медленны и протекают с задержкой. Определенное преимущество перед вегетативными реакциями имеет регистрация электрической активности значимых групп мышц (**электромиография**). По некоторым специфическим паттернам (группам импульсов) от мышц лица можно с высокой степенью точности определять различные эмоциональные состояния. Широкое распространение имеет также регистрация движений глаз (**окулография**). Этот метод

используется также в эргономических исследованиях, для контроля состояния водителей, долго находящихся в дороге и т.д.

4.5.1. Определение электрической активности кожи

Электрическая активность кожи связана с активностью потоотделения и является показателем активности симпатической нервной системы (симпатическая иннервация потовых желез). Однако полное понимание физиологической основы этих процессов в настоящее время отсутствует, поскольку существенное значение для функционального состояния потовых желез имеет информация, поступающая от нейронов коры, лимбической системы, гипоталамуса, ретикулярной формации и других подкорковых структур мозга. От гипоталамических нейронов сигналы идут к нейронам спинного мозга и постепенно вовлекают различные участки кожи в процесс потоотделения: вначале лицо, лоб, шею, потом – туловище и конечности. По выражению **Хэссета** (1981) – «потовая железа – орган с неожиданной биологической сложностью». У человека имеется две разновидности потовых желез, имеющих разную иннервацию. Общее их количество – 2–3 млн, причем на ладонях и подошвах плотность расположения в несколько раз больше, чем на других участках тела. Главная функция потовых желез – поддержание температурного постоянства тела, однако, некоторые потовые железы активны и при понижении температуры внешней среды, эмоциональном напряжении, стрессе и других формах активной деятельности. Показатель электрической активности кожи используют для оценки «эмоционального» состояния и поэтому регистрируют биполярными неполяризующимися электродами с кончиков пальцев. Существуют два метода исследования электрической активности кожи:

- 1) метод Фере, в котором используется внешний источник тока (исследуется проводимость кожи);
- 2) метод Тарханова, в котором измеряется электрический потенциал самой кожи.

Поскольку выделение пота имеет циклический характер, то и записи тоже цикличны.

4.5.2. Электромиография

Электромиография – это регистрация суммарных колебаний потенциалов, возникающих в области нервно-мышечных синапсов. Обычно используют метод биполярного отведения, когда один электрод укрепляют на средней части брюшка (над «двигательной точкой»)

исследуемой мышцы, а другой – на 1–2 см ближе к сухожилию. Иногда используют монополярное отведение, при котором один электрод помещают над «двигательной точкой» мышцы, а другой – над сухожилием или на мочке уха. В покое скелетная мускулатура обладает тоническим напряжением (амплитуда колебаний потенциалов 5–30 мкВ, частота колебаний 100 Гц). При готовности к движению, мысленному его выполнению, при эмоциональном напряжении и т.д., когда отсутствуют внешние движения, тоническая активность мышцы возрастает как по амплитуде, так и по частоте. Например, чтение «про себя» сопровождается увеличением частоты и амплитуды электромиограммы мышц нижней губы. При мысленном письме у правой усиливается электрическая активность сгибателей предплечья правой руки.

4.5.3. Электроокулография

Регистрация движений глаз обязательно осуществляется при ЭЭГ-исследованиях или ВП-исследованиях для выявления помех, обусловленных электрической активностью мышц глаза, а также может использоваться как самостоятельный метод оценки функционального состояния нервной системы. Амплитуду движения глаз измеряют в угловых градусах. Существует восемь основных видов движений глаз:

1. Фиксационные движения. Непроизвольные микродвижения глаз для фиксации взора на неподвижном объекте. Различают тремор, дрейф и микросаккады. **Тремор** – мелкие, частые колебания амплитудой 20–40 угловых секунд. **Дрейф** – медленное, плавное перемещение глаз, прерываемое микросаккадами (микросаккадами). **Микросаккады** – быстрые движения глаз продолжительностью 10–20 мс и амплитудой 5–50 угловых минут.

2. Макросаккады (прослеживающие движения быстрые) отражают обычно произвольные точные и быстрые движения глаз, смещение взора с одной точки на другую. Их амплитуда от 40 угловых минут до 60 градусов.

3. Прослеживающие движения глаз – плавные перемещения глаз при отслеживании перемещающегося объекта в поле зрения. В основном прослеживающие движения глаз имеют произвольный характер, начинаются через 150–200 мс после начала движения объекта и продолжаются в течение 300 мс после его остановки.

4. Ассоциированные движения глаз, при которых оба глаза одновременно поворачиваются в одну и ту же сторону (в горизонтальном, вертикальном или диагональном направлениях).

5. Вестибулярные рефлекторные движения глаз – произвольные движения глаз в сторону, противоположную наклону головы, обусловленные раздражением вестибулярного аппарата.

6. Дивергентные движения глаз – симметричные движения глаз с разведением зрительных осей.

7. Конвергентные движения глаз – симметричные движения глаз со сведением зрительных осей.

8. Движения глаз быстрые – симметричные движения глаз (длительностью 0,5–1,5 с), регистрируемые во время быстрого сна.

В основе электроокулографии лежит дипольное свойство глазного яблока – его роговица имеет положительный заряд относительно сетчатки (корнеоренальный потенциал). Электрическая и оптическая оси глазного яблока практически совпадают, и поэтому **электроокулограмма** служит показателем взора. При движении глаз угол его электрической оси изменяется, что приводит к изменению потенциалов, наводимых диполем глазного яблока на окружающие ткани. Регистрация движений глаз обычно производится с помощью двух неполяризуемых электродов, которые накладывают на обезжиренные участки кожи: около височных углов глазных щелей (для регистрации горизонтальной составляющей движений) и посередине верхнего или нижнего края одной глазницы (для регистрации вертикальной составляющей движений). Амплитуда движений глаз измеряется в милливольтгах.

4.5.4. Выработка и торможение условных рефлексов

Выработка и торможение условных рефлексов – классический метод физиологии высшей нервной деятельности. Используется для определения скорости выработки и торможения условных рефлексов, а также подвижности этих процессов. Для выработки условных рефлексов используются привлекающие (позитивные) или аверзивные (здесь: отталкивающие, негативные) стимулы.

4.5.5. Наблюдение за поведением животных и человека

В настоящее время этот метод применяется в сочетании с другими современными методами, которые служат достижению основной цели – выявлению структур и систем мозга, отвечающих за определенные поведенческие акты.

ГЛАВА 5. БЕЗУСЛОВНЫЕ И УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Полушария головного мозга, кора и близкие к ней подкорковые структуры являются высшим отделом центральной нервной системы. Главная и специфическая функция ЦНС – осуществление простых и сложных высококодифференцированных отражательных реакций, называемых рефлексам. Рефлекс – это ответная реакция организма на действие постоянно меняющихся факторов внешней среды, протекающая при обязательном участии ЦНС.

5.1. История развития учения о рефлекс

Рефлекторный принцип работы ЦНС до XIX века экспериментально показан и изучен в отношении отделов ЦНС, расположенных ниже уровня больших полушарий. Были получены общие закономерности характера рефлекторной деятельности ЦНС, а также частные варианты функций ее отделов. Понятие о рефлекс было введено еще в 16 веке французским ученым Рене Декартом. Это понятие рефлекса сыграло важнейшую роль в понимании причин ответных реакций организма человека, в изучении их механизмов. Так исторически сложилось, что вплоть до XIX века простые рефлекс считались машинообразными и ответ организма на раздражение – автоматическим.

Первым из всех физиологов И. М. Сеченов высказал смелую идею о рефлекторной природе функционирования и высших отделов ЦНС, в том числе – о рефлекторной основе психической деятельности человека. В 1863 году И. М. Сеченов подготовил для журнала «Современник» статью, которую озаглавил: «Попытка ввести физиологические основы в психические процессы», но царская цензура запретила публикацию по причине предосудительного названия статьи и пропаганды в ней материализма. Изменив название работы на «Рефлекс головного мозга», И. М. Сеченов в том же году ее опубликовал. Эта работа великого отечественного физиолога-теоретика ознаменовала начало эры объективной психологии.

В учении И. М. Сеченова рефлекс ставились в зависимость не только от действующих раздражителей, но и от прежних воздействий. Сохранение в ЦНС информации о прежних воздействиях рассматривалось как основа памяти.

Наследником идей И. М. Сеченова в начале XX века стал И. П. Павлов. Он первым проник в тайны деятельности высших отделов мозга.

Созданное И. П. Павловым учение о высшей нервной деятельности раскрывает суть сформированных на протяжении всей жизни человека ответных реакций, получивших название «условные рефлексы». По Павлову все закономерные реакции организма на раздражения (рефлексы) разделяются на **условные** и **безусловные**.

5.2. Безусловные рефлексы и их классификация. Инстинкты

5.2.1. Понятие безусловного рефлекса.

Значение безусловных рефлексов

Безусловные рефлексы – это врожденные, передающиеся по наследству реакции. Они носят видовой характер, специфический для представителей одного вида. Эти рефлексы постоянны, свойственны всему виду и осуществляются на уровне сегментов спинного мозга и ствола головного мозга без обязательного участия коры больших полушарий. Они характеризуются стереотипной последовательностью реализации поведенческого акта; возникают при первой их необходимости, при появлении «специфического» для каждого из них раздражителя, обеспечивая тем самым неуклонность выполнения наиболее жизненно важных функций организма независимо от случайных, преходящих условий среды. Безусловные рефлексы обеспечивают координированную деятельность, направленную на поддержание постоянства внутренней среды, взаимодействие организма с внешней средой, согласованное выполнение соматических, висцеральных и вегетативных реакций. Однако оптимальное приспособление к меняющимся состояниям внешней и внутренней сред организма достигается с помощью условных рефлексов, когда индифферентные для определенной деятельности раздражители приобретают качество биологически значимых сигналов.

Характерной особенностью безусловных рефлексов является то, что их реализация определяется как внутренними детерминантами, так и внешней стимульной программой.

Как отмечает П. В. Симонов (1987), определение безусловного рефлекса как неизменного, реализация которого машинообразна и независима от достижения его (рефлекса) адаптивной цели, обычно преувеличено. **Реализация безусловного рефлекса зависит от наличного функционального состояния организма и соотносится с доминирующей в данный момент потребностью.** Огромное значение для пове-

денческой реализации безусловного рефлекса имеет ранний индивидуальный опыт. Исследованиями Х. Харлоу с сотрудниками (1958–1965), Р. Хайнда (1960–1975) и других физиологов и этологов было убедительно показано, как значительно изменяются врожденные рефлексы (ориентировочные, родительские) у обезьян под влиянием раннего индивидуального опыта. Если шестимесячный детеныш обезьяны оставался в течение нескольких дней без матери в группе обезьян-самок и был окружен повышенным вниманием, в его поведении обнаруживались глубокие изменения (он меньше двигался, чаще издавал крики тревоги, длительное время проводил в сгорбленной позе и т.д.). После возвращения матери детеныш практически не отходил от нее и очень слабо самостоятельно исследовал окружение. Дальнейшие наблюдения показали, что в зрелом возрасте такие особи отличались от других большей пугливостью в незнакомой обстановке и в целом их ориентировочно-исследовательское поведение проявлялось слабее.

Таким образом, в процессе постнатального онтогенеза (особенно в его ранний период) на генетически запрограммированный фонд поведенческих реакций наслаиваются индивидуально приобретенные реакции; в итоге накапливаются и совершенствуются различные индивидуальные формы адаптивного поведения организма. Это, в свою очередь, может обеспечить расширение потребностей организма и сферы его обитания.

5.2.2. Классификации безусловных рефлексов

Предпринимались неоднократные **попытки классификации безусловных рефлексов** (по характеру стимульных раздражителей; биологической роли; уровню управления, т. е. связям с определенными отделами ЦНС; порядку следования в конкретном поведенческом акте и т.д.). Как полагает российский нейрофизиолог В. Г. Кассиль, авторы этих классификаций отразили в них свои научные интересы и методологические установки.

5.2.2.1. Классификация И. П. Павлова

И.П. Павлов в свое время разделил безусловные рефлексы на три группы: **простые, сложные и сложнейшие**. В основу этой классификации был положен анатомический принцип: **простые безусловные рефлексы** осуществляются с участием структур спинного мозга, **сложные** – на уровне ствола головного мозга, а **сложнейшие** – с участием

подкорковых ядер и коры больших полушарий. Однако при этом И. П. Павлов указывал на системный характер регуляции физиологических процессов, рассмотренный им на примере организации «пищевого центра» – распределенной системы, образованной совокупностью структур, расположенных на разных уровнях головного мозга.

Среди сложнейших безусловных рефлексов он выделил **индивидуальные** и **видовые** (табл. 4). Рефлексы первой группы обеспечивают индивидуальное самосохранение, а второй – сохранение вида.

Таблица 4

Безусловные рефлексы
(цит. по: Ткаченко Б.А., ред., 1994)

Типы рефлексов	Название по функции	Назначение	Структуры мозга, раздражение или разрушение которых заметно влияет на рефлекс
Индивидуальные	Питьевой Пищевой Агрессивный Оборонительный	Рефлексы самосохранения	Ядра миндалевидного комплекса, латеральный и медиальный гипоталамус, гипофиз, центральное серое вещество вокруг сильвиева водопровода (средний мозг).
	Исследовательский Игровой Имитационный Свободы (преодоления)	Рефлексы саморазвития	Ядра миндалевидного комплекса, гиппокамп, лобная кора.
Видовые	Половой Родительский Территориальный Иерархический	Рефлексы сохранения вида – ролевые, социальные	Обонятельная кора, лобная кора, ядра перегородки, гиппокамп.

5.2.2.2. Классификация Ю. Конорского

Польский нейрофизиолог **Ю. Конорский** разделил безусловные рефлексы в соответствии с их биологической ролью на **сохранительные** и **защитные**.

Сохранительные рефлексы связаны с поступлением в организм и выведением из него всего необходимого; восстановлением функциональных возможностей организма (сон); обеспечением сохранения вида (копуляция, беременность, забота о потомстве). **Защитные рефлексы** обеспечивают удаление всего тела или его отдельных частей из сферы действия вредящего или опасного для организма раздражителя (рефлексы отдергивания и отступления) или связаны с устранением вредящего агента, попавшего на поверхность или внутрь организма, а также устранением или нейтрализацией вредящих агентов (наступательные рефлексы). Сохранительные рефлексы, по Ю. Конорскому, направлены на объект (пища, половой партнер и т. п.), а защитные направлены в сторону, противоположную вредящему агенту.

Отличительным признаком концепции Конорского является разделение всей безусловно-рефлекторной деятельности мозга на **подготовительную** (побуждающую, мотивационную, **драйвовую**) и **исполнительную** (завершающую, подкрепляющую, **консуматорную**). Исходя из этой классификации можно, например, выделить подготовительные пищевые безусловные рефлексы, лежащие в основе формирования состояния голода и сытости. К ним относятся реакции, возникающие при изменении состава крови, сдвигах в обмене веществ, усилении или ослаблении интерорецептивной сигнализации (преимущественно от рецепторов желудка, печени, кишечника). Информация, воспринимаемая специализированными рецепторами гипоталамической области, запускает нервные процессы, побуждающие и направляющие организм к осуществлению целостного поведенческого акта и контролирующие готовность организма к его выполнению, другими словами – активирует пищевое побуждение (**мотивацию, «драйв»**). Таким образом, **драйв** – это голод, жажда, ярость, страх и т.д., а **драйв-рефлексы** – это те формы нервной деятельности, которые приводят к возникновению драйва (мотивации). В основе возникновения драйва всегда лежит актуализированная (доминирующая) потребность. По терминологии Ю. Конорского, драйв имеет антипод – **«антидрайв»**, т. е. такое состояние организма, которое наступает после удовлетворения определенной потребности, после выполнения драйв-рефлекса. Каждый драйв характеризуется определенным поведением (преобладают поисковые формы поведения). Так, драйв голода инициирует пищедобывательную реакцию, проявляющуюся в двигательном беспокойстве и активации сенсорных систем (вкуса, обоняния, зрения). Конечной фазой пищедобывательного поведения является исполнительный, консуматорный рефлекс – жевание и глотание пищи. Это означает, что исполнительные рефлексы связаны с определенным безусловным раздражителем, на который был направлен поиск. По мере достижения биологически полезного результата (в данном случае – пищевого насыщения) наступает редукция драйва и начинает действовать антидрайв. Главной особенностью драйвов является общая мобилизация двигательной активности, а антидрайвов – моторная демобилизация организма и успокоение.

В соответствии с воззрениями Ю. Конорского, подготовительная и исполнительная деятельности мозга обеспечиваются разными функциональными системами. **Исполнительная деятельность**, связанная со специфическими реакциями на специфические раздражители,

обеспечивается гностической или **познавательной системой**, включающей в себя систему распознавания стимулов. **Подготовительная деятельность мозга** в большей мере контролируется внутренними потребностями организма и **обеспечивается мотивационной** или **эмотивной системой**.

Познавательная и мотивационная системы обслуживаются различными мозговыми структурами. **Познавательная система** действует через **специфические ядра таламуса** и **проекционные зоны неокортекса** (корковые центры анализаторов и лобную кору), а **мотивационная (эмотивная) система** действует через **структуры ретикулярной формации** и **лимбической системы**, включая неспецифические ядра таламуса.

Между исполнительной деятельностью (имеющей быстрый, фазный характер) и подготовительной деятельностью (тонической, более длительной) существуют наследственно закрепленные связи. В частности, некоторые виды исполнительной деятельности избирательно активируют или подавляют некоторые драйврефлексы и эмоциональные состояния организма. В то же время, каждый драйв активирует определенные системы исполнительной деятельности.

5.2.2.3. Классификация П. В. Симонова

Придавая большое значение безусловным рефлексам, составляющим фундамент высшей нервной деятельности, И.П. Павлов считал необходимым прояснить механизмы врожденных рефлексов животных. Он считал, что изучение врожденных рефлексов животных способствует пониманию филогенетической основы человеческих действий и развитию в нас самих способностей к личному самоуправлению. Эта мысль И. П. Павлова получила особое развитие в работах российского психолога и физиолога **П. В. Симонова**, который считает, что биологическое значение безусловных рефлексов не сводится только к индивидуальному и видовому самосохранению. По мнению этого ученого, прогрессивное развитие безусловных рефлексов составляет филогенетическую основу совершенствования потребностей (потребностно-мотивационной сферы) животных и человека. Потребности отражают избирательную зависимость организма от факторов окружающей среды, существенных для самосохранения и саморазвития, и служат источником активности живых существ, побуждением и целью их поведения в окружающей среде. Это означает, что в эволюционном прогрессе потребностно-мотивационной сферы отражается

тенденция эволюционного генеза механизмов саморазвития. С эволюционных позиций каждое существо занимает определенное пространственно-временное место в геосфере, биосфере и социосфере (для человека – и в ноосфере). По мнению П. В. Симонова, освоение каждой сферы обеспечивается тремя классами рефлексов:

Витальные безусловные рефлексы обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма. В эту группу отнесены **пищевой, питьевой, оборонительный и ориентировочный** рефлекс (рефлекс «биологической осторожности»), рефлекс **регуляции сна**, рефлекс **экономии сил** и многие другие. **Критерии рефлексов витальной группы** следующие:

- неудовлетворение соответствующей потребности ведет к физической гибели особи;
- реализация безусловного рефлекса не требует участия другой особи того же вида.

Ролевые (зоосоциальные) безусловные рефлексы могут быть реализованы только путем взаимодействия с другими особями своего вида. Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского территориального поведения, в основе феномена эмоционального резонанса («сопереживания») и формирования групповой иерархии, где отдельная особь выступает в ролях брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца, лидера или ведомого (Симонов П. В., 1987).

Безусловные рефлексы саморазвития ориентированы на освоение новых пространственно-временных сред, обращены к будущему. К их числу относятся **исследовательское поведение**, безусловный **рефлекс сопротивления (свободы)**, имитационный (**подражательный**) рефлекс и **игровой**, или, как их называет П. В. Симонов, рефлекс прерентивной «вооруженности». Особенностью этой группы безусловных рефлексов является их самостоятельность; она не выводима из других потребностей организма.

Рефлекс преодоления или свободы (определение И. П. Павлова) осуществляется независимо от того, какая потребность первично инициировала поведение и какова цель, на пути которой возникла преграда. Именно характер преграды (стимульно-преградная ситуация), а не первичный мотив определяет состав действий в поведении, которое способно привести к цели. Рефлекс свободы И. П. Павлов рассматривал как самостоятельную активную форму поведения (качественно отличающуюся от защитных реакций), для которой препятствие

служит не менее адекватным стимулом, чем корм для пищедобывательного поиска, боль для оборонительной реакции, а новый и неожиданный раздражитель для ориентировочного рефлекса. Удовлетворение самых различных потребностей оказалось бы невозможным, если бы в процессе эволюции не возникла специфическая реакция преодоления, сопротивления принуждению, попыткам ограничить двигательную активность животного.

Как полагает П. В. Симонов, **сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты) животных представляют собой филогенетические предпосылки потребностей человека, качественно преобразованные процессом культурно-исторического развития и выступают как фундаментальное явление высшей нервной деятельности, как активная движущая сила поведения человека и животных.**

5.2.3. Инстинкты

Инстинкт – это жизненно важная целенаправленная адаптивная форма поведения (последовательность врожденных действий – актов поведения), стереотипно реализующаяся у организмов данного вида в ответ на специфические раздражители внешней и внутренней среды.

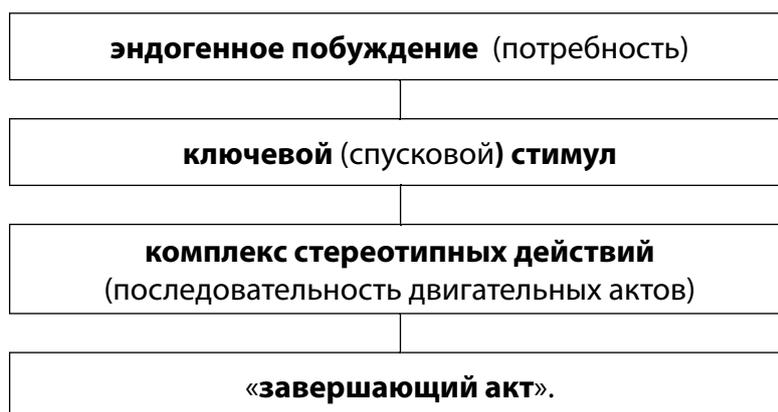
Инстинктивные реакции, в основе которых лежат генетически закрепленные программы движений («**центральные программы**»), находятся в состоянии «готовности» и возникают при первой же их необходимости. В реализации практически неизменной и непроизвольной программы инстинкта пусковую роль выполняют внешние стимулы. Эти внешние раздражители, составляющие в своей совокупности пусковую ситуацию, получили название «ключевые раздражители» или **релизеры** (разрешители). Каждый релизер запускает соответствующий ему комплекс врожденных стереотипных действий, выполнение которых не зависит от последствий для организма. Инстинкты отличаются высокой степенью видовой специфичности, поэтому могут быть использованы как таксономический признак наряду с морфологическими особенностями данного вида животных. Богатый набор инстинктов создает явные преимущества для ряда низших животных, но особенно для животных с коротким сроком жизни (например, насекомых) или лишенных родительских забот. Механизм инстинкта, согласно И.П. Павлову, безусловно-рефлекторный, поэтому он считал безусловный рефлекс и инстинкт понятиями тождественными. Следует отметить, что общепринятого определения инстинкта до сих пор не суще-

ствуется. Принято называть инстинктами сложные многокомпонентные безусловные рефлексы (пищевой, оборонительный, половой и др.), в отличие от простых безусловных рефлексов (мигания, чихания, кашля и др.).

По данным исследователей **школы И. П. Павлова** можно выделить следующие **инстинкты**:

- **пищевой**, проявляющийся в добывании пищи, накоплении ее запасов;
- **оборонительный**, состоящий из пассивных реакций (убегание, «замирание», «затаивание») и активной защиты с помощью зубов, когтей, рогов и т. п.;
- **половой**, включающий брачные игры, танцы, пение, бои за самку, миграцию к месту нереста и другие акты, завершающиеся спариванием;
- **родительские** – в виде постройки гнезда, запасания кормов для молоди, ее кормления, обучения и т. п.;
- **групповые**, составляющие основу взаимоотношений членов семьи, стаи, стада, роя и проявляющиеся в совместной постройке гнезда, дома, обороне от врагов, обогреве друг друга в холодное время, в общей заботе о потомстве и т. п.

Любой инстинкт состоит из цепи реакций, в которой конец одного звена служит началом другого. Значительный вклад в изучение инстинктов внесли ученые-этологи К. Лоренц, У. Крэг, Н. Тинберген, Р. Хайнд, Д. Дьюсбери и другие. Протекание инстинкта, по К. Лоренцу и У. Крэгу, можно представить в виде схемы:



В соответствии с воззрениями этих ученых, компоненты комплекса фиксированных движений разворачиваются в строго определенной последовательности. Последовательность движений определяется генетически детерминированной «моторной программой». При этом

ключевые стимулы только запускают стереотипную реакцию (по принципу «все или ничего»), но никак не определяют детали ее реализации. Однако действительность показывает, что жесткость комплекса фиксированных движений не абсолютна и реализация его компонентов (особенно у высших организмов) может меняться как по внешним, так и по внутренним причинам (разное состояние обмена веществ, секреции гормонов, центров нервной системы). Поэтому, в **структуре сложного инстинктивного поведения, кроме стереотипных реакций, можно выделить и пластичные формы реагирования.** Прежде всего, пластичные формы поведения организма проявляются на стадии активного поиска (другими словами – в поисковой фазе) необходимых пусковых ситуаций и выбора наиболее эффективных способов реализации завершающей стадии. Таким образом, в инстинктивном поведении можно выделить подготовительную и исполнительную фазы деятельности (в соответствии с терминологией Ю. Конорского).

Поисковая фаза инстинктивного поведения модулируется (по Ю. Конорскому – подготавливается) актуализированной потребностью и направляется на определенную цель, объект внешней среды, способный удовлетворить данную потребность. **Пластичность поисковой фазы обусловлена переплетением врожденных и приобретенных компонентов поведения.** Напротив, завершающая или **исполнительная фаза** поведения отличается жесткой стереотипностью, а приобретенные компоненты, индивидуальный опыт здесь оказывают незначительное влияние.

В последнее время сложилась общая схема организации инстинктивного поведения, представленная на рис. 26.

Инстинкты человека в значительной мере подчинены его сознательной деятельности, формирующейся в процессе воспитания. Воспитание, в свою очередь, помимо социально-исторических оснований, опирается на биологический фундамент в виде главнейших инстинктов, которые созревают в различные периоды эмбриональной и постэмбриональной жизни. Уже в утробном периоде отдельные структуры нервной системы зародыша созревают быстрее других, обеспечивая готовность новорожденного организма к выживанию в специфических для него условиях существования (П. К. Анохин). В различное время после рождения начинают созревать и другие инстинкты, на основе которых развиваются важнейшие функции организма (половое влечение, чувство материнства и др.). В осуществлении инстинктивной деятельности очень важную роль играют железы внутренней секреции.

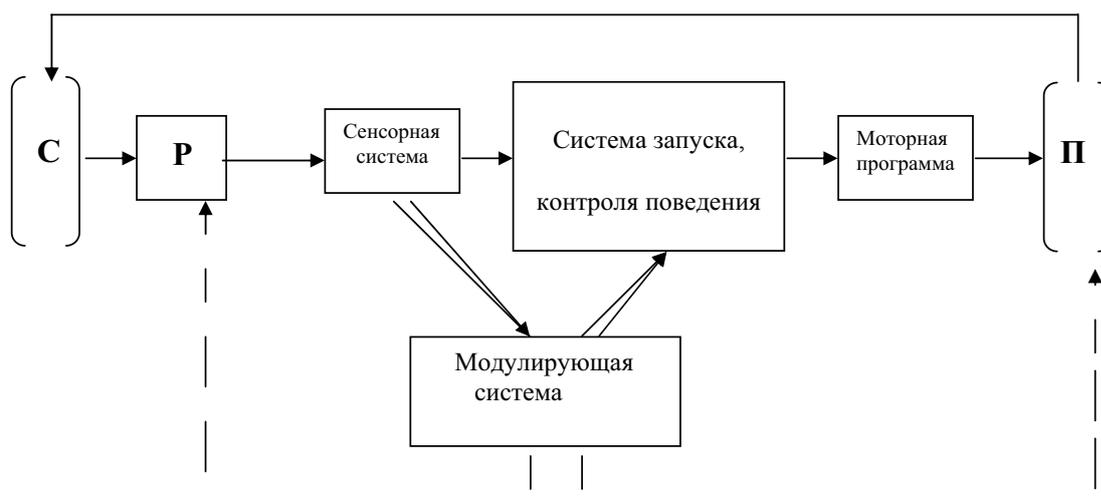


Рис. 26. Схема организации инстинктивного поведения
(цит. по: Даниловой Н.Н., Крыловой А.Л., 1999)

С – стимул; Р – рецепция; П – поведенческий акт; пунктирная линия – модулирующее влияние.
Двойные стрелки – деятельность модулирующей системы как оценочной инстанции

5.3. Условные рефлексы

Впервые выделив такое явление как условный рефлекс, И. П. 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 (необходим или приятен).

Кроме того, сам по себе условный рефлекс был использован как метод исследования закономерностей высшей нервной деятельности (поведения) – деятельности организма, направленной на взаимодействие с внешней средой. Выработка условных рефлексов и изучение их форм явились ключом к пониманию физиологических основ психической деятельности. И в наши дни в разных лабораториях мира, там, где работают над этой проблемой, практически всегда используют условный рефлекс как инструмент исследований самых различных сторон психики, таких как память, обучение, формы поведения и т. д.

Высшая нервная деятельность – лишь одна из составляющих психики, ее элемент. Однако без учения о ВНД, созданного И. П. Павловым и его учениками и последователями, нельзя подойти к более сложным

психическим явлениям и состояниям; оно остается неотъемлемой частью физиологии, в частности – физиологии человека. В чем отличия условных рефлексов от безусловных?

5.3.1. Характеристика условных рефлексов

Условные рефлексы, в отличие от безусловных, **индивидуальны и непостоянны** (см. табл. 5). Они могут исчезать в зависимости от обстоятельств и вновь возникать в процессе жизни. Безусловные рефлексы всегда вызываются раздражителями непосредственного биологического значения (объектами питания, повреждающими воздействиями и т. д.), а условные рефлексы можно вызвать любым, ранее безразличным (индифферентным) раздражителем, который по условиям жизни стал предвестником этой деятельности – сигналом к ней. Условный рефлекс образуется благодаря многократному сочетанию во времени безусловного рефлекса (например, пищевого) с каким-либо внешним условным раздражителем (сигналом). Безусловные рефлексы направлены на приспособление к событиям, которых уже нельзя избежать (например, попытки вырваться попавшего в капкан зверя или слюноотделение на пищу во рту), а условные рефлексы представляют собой заблаговременные действия, позволяющие избежать опасности (обнаружить капкан по запаху железа) или подготовиться к еде (слюноотделение при виде пищи).

Таблица 5

Сравнительная характеристика условных и безусловных рефлексов

(цит. по: Агаджанян Н.А., ред., 2003; с изменениями)

Безусловный рефлекс	Условный рефлекс
Врожденная форма деятельности, общая для всех представителей вида.	Приобретается после рождения в течение жизни. Индивидуально различны, отражают жизненный опыт особи.
Имеет фиксированную рефлекторную дугу.	Формируется на основе временной связи между центрами условного и безусловного раздражителей.
Может осуществляться с участием разных структур ЦНС.	Осуществляется с обязательным участием высшего отдела ЦНС (у человека – коры больших полушарий).
Отличается наличием специфического рецептивного поля и специфического раздражителя (ключевого стимула).	Не имеет специфического рецептивного поля и специфического раздражителя.
Отличается прочностью и постоянством.	Отличается непрочностью (может тормозиться и изменяться).

Таким образом, условный рефлекс можно рассматривать как заблаговременную приспособительную реакцию, индивидуально формируемую условиями жизни особи (и человека в том числе). Эта реакция осуществляется высшими отделами центральной нервной системы путем образования временных нервных связей, позволяющих ассоции-

ровать до того безразличное явление с биологически важными событиями, о наступлении которого оно (явление) сигнализирует.

В естественных условиях безусловные рефлексы, с которыми рождается живое существо, в результате взаимодействия организма с многочисленными изменчивыми факторами внешней среды как бы «обрастают» разнообразными условными рефлексами и фактически перестают существовать в чистом виде.

5.3.1.1. Классификации условных рефлексов

Принято различать **натуральные** и **искусственные условные рефлексы**.

Натуральные условные рефлексы формируются на **качества безусловного раздражителя, воспринимаемые не специфической, а другими сенсорными системами**. Так, например, безусловный рефлекс – выделение слюны при попадании пищи в полость рта преобразуется в течение жизни: слюна начинает выделяться на вид пищи (воспринимается зрительной сенсорной системой), ее запах (обонятельной), на упоминание пищи в разговоре (слуховой) и т. д. Слюноотделение на вид пищи – **натуральный условный рефлекс**. Эти рефлексы легко образуются при одном-двух сочетаниях, они прочны и сохраняются в течение длительного времени, иногда – в течение всей жизни

Искусственными называются условные рефлексы, вырабатываемые на **посторонние (безразличные, искусственные) по отношению к безусловному раздражителю сигналы**, например, слюноотделение на вспышку света, звук метронома и т. д. Искусственные условные рефлексы вырабатываются медленнее, чем натуральные, и быстро угасают при неподкреплении.

Следует отметить, что существует **несколько классификаций условных рефлексов**, которые основаны на различных признаках:

1. По рецептивному полю (характеру рецепции) условного раздражителя бывают: интеро-, экстеро-, проприорецептивные условные рефлексы. **Экстерорецептивные** условные рефлексы вырабатываются на сигналы, идущие из внешней среды и воспринимаемые экстерорецепторами. **Интерорецептивные** образуются при раздражении внутренних органов и вырабатываются значительно медленнее. **Проприорецептивные** возникают при сочетании раздражений проприорецепторов мышц и сухожилий (например – сгибание лапы) с безусловным раздражителем (пищевым подкреплением).

Образующиеся в течение всей жизни разнообразные экстерорецептивные условные рефлексы играют ведущую роль в формировании приспособительного поведения животных, добывания пищи, избегания опасности, половой деятельности. В жизни людей решающее значение имеет специально человеческая форма экстерорецептивной сигнализации словом, которая побуждает к определенным поступкам и мыслям.

Интерорецептивные условные рефлексы на механические, химические, осмотические и другие сигналы от внутренних органов обеспечивают согласование их деятельности. Видимо, по интерорецептивным сигналам организм «отсчитывает время» и вырабатывает такие условные реакции, как выделение желудочного сока, когда подходит время обеда, или пробуждение в назначенный час. В отличие от предметности экстерорецептивных рефлексов, интерорецептивные рефлексы сопровождаются лишь расплывчатыми ощущениями, которые И.М. Сеченов называл **«темными чувствами», влияющими на настроение, самочувствие и работоспособность.**

Проприорецептивные условные рефлексы лежат в основе двигательных навыков животных и человека. С их помощью птенец учится летать, волчонок – схватывать добычу, ребенок – овладевает речью, а взрослый человек – профессиональным мастерством.

2. По эфферентному (исполнительному) звену, реализующему ответ бывают: **соматические** (соматодвигательные) и **вегетативные**. По своему биологическому значению соматодвигательные рефлексы могут быть пищевыми (охота хищных, выбор корма травоядными, поведение за столом человека и т. д.), оборонительными (избегание хищника, бегство от опасности или активная защита от нападения) и т. д. Менее заметны, но необходимы для вегетативного обеспечения текущей внешней деятельности организма условные рефлексы, проявляющиеся в работе внутренних органов. Обычно такие вегетативные условные рефлексы вызываются теми же сигналами, которые стимулируют двигательные условные рефлексы, и служат трофическим обеспечением для последних. Например, замахнувшись палкой на собаку, мы не только обратим ее в бегство, но вызовем учащение сердцебиений (лучшее кровоснабжение мускулатуры), увеличение уровня глюкозы в крови (лучшее питание мускулатуры и мозга) и другие вегетативные реакции, мобилизующие резервы организма.

3. По биологическому значению ответной реакции различают: пищевые, оборонительные, половые, родительские условные рефлексы.

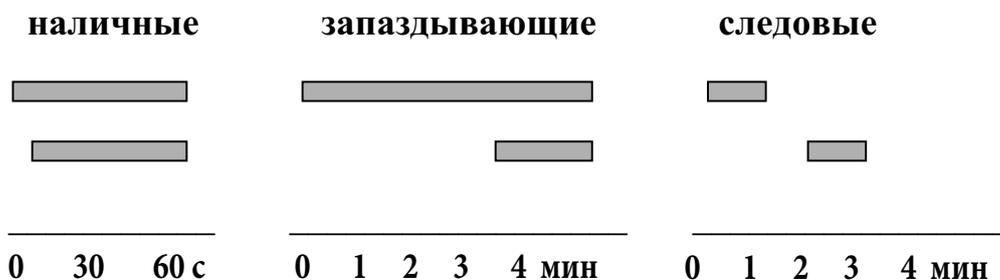
4. По **сложности условного раздражителя** выделяют простые, комплексные и цепные рефлексы. **Простые условные рефлексы** вырабатываются при изолированном действии одиночных раздражителей (света, звука, запаха и т. д.); **комплексные** – при действии комплекса раздражителей, действующих одновременно или последовательно; **цепные** – на цепь раздражителей, каждый компонент которой действует изолированно после предыдущего, не совпадая с ним, и вызывает собственную условно-рефлекторную реакцию.

5. По **способам выработки и типу подкрепления** выделяют условные рефлексы первого, второго, третьего и высших порядков. Условным рефлексом **первого порядка** называются условные рефлексы, выработанные на базе какого-либо безусловного рефлекса. Условные рефлексы могут быть выработаны также на базе хорошо упроченного условного рефлекса первого порядка – условные рефлексы **второго порядка**. На базе условного рефлекса второго порядка можно выработать условный рефлекс третьего порядка и т. д. **Например**, условный рефлекс свет – пища, когда на включение света начинает вырабатываться слюна, является условным рефлексом первого порядка и может быть базовым для выработки условного рефлекса второго порядка. Для его выработки применяют дополнительно новый, предшествующий сигнал, например звук, подкрепляя его светом. В результате многих сочетаний звук без подкрепления светом начинает вызывать слюноотделение – это условный рефлекс второго порядка. Если перед включением звука несколько раз касаться кожи в определенном месте, то может выработаться условный рефлекс третьего порядка, базирующийся на **сложной опосредованной временной связи** (подробнее – см. раздел «механизмы образования условных рефлексов»): **прикосновение** подкрепляется звуком, **звук** приводит в возбуждение **центр зрения**, а последний – **пищевой центр**. Условные рефлексы более высоких порядков (5, 6 и т. д.) вырабатываются только у приматов и человека.

6. По **соотношению времени действия условного и безусловного раздражителей** условные рефлексы делят на наличные, отставленные и следовые. При совпадении действия безусловного раздражителя с условным, несколько ему предшествующим, образуется **наличный рефлекс**. Его разновидностями являются **совпадающие** (время отставления безусловного сигнала от начала действия условного сигнала – 0,5–1 с), **коротко отставленные** (время отставления 3–5 с), **нормальные** (время отставления 10–30 с). **Запаздывающий** условный рефлекс образуется при отставлении начала действия безусловного сигнала

на 1–5 и более минут. Условный рефлекс называется **следовым**, если безусловный сигнал предъявляется через несколько минут после окончания действия условного сигнала.

Схема видов условных рефлексов по соотношению времени действия раздражителей:



От совпадающих к следовым условным рефлексам возрастает трудность их выработки, но повышается ценность (биологическая и иная) предвосхищения событий.

5.3.2. Механизмы образования условных рефлексов

При выработке условного рефлекса возрастает активность корковых и подкорковых структур головного мозга, источником которой являются восходящие стимулирующие влияния от ретикулярной формации.

5.3.2.1. Стадии образования условных рефлексов

Образование условного рефлекса обычно проходит **две стадии**: генерализации и специализации.

На первой стадии (генерализации) условно-рефлекторное действие приобретают не только подкрепляемый условный сигнал, но и сходные с ним раздражители (например: любой звук, а не только звук конкретной высоты). Происходит первичная сенсорная генерализация, обобщение признаков условных сигналов. Степень генерализации во многом зависит от характера условного сигнала, безусловного подкрепления и их сочетания во времени. Биологическое значение стадии генерализации чрезвычайно велико, так как позволяет адаптироваться к широкому спектру сходных сигналов. И. П. Павлов эту ситуацию объяснял широкой иррадиацией процессов возбуждения в пределах сенсорной системы, воспринимающей условный сигнал.

А. А. Ухтомский полагал, что на первой стадии образования условный рефлекс протекает по механизму доминанты, когда неподкрепляемые посторонние раздражители способны активизировать поведение животного по удовлетворению доминирующей (актуализированной) биологической потребности.

Вторая стадия заключается в **специализации** условно-рефлекторного ответа лишь на подкрепляемый сигнал, тогда как все остальные сходные по качеству раздражители становятся неэффективными. В основе стадии специализации лежат процессы внутреннего торможения (см. ниже). Скорость наступления этой стадии и степень специализации, как и в предыдущей стадии, зависят от трех факторов: качеств условного сигнала и подкрепления и соотношения их во времени. Стадия специализации условного рефлекса обычно совпадает с началом его автоматизации. Биологически эта стадия способствует выделению из широкого спектра возможных только узкого набора значимых сигналов, имеющих наибольшую вероятность реализации безусловно-рефлекторной реакции. Снижение эффективности неподкрепляемых раздражителей И. П. Павлов объяснял выработкой условного внутреннего торможения, нейрофизиологические механизмы которого до сих пор до конца не ясны.

После стабилизации и закрепления многие условные рефлексы становятся **автоматическими действиями** (например: нажатие водителем на тормоз при появлении препятствия на дороге).

5.3.3. Морфо-функциональные основы образования условных рефлексов

Морфо-функциональные основы условных рефлексов изучаются давно и многими методами (электрофизиологическими, фармакологическими, хирургическими и т. д.). И.П. Павлов считал, что формирование временных связей (условный сигнал – безусловное подкрепление) является функцией коры больших полушарий мозга, поскольку животные, лишенные проекционных зон коры вырабатывают только простые условные рефлексы. Однако в процессе дальнейших исследований было установлено, что наряду с корковыми отделами мозга в условно-рефлекторных реакциях принимают участие ретикулярная формация, лимбическая система и другие подкорковые образования.

Генерализованная, неспецифическая активность нейронов на первой стадии выработки условного рефлекса выявляется в зрительных буграх (таламусах), стриопаллидарной системе, мозжечке, гипоталамусе,

гиппокампе и других структурах лимбической системы. По мере упрочнения условного рефлекса генерализация активности вышеупомянутых структур мозга уменьшается. На конечной стадии формирования стабильного условного рефлекса в процесс его реализации вовлекаются только нейроны областей мозга, имеющих непосредственное отношение к анализу условного и безусловного раздражителей и к осуществлению условно-рефлекторной реакции. Замыкание дуги условного рефлекса происходит на уровне коры головного мозга (рис. 27).

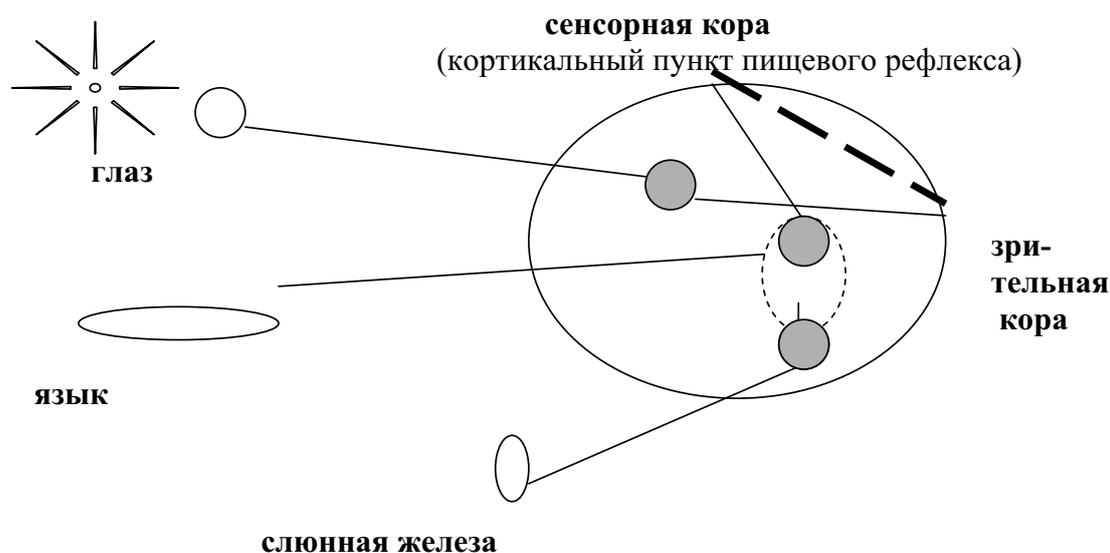


Рис. 27. Схема замыкания условного рефлекса первого порядка

5.3.4. Условия выработки условно-рефлекторных связей

Для образования условного рефлекса необходимо сочетание во времени безусловного рефлекса с условным раздражителем. При этом **обязательными условиями** являются:

1. Относительная одновременность: условный раздражитель (сигнал) должен действовать чуть раньше безусловного (подкрепления). Если подкрепление предшествует сигналу, то последний перестает быть сигналом, так как не предупреждает о предстоящих событиях. При этом предшествующие ему биологически значимые события подавляют его относительно слабый очаг возбуждения.

2. Сочетание условного и безусловного раздражителей должно применяться **повторно** (например: свет лампы одной и той же интенсивности в сочетании с одной и той же едой). Каждый, впервые применяемый раздражитель, вызывает ориентировочную реакцию. Поэтому,

чтобы сделать этот раздражитель условным сигналом, ориентировочная реакция погашается многократным повторением сочетания.

3. Сила условного раздражителя (внешнего фактора) должна быть **слабее безусловного подкрепления**. Лишь при этом условии очаг подкрепляющего возбуждения может быть доминантным и направлять на встречу с собой возбуждение сигнального очага. Биологическое значение этого условия следует из того, что сигнал события не должен сам быть событием, отвлекающим от вырабатываемой реакции.

4. Бодрствующее состояние коры головного мозга и нормальная работоспособность нервной системы. При утомлении, недостаточном питании, интоксикациях и травмах резко падает работоспособность мозга, что, прежде всего, сказывается на его способности к образованию временных связей условных рефлексов.

5. Отсутствие других видов активной деятельности.

6. Необходима мотивация на выполнение безусловного рефлекса (например: голодное состояние собаки, у которой вырабатывают условный рефлекс на свет).

«Неподкрепленный» условный сигнал теряет свое значение, поэтому **условные рефлексy – это временные связи организма с окружающей средой**. Образование и закрепление условного рефлекса сопровождается возникновением рефлекторной дуги, замыкание которой происходит на уровне коры головного мозга (рис. 27).

5.3.4.1. Доминанта А. А. Ухтомского и условный рефлекс

Важным средством формирования условного рефлекса является доминанта (А. А. Ухтомский), которая представляет собой временно господствующую систему, направляющую работу нервных центров в данный момент. Если тот или иной центр мозга подготовлен к реакции, благодаря предварительным слабым влияниям внешних или внутренних раздражителей, т.е. возбудимость его повышена, то возбуждение нарастает в нем под влиянием любых поступающих в ЦНС импульсов (независимо от модальности и места поступления). Многократно усиленное в доминантном очаге возбуждение тормозит все прочие рефлексy. Морфо-функционально доминанта представляет собой объединение нервных центров (корковых, подкорковых, вегетативных). Другими словами, **доминанта – синхронно работающее объединение центров (соматических и вегетативных) с оптимальным для данной реакции стационарным возбуждением на разных уровнях головного и спинного мозга.**

Бесконечное множество условных рефлексов определяет сложное поведение животных и человека, их приспособительные реакции. Деятельность мозга человека имеет качественную специфику и принципиальное отличие от условно-рефлекторной деятельности животного, что связано с наличием у человека двух сигнальных систем. Вывод о корковом механизме замыкания двух очагов возбуждения сделал И.П. Павлов. Современные методы исследования подтвердили эту гипотезу.

5.3.5. Биохимические основы условного рефлекса

Формирующаяся при выработке условного рефлекса **временная связь базируется на** закреплении, хранении и последующем считывании информации, т. е. **процессах памяти** (долгосрочной).

Предполагается, что образование временной связи основывается на стойком изменении синаптической проводимости. Она (временная связь) может реализовываться «прорастанием» новых и повышением эффективности уже существующих синапсов при усиленном их использовании за счет вовлечения в процесс резервного фонда медиатора. Было высказано предположение о роли глиальных клеток в организации условно-рефлекторной связи. Возможность участия глиальных клеток в образовании стойкой временной связи заключается в миелинизации «голых» пресинаптических терминалей аксонов, что делает их способными быстро проводить импульс.

Другим процессом, определяющим возникновение временной связи, могут быть стойкие изменения в цитоплазме тела нейрона. Эти изменения приобретают особую стойкость в результате конвергенции (схождения) на нейроне потоков импульсов, одновременно поступающих от сочетания раздражителей (П. К. Анохин, 1968). В результате изменяется рост нервных окончаний, трофическое обеспечение возбудимых мембран и их ионная проводимость, синтез медиаторов и т.д. Предполагают, что основной компонент цитоплазмы – белок сохраняет памятный след по аналогии с реакцией иммунитета или путем перестройки своей пространственной организации.

В пользу представлений о химической природе памятных следов свидетельствуют результаты опытов с «переносом памяти» у каннибалов плоских червей планарий, которые, поедая «обученных» особей, приобретали их навыки. Кроме того, из мозга мышей с выработанными оборонительными, пищевыми и другими условными рефлексами были выделены полипептиды, введение которых «необученным»

животным избирательно стимулировало у них соответствующее поведение, хотя опыты с введением «необученным» крысам экстракта из мозга «обученных» давали противоречивые или негативные результаты (Л. Г. Воронин, 1979).

В процессе поиска химических субстратов памяти большое внимание привлекло предположение о том, что **носителем памяти может быть РНК**. Исследованиями шведского гистохимика **Х. Хидена** (1959) выявлены интересные факты. Было обнаружено увеличение содержания РНК в нейронах ядра Дейтерса (продолговатый мозг, системы поддержания равновесия) у крыс, обучавшихся добираться до пищи по тонкой проволоке. Если крыс просто вращали (раздражение ядра Дейтерса), то накопления РНК не происходило. Обнаруженное увеличение содержания РНК происходило только в первые дни обучения крыс и совпадало по времени со стадией генерализации возбуждения (по Павлову). Некоторые исследователи считают более вероятным носителем долгосрочной памяти стабильные **молекулы ДНК**, которые сохраняют этот след дольше. В нейронах также появлялся кислый водорастворимый белок, который сохранялся в клетках значительное время (структурный след).

Позднее были описаны другие специфические **белки мозга**, с которыми связывают фиксацию временной связи между нейронами. Предпринимались попытки выделить полипептидные комплексы, ответственные за воспроизведение оборонительных, пищевых и других условных рефлексов.

В экспериментах российских исследователей было установлено, что изменения белкового состава в процессе выработки условного рефлекса происходят не только в соме (теле) нейронов, но и в синаптической мембране. Исследования Н. Н. Даниловой и Е. К. Мараковой (МГУ) показали, что процесс запечатления и хранения информации, прежде всего, обусловлен структурно-химическими перестройками в синаптических мембранах.

5.4. Торможение условных рефлексов

Высшая нервная деятельность осуществляется совместной работой двух основных процессов – возбуждения и торможения. По выражению известного российского нейрофизиолога А. Б. Когана: «если возбуждение создает фундамент этой деятельности, прокладывая между очагами активности множественные временные связи, то торможение

«выкраивает» из них тонкие узоры функциональной архитектуры специализированного условного рефлекса и непрерывно адаптирует его (условный рефлекс) к текущим требованиям жизни».

Другими словами, торможение условных рефлексов обеспечивает исчезновение нецелесообразных в данных условиях существования и создает условия для образования новых условных рефлексов.

5.4.1. Внешнее (безусловное) торможение условных рефлексов

Торможение одного условного рефлекса другими (посторонними) условными или безусловными раздражителями называется **внешним**, так как его причина не зависит от тормозимого рефлекса и оно является безусловным, поскольку не нуждается в выработке. Биологическое значение внешнего торможения состоит в том, что организм сосредоточивает свою деятельность на наиболее важных в данный момент событиях, задерживая реакции на второстепенные. Так, пищевой рефлекс воробья, клюющего зерно во дворе, сразу затормозится оборонительным при виде подкрадывающейся кошки. Желая обдумать услышанное, мы закрываем глаза, чтобы устранить внешнее торможение от зрительных сигналов. **Ориентировочный рефлекс** («что такое?») – **наиболее часто встречающийся фактор безусловного торможения** и возникает для более полного восприятия информации, содержащейся в неожиданном и постороннем раздражителе. Однако ориентировочный рефлекс при повторении того же сигнала постепенно ослабевает и может исчезнуть полностью, соответственно, исчезает и создаваемое им внешнее торможение других рефлексов. Поэтому различают **гаснущие внешние тормоза**, ослабляющие свое действие при повторениях, и **постоянные внешние тормоза**, многократно оказывающие свое действие с прежней силой. Болевые сигналы (от внутренних органов, прежде всего) обладают сильным и длительным тормозным влиянием на условно-рефлекторную деятельность. Иногда их сила настолько велика, что извращает нормальное протекание даже безусловных рефлексов.

Внешний тормоз угнетает недавно выработанные условные рефлексы сильнее, чем старые, хорошо упроченные. Нетвердо заученные поведенческие навыки или знания легче исчезают при сильном постороннем воздействии, чем более твердо усвоенные жизненные стереотипы.

5.4.2. Внутреннее (условное) торможение условных рефлексов

Если условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным, он тем самым теряет свое пусковое сигнальное значение, и вызываемый им условный рефлекс перестает реализовываться (т. е. тормозится). Такое торможение возникает не срочно, не сразу, а развивается медленно, по общим законам условного рефлекса и является столь же изменчивым и динамичным. И.П. Павлов считал, что такое выработанное (а значит – **условное**) торможение возникает внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов; отсюда и его название – **внутреннее** (т. е. не наведенное извне). Биологическое значение внутреннего торможения состоит, прежде всего, в том, что если условно-рефлекторные реакции на выработанные сигналы не могут обеспечить приспособительное поведение, необходимое в данной обстановке, особенно когда обстановка изменяется, то такие сигналы постепенно отменяются при сохранении наиболее важных.

Различают следующие **виды внутреннего торможения**:

- **Угасательным** называется торможение условного рефлекса на сигнал, подаваемый без подкрепления. Угасательное торможение подавляет потерявшие свое значение, бесполезные временные связи.
- **Дифференцировочное** торможение вырабатывается на основе положительного условного рефлекса, когда в эксперимент вводится раздражитель, близкий по параметрам к условному сигналу, но не сопровождающийся подкреплением. В естественных условиях дифференцировочное торможение делает возможным различение положительного, подкрепляемого сигнала и других, сходных по характеристикам, но бесполезных сигналов. Например, выработка все более тонких различений запахов и иных признаков добычи по сравнению с признаками других животных лежит в основе обучения детенышей хищников охоте.
- **Запаздывательное** торможение возникает при неподкреплении некоторой начальной части сигнального раздражения, т. е. при оставлении во времени безусловного подкрепления; скрытый период проявления условного рефлекса увеличивается – рефлекс запаздывает. Запаздывательное торможение приурочивает условную реакцию к моменту, когда она понадобится в ответ на раздражение, служащее подкреплением. Так, условное выделение желудочного сока на вид, запах и другие натуральные сигналы пищи начинается не сразу, а спустя некоторое время, необходимое для того, чтобы пища была съедена, проглочена и попала в желудок.

- **Условное торможение.** **Условным тормозом** называется раздражитель, комбинация которого с положительным (подкрепляемым) сигналом никогда не подкрепляется. Добавление условного тормоза к любому другому положительному сигналу тормозит условный рефлекс, вызываемый этим сигналом. Так используются дополнительные сигналы, уточняющие значение условных раздражителей в разных ситуациях. Например, даже слабый запах человека, примешивающийся к ароматам мяса-приманки тормозит пищевой условный рефлекс волка и спасает его от капкана или отравления.

5.4.3. Охранительное (запредельное) торможение

Этот вид торможения стоит несколько особняком от других видов торможения по своим свойствам и проявляется, когда работа нервных клеток может вывести их из обычного функционального состояния и вызвать утомление или перенапряжение. Искусственно вызванное охранительное торможение, например, в виде сна, может способствовать восстановлению нарушенной нервной деятельности. Охранительное торможение проявляется при соответствующих условиях сразу без всякой выработки, что указывает на его безусловный характер. Однако его нельзя назвать внешним, так как оно включается в механизм самого рефлекса. Нервные механизмы высших отделов мозга (коры больших полушарий, прежде всего) особенно нуждаются в таком предохранительном механизме ввиду исключительно интенсивной деятельности и высокой чувствительности к неблагоприятным условиям. Так, они первыми страдают от недостатка питания (обморок при ограничении мозгового кровообращения) и первыми поддаются действию ядов (выключение сознания алкоголем). Охранительное торможение возникает и при нормальной работоспособности мозга в условиях действия сверхсильных раздражителей. Здесь проявляются общебиологические закономерности отношения возбудимой ткани к действию раздражения в зависимости от его силы и ее (ткани) функционального состояния.

5.4.4. Взаимодействие разных видов торможения

При формировании сложного приспособительного поведения одновременно развиваются и взаимодействуют различные виды торможения.

Растормаживание угашенного условного рефлекса можно наблюдать, если во время действия условного сигнала, который постоянным неподкреплением был превращен в отрицательный, включить по-

сторонний раздражитель умеренной силы: условный рефлекс вновь проявится, т.е. произойдет **торможение торможения**, когда внешнее торможение подавляет внутреннее.

5.4.5. Морфо-функциональные основы условного торможения

Результаты электрофизиологических исследований свидетельствуют, что в процессах внутреннего торможения принимают участие как корковые, так и подкорковые структуры мозга. Так, исследование угасательного торможения на уровне одиночных нейронов мозга крыс при пищевом условном рефлексе показало, что самое быстрое угасание реакций при неоднократном неподкреплении условного сигнала наблюдается в нейронах ретикулярной формации. Реакции нейронов гиппокампа в тех же условиях угасают лишь частично, так же, как реакции нейронов гипоталамуса и, прежде всего, преоптической области. Реакции корковых нейронов угасают очень медленно. Дифференцировочное торможение на уровне нейронов моторной коры развивается в течение первых 5–7 проб с дифференцировочным сигналом. Сначала нейроны одинаково реагируют как на условный, так и на дифференцировочный раздражители. При повторном тестировании появляются и нарастают различия в реакциях на эти раздражители, и на конечном этапе выработки дифференцировки реакция на условное положительное раздражение превышает реакцию на дифференцировочное.

Все характерные для угасательного и дифференцировочного торможения изменения в импульсной активности происходят в тех же структурах мозга, которые принимают участие в выработке условно-рефлекторных реакций. Направление перестройки импульсной активности при внутреннем торможении противоположно тому, что наблюдается при выработке условного рефлекса. Внутреннее торможение с нейрофизиологических позиций – средство, блокирующее или изменяющее течение приобретенных индивидуальных поведенческих реакций.

О нейрофизиологических механизмах внутреннего торможения до сих пор высказываются различные гипотезы. Одни исследователи выдвигают на первый план перестройки биохимического кода передачи информации или изменение синаптической передачи (за счет изменения продукции медиаторов). Другие исследователи рассматривают торможение как эффекты изменения функционального состояния, прежде всего **лабильности** (функциональной подвижности) нервных клеток, образующих временные связи, в результате чего сигнальные импульсы действуют как пессимальные раздражения и приводят

нейроны в тормозное состояние. В последнее время механизм внутреннего торможения рассматривают как результат изменения свойств синаптических мембран в цепях нейронов, осуществляющих условный рефлекс. Очевидно, пути решения вопроса о нейрофизиологических механизмах внутреннего торможения определяются лишь тогда, когда выяснится природа временной связи.

ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (ПСИХИЧЕСКОЙ) ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

6.1. Две системы взаимодействия с внешним миром

Несмотря на то, что закономерности условно-рефлекторной деятельности человека, установленные для животных, свойственны и человеку, его поведение очень сильно отличается от поведения животных. Особенности поведения человека являются результатом его высшей нервной деятельности, использующей дополнительные (присущие только мозгу человека) нейрофизиологические механизмы. И. П. Павлов считал, что специфика высшей нервной деятельности человека возникла в результате нового способа взаимодействия с внешним миром, который стал возможен при совместной трудовой деятельности людей и выразился в развитии речи. Таким образом, у человека, в отличие от животных, существует две сигнальные системы, выражающих различные способы психического отражения действительности.

Первая сигнальная система у человека (у животных – единственная) обеспечивает отражение действительности в виде непосредственных чувственных (сенсорных) образов. Это «то, что мы имеем в себе как впечатление, ощущение и представление от окружающей внешней среды. Как общеприродной, так и социальной, исключая слово, слышимое и видимое» (И. П. Павлов, 1951).

Специфические особенности ВНД человека представлены второй сигнальной системой, возникшей в результате развития речи как средства общения между людьми в процессе труда. Развитие речи привело к появлению языка как нового способа отображения мира, основанного на новом принципе сигнализации. Вторая сигнальная система оперирует знаковыми образованиями («сигналами сигналов» по И. П. Павлову) и отражает действительность (предметы, явления окружающего мира и их отношения) в обобщенном и символическом виде. Центральное место в этой системе занимает речевая деятельность, или речемыслительные процессы. Элементарной единицей речи является слово.

6.1.1. Слово как «сигнал сигналов»

Слово, обозначающее предмет, не является результатом простой ассоциации по типу «слово – предмет». Слово, хотя и является реальным физическим раздражителем (слуховым, зрительным, кинестетическим),

отличается от первосигнальных раздражителей тем, что **отражает не конкретные, а только наиболее существенные (основные) свойства и отношения предметов и явлений.** Оно обеспечивает возможность обобщенного и отвлеченного отражения действительности. Эта функция слова очень ярко обнаруживает себя в исследованиях глухонемой. По данным А. Р. Лурии (цит. по: Данилова Н.Н., 1999), глухонемые люди, не обученные речи, не могут абстрагировать отдельные качества или действия от конкретного, реального предмета. Они не могут формировать отвлеченные понятия и систематизировать явления внешнего мира по отвлеченным признакам.

Вторая сигнальная система охватывает все виды символизации. Она использует не только речевые знаки (слова), но и самые различные средства, включая различные звуки (музыкальные и др.), рисунки, математические символы, художественные образы, а также производные от речи и тесно связанные с ней другие реакции человека (мимику, жесты, эмоциональные голосовые сигналы и т.п.). Способность человека к общению с помощью слов – символов имеет свои истоки в коммуникативных способностях животных, в первую очередь – приматов.

6.2. Взаимодействие первой и второй сигнальной систем

Взаимодействие двух сигнальных систем выражается в явлениях избирательной иррадиации нервных процессов. Оно обусловлено наличием связей между структурами, воспринимающими стимулы и обозначающими их словами. Избирательная (элективная) иррадиация процесса возбуждения из первой сигнальной системы во вторую отчетливо демонстрируется в опытах по выработке условного двигательного рефлекса у детей. При пищевом подкреплении у детей вырабатывали условный двигательный рефлекс на звонок. Затем заменяли звонок (условный сигнал) на произнесение слов «звонок», «звонит», а также на показ карточки со словом «звонок». Оказалось, что произнесение или показ этих слов вызывали у ребенка условную двигательную реакцию, выработанную на реальный звонок. Замена на другие слова была неэффективной.

В дальнейшем оказалось, что у детей переход возбуждения из первой сигнальной системы во вторую происходит легче, чем у взрослых. Избирательная иррадиация возбуждения происходит и в обратном направлении: из второй сигнальной системы в первую. Между двумя

сигнальными системами возможна иррадиация торможения: выработка дифференцировки к первосигнальному стимулу может быть воспроизведена и при замене дифференцировочного сигнала на его словесное обозначение.

Существуют индивидуальные различия передачи процессов возбуждения и торможения из одной сигнальной системы в другую (А. Г. Иванов-Смоленский, цит. по: Н. Н. Данилова, 1999). В настоящее время принято выделять четыре типа взаимоотношений I и II сигнальных систем:

- с легкой передачей нервных процессов из первой во вторую и наоборот;
- с затрудненной передачей в обоих направлениях;
- с затрудненной передачей из первой сигнальной системы во вторую;
- с затрудненной передачей из второй системы в первую.

Избирательная иррадиация нервных процессов осуществляется и в пределах одной сигнальной системы. В первой сигнальной системе она проявляется генерализацией условного рефлекса, когда стимулы, сходные с условным, с первого предъявления без обучения вызывают условный рефлекс. Во второй – это явление выражается в селективном возбуждении системы связей между семантически (т. е. по смыслу) близкими словами. Слова, близкие по смыслу первоначальному условному стимулу, образуют **ядро семантических связей** и вызывают тот же условный рефлекс. Слова, отличные по смыслу, но все же лежащие на границе семантического поля, вызывают стойкий ориентировочный рефлекс. Если к словесным стимулам применить процедуру выработки дифференцировочного торможения, то можно добиться сужения семантического поля.

Между I и II сигнальными системами существуют несколько форм связи. Связь двух сигнальных систем, которую можно обозначить как **«словесный раздражитель – непосредственная реакция»**, имеет самое широкое распространение в жизни человека. Все случаи управления поведением, движениями с помощью слова относятся к этому типу связей. Следует подчеркнуть, что речевая регуляция осуществляется не только с помощью внешней речи, но и через внутреннюю речь.

Другая форма взаимосвязи двух сигнальных систем может быть обозначена как **«непосредственный раздражитель – словесная реакция»**, она составляет основу функции называния. Эта форма взаимосвязи сигнальных систем обусловлена тем, что командные нейроны, ответственные за речевые реакции, обладают потенциально обширными

рецептивными полями (т. е. могут быть связаны практически со всеми нейронами-детекторами). Следует отметить, что связи речевых командных нейронов пластичны, и их конкретный вид зависит от условий формирования речи в онтогенезе.

6.3. Речь и мышление

6.3.1. Речь и ее функции

Речь есть процесс общения посредством языка. Под **языком** понимают выработанную в ходе исторического развития систему средств общения.

Речь – это вторая сигнальная система, где в знаково-символической форме вербально (словесно) отражаются предметы и явления окружающего мира, а также собственное состояние. **Генерация звуковой речи** возможна благодаря наличию **периферического аппарата звукогенерации** – гортани с голосовыми связками и мышцами, глотки, подвижной нижней челюсти, а также **системы координации голосового и артикуляционного аппаратов**. Слово – это сигнал, посредством которого осуществляется обобщение и абстракция, характеризующие «специально человеческое высшее мышление» (по И. П. Павлову).

Принято выделять три **основные функции речи**: коммуникативную, регулирующую и программирующую.

1. Коммуникативная функция – осуществление общения между людьми с помощью языка. Включает: **функцию сообщения** (указание на какой-либо предмет или высказывание суждения по какому-либо вопросу) и **функцию побуждения к действию**. Побудительная сила речи существенно зависит от ее эмоциональной выразительности.

2. Регулирующая функция речи реализует себя в высших психических функциях – сознательных формах психической деятельности. В работах А. Р. Лурии и Е. Д. Хомской была показана связь регулирующей функции речи с передними отделами полушарий. Больной с патологией в этих отделах не может выполнять произвольные движения и действия, следуя инструкции. У больных с поражением медиобазальных отделов лобных долей нарушено восстановление ориентировочного рефлекса под влиянием речевой инструкции и не может удерживаться тонический ориентировочный рефлекс (как компонент произвольного внимания) в виде длительной ЭЭГ-активации, хотя фазический ориентировочный рефлекс продолжает возникать на непосредственный

раздражитель. Таким образом, высшие формы управления фазическим и тоническим ориентировочными рефлексам, так же, как и регулирующая функция речи, зависят от сохранности лобных долей.

3. Программирующая функция речи выражается в построении смысловых схем речевого высказывания, грамматических структур предложений, в переходе от замысла к внешнему развернутому речевому высказыванию. В основе этого процесса – внутреннее программирование, осуществляемое с помощью внутренней речи. Как показывают клинические данные, программирующая функция речи страдает при поражении лобной коры в области предцентральной извилины и премоторной зоны.

6.3.2. Структурно-функциональные основы речевой деятельности

Согласно взглядам А. Р. Лурия, выделяют две группы структур мозга с различными функциями речевой деятельности:

Первая группа объединяет структуры, обеспечивающие **динамическую организацию речевого высказывания**. Эти структуры располагаются в передних отделах полушарий (преимущественно – левого). Это – верхняя и нижняя речевые зоны премоторной коры (добавочная двигательная область) и передняя речевая зона в нижних боковых отделах лобной коры (**центр Брока**). Поражение центра Брока вызывает **эфферентную моторную афазию**, при которой страдает собственная речь, а понимание чужой речи сохраняется. Больные с афазией Брока говорят с трудом и большую часть своих ошибок осознают. Поражение премоторной коры сопровождается так называемой **динамической афазией**, когда у больного страдает программирующая функция речи и он теряет способность формулировать высказывания. При этом относительно сохраняется способность повторной и автоматизированной речи, чтения и письма под диктовку.

Вторая группа структур связана с **кодами речи** (фонематическим, артикуляционным, семантическим и т. д.). Эти центры располагаются в задних отделах полушарий (чаще всего – левого). К ним относятся, прежде всего, **центр Вернике**, расположенный в задней височной и нижней теменной долях и обеспечивающий понимание речи, а также локальные участки коры в теменной, височной и затылочной долях (например – угловая извилина). При поражении центра Вернике появляются затруднения в понимании устной речи, при чтении и письме под диктовку (**сенсорная афазия или афазия Вернике**). Речь

у такого больного беглая, но зачастую бессмысленная, так как больной не осознает своих дефектов. При поражении угловой извилины нарушается понимание слов, образов, а также понимание логико-грамматических конструкций, отражающих пространственные отношения предметов (соответственно: **акустико-мнестическая, оптико-мнестическая, и семантическая афазии**). По современным представлениям, задние речевые структуры (у большинства людей – в левом полушарии) хранят слуховые и кинестетические записи фонем и их последовательностей, составляющих слова.

Задние речевые структуры сообщаются с передними как непосредственно (через ассоциативные проводящие волокна), так и через подкорковые структуры (базальные ганглии и передний таламус). Через эти пути обеспечивается двойной контроль при приобретении речевых навыков. Подкорковый путь активизируется при приобретении речевых навыков. Кортикальный путь – при осознанном контроле речевого акта.

Кроме того, передние речевые корковые структуры связаны с **мозжечком**, осуществляющим точное временное кодирование двигательных реакций. При поражениях мозжечка нарушается выполнение точных действий – речевых и когнитивных (**моторная и когнитивная дисметрия**).

В 1968 году нейроанатомы Н. Гешвинд и У. Левицкий из Гарвардского университета обнаружили **феномен анатомической межполушарной асимметрии мозга человека**: в большинстве случаев участок коры на границе височной и теменной долей, уходящий глубоко в латеральную (силвиеву) борозду в левом полушарии был крупнее правого. Именно в этом участке находится **центр Вернике**. Такая анатомическая особенность мозга была обнаружена у 95 % праворуких людей. Исследования других ученых с фармакологическим временным выключением одного из полушарий (тест Вада) подтвердили вывод о преимущественно левополушарной локализации центров речи. Одновременно было обнаружено, что у 5 % здоровых правшей контроль за речевыми функциями осуществляет правое полушарие. Интересно, что большая часть леворуких людей (около 70 %) имеют речевые центры в левом полушарии (как у правшей); 15 % – только в правом, но оставшиеся 15 % леворуких имеют речевые центры в обоих полушариях.

Как показали исследования **речевой деятельности детей**, первоначально обработка речевых сигналов осуществляется обоими полушариями и **доминантность левого формируется не сразу**. Если у ре-

бенка, научившегося говорить, возникает поражение речевых областей левого полушария, то у него развивается афазия. Однако постепенно речь восстанавливается. Причем полнота восстановления речевых возможностей зависит от времени травмы: чем меньше был возраст ребенка в момент поражения левого полушария, тем лучше восстанавливается речь. Такая передача (полная или частичная) речевых функций от левого полушария правому возможна только до 10 лет.

6.3.3. Мышление

Мышление – процесс познавательной деятельности человека, характеризующийся обобщенным и опосредованным отражением внешнего мира и внутренних переживаний, направленный на приспособление к реальной жизни. Различают следующие виды мышления: словесно-логическое (абстрактное), наглядно-образное и наглядно-действенное.

Появление речи в процессе эволюции принципиально изменило функции мозга. Мир внутренних переживаний, намерений приобрел качественно новый аппарат кодирования информации с помощью абстрактных символов (Н.Н. Данилова, 1999). Это не только обусловило возможность передачи информации от человека к человеку, но и сделало качественно иным процесс мышления. Мы лучше осознаем, понимаем мысль, когда облакаем ее в языковую форму. Вне языка мы переживаем лишь неясные побуждения, выразить которые можно только в жестах и мимике.

Суть мышления – в выполнении некоторых когнитивных операций с образами во внутренней картине мира. Эти операции позволяют выстраивать динамическую модель мира, т.е. познавать связи и отношения между образами, даже недоступными ощущениям и восприятиям. Слово делает картину мира, с одной стороны – более обобщенной, а с другой – более дифференцированной. Присоединяясь к непосредственному образу предмета, слово, как полагает Н. Н. Данилова (1999; 2005), выделяет его существенные признаки, вносит в него формы анализа и синтеза, которые непосредственно недоступны субъекту. Слово переводит субъективный смысл образа в систему значений, что делает его более понятным как субъекту, так и любому слушателю.

В процессе онтогенеза человека **мышление проходит несколько этапов развития.**

Первый этап: наглядно-действенное мышление (или практический интеллект). Развивается у большинства детей до 2 лет и состоит в построении сенсомоторных схем. Сенсомоторная схема – это выполнение

организованной последовательности действий, составляющих определенную форму поведения (ходьба, еда, речь и др.). Сенсомоторная схема соотносит сенсорную информацию с мышечными действиями. В формировании сенсомоторных схем большая роль принадлежит таламокортикальным системам головного мозга.

Второй этап: построение сенсомоторных схем без свершения какого-либо действия. Он связан со становлением речевых функций и появлением способности мысленно активировать сенсомоторные схемы, не совершая действия. Реализуется у детей 2–7 лет.

Основной особенностью этих двух этапов развития человеческого мышления становится способность ребенка предсказывать результат действия, не производя его фактически. В этот период ребенок уже знает, что случится, если дернуть кошку за хвост, или прыгать по лужам, или разбросать свои игрушки и т.д. Действие, однако, остается основным элементом мышления ребенка. Если попросить ребенка дать определение какому-либо понятию или предмету, то его ответ будет содержать действие: стул – это то, на чем сидят; прогулка – это то, где бегают и играют и т.д. В этот период развивается речь, которая первоначально базируется также на сенсомоторной схеме «слушаю – повторяю». В период 1,5–7 лет бурное развитие претерпевают височная и лобная (преимущественно моторные зоны) области коры.

Третий этап: логические рассуждения, использование конкретных понятий в пределах реальных событий. В этот период (7–10 лет) активизируются корково-корковые ассоциативные связи.

Четвертый этап: способность к формальным операциям, к абстракциям, к оценке (и созданию) гипотез (11–16 лет). Считают, что в этот период завершается формирование основных связей лобной коры с другими отделами (корковыми и подкорковыми) мозга.

Мысленное моделирование человеком различных событий, как уже говорилось ранее, составляет сущность мышления. Человек оценивает свои действия, ведущие к поставленной им цели и условия, которые могут привести к успешному результату. При этом последовательность событий может моделироваться в любом направлении, мысленные действия могут совершаться в разных точках выбора решения (Лурия А. Р., цит. по: Ткаченко Б. И., ред.; 1994). Например, человек может начинать анализ цепи событий и действий с предполагаемого результата и двигаться к точке начала действий и при этом мысленно выявлять, какие из действий и условий необходимы для достижения желаемого результата.

В соответствии с современными воззрениями, **мыслительный процесс может быть сопоставлен со структурой поведенческого акта** в рамках теории функциональных систем П. К. Анохина (Н. Н. Данилова, 1999; 2005). Направленность и продуктивность процесса мышления определяется доминирующей мотивацией субъекта, поскольку анализ вновь поступающей информации включает в себя сопоставление со знаниями, избирательно извлекаемыми из памяти. А содержание этих знаний существенно определяется доминирующей мотивацией.

Процесс мышления имеет, как минимум, **два аспекта**: распознавание (принятие решения) и устойчивое сохранение поиска (стратегия решения проблем).

Принятие решения представляет собой выбор наиболее вероятной гипотезы для ее последующей проверки и доказательства, а также выбор конкретных представлений о том, что требуется доказать или опровергнуть. В соответствии с принятой гипотезой формируются некоторые представления о конкретных действиях (доказательствах), которые необходимо предпринять для подтверждения или опровержения принятой гипотезы (**выработка стратегии решения проблемы**). Выполнение конкретного доказательства, подтверждающего справедливость выдвинутой гипотезы, эквивалентно этапу осуществления реального действия. В случае неудачи активизируется поисково-исследовательская деятельность субъекта, которая приводит к возникновению новых гипотез и других способов доказательств.

Стратегии решения проблем исследовали Бруннер (1956), Левин (1975) и другие ученые. В результате было выделено три основных стратегии, различающиеся по эффективности и уровню сложности:

Случайный перебор (или метод проб и ошибок): случайным образом формулируется гипотеза, либо осуществляется выбор, а затем оценивается их правомерность. В случае получения отрицательной оценки выдвигается новое предположение. Эту стратегию используют в основном дети и субъекты со слабо структурированным мышлением. Главный недостаток стратегии заключается в том, что поиск ведется несистематично и может привести к отказу от поиска или печальным последствиям (например, при распознавании съедобного или несъедобного).

Рациональный перебор: вначале исследуется некое центральное звено или наименее рискованное предположение, а затем, изменяя каждый раз по одному элементу, «отсекают» неверные направления поиска (например, при поиске неисправности в каком-либо приборе или машине).

Систематический перебор: субъект охватывает своим умом всю совокупность возможных гипотез и систематически анализирует их одну за другой, пытаясь прийти к каким-то выводам. Такая стратегия позволяет наиболее продуктивно разрабатывать долговременные планы или сложные действия.

6.3.4. Структурно-функциональные основы мышления

Мышление основывается на работе сенсорных систем, на механизмах памяти и участии соответствующих подкорковых (в том числе – ретикулярных и лимбических) структур и коры больших полушарий (проекционных и ассоциативных зон).

Мышление как процесс выбора гипотезы, требует участия височных и лобных отделов коры больших полушарий. **Мышление как поиск стратегии решения проблемы** осуществляется с участием задних (теменно-затылочных), лобных и височных отделов коры мозга и лимбических структур. Процессы мышления считают связанными, прежде всего, с **ассоциативными областями коры** полушарий. В отличие от специфических, первичных корковых проекций сенсорных систем, ассоциативная кора является местом интеграции информации, поступающей из первичных проекций. Кроме того, считают, что здесь текущая информация объединяется с эмоциями и воспоминаниями, что позволяет людям думать, решать и сопоставлять планы (Ф. Блум с соавт., 1988). Например, ассоциативные поля **теменной коры** объединяют информацию от первичной соматосенсорной коры (постцентральная извилина), первичных слуховой (**латеральная височная кора**) и зрительной (**затылочная кора**) зон. Интеграция текущих данных со следами памяти (участие **нижней височной коры** и **гиппокампа**) дает возможность человеку оценивать положение тела и головы в пространстве. Включение в оценку пространственных отношений **лобной коры** позволяет человеку интерпретировать сенсорные раздражения в зависимости от конкретной ситуации. Именно ассоциативные поля лобной коры имеют особое значение в интерпретации раздражителей и событий. Благодаря двусторонним связям лобной коры и структур лимбической системы, в процесс оценки ситуации включаются эмоции. Кроме того, лобная кора ответственна за выбор цели и прогнозирование событий.

Решающая роль лобной коры в планировании и решении задач подтверждается сведениями о поведении людей с повреждениями в этой области мозга. Такие люди утрачивают способность совершать

последовательные действия, особенно в изменяющейся обстановке или прогнозировать события. То есть одна и та же задача не могла быть ими решена, если ставилось дополнительное условие.

Огромное значение для процессов мышления имеет **функциональная специализация полушарий** головного мозга. Как писал в 1974 году Роджер Сперри (Нобелевский лауреат, работавший по исследованию расщепленного мозга): «каждое полушарие ... обладает собственными ... ощущениями, восприятием, мыслями и идеями и характеризуется разной эмоциональной оценкой одних и тех же событий. Каждое полушарие ... имеет свою собственную отдельную цепь воспоминаний и усвоенных знаний, недоступных для другого». В определенном смысле, каждое полушарие имеет отдельное, собственное мышление. **Левое полушарие** обрабатывает информацию аналитически и последовательно, а **правое** – одновременно и целостно. У большинства людей левое полушарие отвечает за язык и речь, правое – управляет пониманием и навыками, связанными с пространственным и зрительным восприятием. В то же время, правое полушарие обладает способностью понимать речь, но в большинстве случаев не может ее программировать. Таким образом, если схематизировать функции полушарий в отношении мышления, то оказывается, что левое и правое полушария в равной мере способны к распознаванию стимулов внешнего мира, но пользуются разными способами или стратегиями решения задачи и имеют разные возможности в выражении результатов решения – языковую для левого полушария и пространственно-зрительную для правого полушария.

6.4. Сознание и бессознательное

6.4.1. Сознание

Сознание человека – это способность отделения себя («Я») от других людей и окружающей среды («не Я»), адекватного отражения действительности и возможность регуляции отношений между личностью и окружающей средой. Это также оперирование таким знанием, которое с помощью второй сигнальной системы (слов, математических символов, образов художественных произведений и пр.) может быть передано другим людям, в том числе – другим поколениям в виде памятников культуры (П. В. Симонов, 1987). **Осознать** – значит **получить возможность** сообщить, **передать свое знание другому**. А все то,

что не может быть сообщено людям – неосознаваемо. Из этого следует, что появление сознания связано с развитием специальных средств коммуникации, среди которых ведущая роль принадлежит речи. Сознание человека развивается по мере приобретения индивидуального жизненного опыта и связано с развитием языка как системы средств общения.

Мозг человека получает информацию от различных сенсорных систем. В зависимости от индивидуального опыта (память), эмоционального состояния, мотиваций, а также функционального состояния (уровня бодрствования и т. д.) человек принимает решение о действии, соответствующем социальным представлениям (коллективный опыт) об адекватности поведения, в основе которого лежат сложнейшие безусловные и условные рефлексы. **На базе биологических витальных потребностей** (питание, размножение и т.д.), **социальных потребностей** («для себя» и «для других»), **идеальных потребностей** (познания и творчества, преодоления) **создаются** (цит. по: Ткаченко Б. И., ред.; 1994):

- **подсознание** (автоматизированные навыки и нормы поведения);
- **самознание** (диалог с самим собой);
- **сознание** (знание, которое может быть передано другим);
- **сверхсознание** (творческая интуиция).

Таким образом, поведение человека основывается на взаимодействии рефлекторной деятельности, мышления и сознания. В исследованиях больных с расщепленным мозгом были обнаружены поразительные факты. Например, у одного пациента действовали два сознания. Когда вопрос: «Кем бы вы хотели быть?» адресовали левому полушарию, то пациент отвечал: «чертежником». Когда тот же вопрос обращали к правому полушарию, то составленный из букв ответ был: «автомобильным гонщиком». Этот человек имел два «Я», резко отличные друг от друга. Вывод, к которому пришли исследователи расщепленного мозга – это возможность сосуществования двух сознаний, мирно уживающихся в здоровом мозге и разделяющихся при ряде заболеваний.

В процессах сознательного восприятия, определяемого человеком как ощущение, образ предмета, явления или события, обязательным являются:

- **участие сенсорной коры и**
- **восходящие активизирующие влияния ретикулярной формации.**

Установлено, что в условиях сна или наркоза корковые потенциалы, вызванные сенсорной стимуляцией, регистрируются, но сознательное восприятие стимулов отсутствует. Для сознательного восприятия

внешних раздражителей необходимо участие как минимум двух потоков возбуждения в неокортексе – активации специфической сенсорной проекции и активации неспецифической системы ретикулярной формации. При этом информация о физических параметрах объекта восприятия передается по специфической сенсорной системе, а неспецифическая активация определяет уровень бодрствования (состояние сознания). **Принято различать несколько состояний сознания** (или состояний активности сознания): **сверхбодрствование** (высочайший уровень постижения действительности, состояние озарения – в отличие от интуиции может продолжаться часами), **бодрствование** (привычный, средний уровень активности, позволяющий логически обрабатывать информацию), **ясность** (состояние формального осознания действительности, без ее отражения), **сужение** (частичное, неполное осознание действительности), **спутанность** (искаженное восприятие) и **оглушение** (вплоть до комы).

Эмоциональная окраска восприятия зависит от активности **лимбической системы**, в которую поступают сенсорные сигналы по нескольким путям.

Таким образом, сознание как деятельность мозга может быть соотносено с сочетанной функцией коры и модулирующих систем мозга.

6.4.2. Бессознательное

Бессознательные психические явления – это высшая нервная (психическая) деятельность человека, осуществляемая без участия сознания. В самом общем виде можно принять, что сферу бессознательного образуют психические акты и состояния (знания, навыки), изолированные от организованного опыта и не имеющие словесно-логического выражения. Поэтому информация о них не может быть намеренно и произвольно передана от одного человека к другому (например, в ответ на поставленный этим другим вопрос).

К ним относятся:

- **неясные, «смутные» ощущения** («темные ощущения» по И. М. Сеченову), вызываемые неосознаваемыми сигналами из внутренних пространств организма (внутренних органов, скелетно-мышечного аппарата);
- **автоматизированные навыки и движения**, производимые без участия сознания;
- **поведенческие, эмоциональные, вегетативные, биоэлектрические реакции** на неосознаваемые внешние раздражители (несловесные

и словесные). Впервые экспериментально это показал Г. В. Гершуни (1977), со звуковыми сигналами пороговой и подпороговой силы.

Важную роль в длительном сохранении следов неосознаваемых сигналов играет доминирующее эмоциональное переживание или мотивация. Именно в этих случаях, как писал А. А. Ухтомский (1962), следы прошлого могут оставаться годами под уровнем сознания и, тем не менее, влиять на творчество и поведение человека в качестве подлинных физиологических мотивов. В бессознательном анализе принимают участие корковые и подкорковые структуры обоих полушарий. Однако результаты его не будут осознаваться до тех пор, пока из гностических речевых зон (группа задних речевых структур) информация не поступит в моторную речевую область.

В современной физиологии ВНД человека (психофизиологии) термин «**неосознаваемое**» получает все большее признание. **Он объединяет ряд неоднородных явлений.** К ним следует отнести феномен, обозначаемый как **предсознательное** – это содержания душевной жизни, которые в данный момент неосознаваемы, так как находятся вне сферы избирательного внимания, но могут стать осознаваемыми при переключении на них внимания. Широкий круг психических явлений, связанных с **неосознаваемым как подпороговым** (для сознания) восприятием слабых внешних сигналов, которые не осознаются субъектом, но вызывают вегетативные, эмоциональные и другие реакции и могут влиять на процессы и результаты высшей нервной деятельности (сравните с пунктом 3 бессознательного). Еще одна форма неосознаваемого – это **когнитивная установка**, т. е. состояние готовности субъекта к определенной активности, которое формируется при наличии двух основных условий: актуальной потребности у субъекта и объективной ситуации для ее удовлетворения. Автор общей теории установки Д. Н. Узнадзе (1958) считал, что установка образуется без участия сознания и не является феноменом сознания, а охватывает процессы, организующие на неосознаваемом уровне специфическое состояние психики, которое в значительной мере предваряет решение когнитивной задачи на сознательном уровне. Установка как бы заранее организует в конкретной ситуации направленность субъекта на определенную активность, готовность к той или иной форме реагирования и реализации определенной стратегии решения проблемы.

6.5. Мотивации и эмоции

6.5.1. Мотивации

Мотивация – это побуждение к деятельности, направленное на удовлетворение определенных потребностей.

С одной стороны, мотивация – это состояние, которое развивается в ЦНС в процессе поведения. Объективно оно выражается в изменении электрической активности мозга, биохимических процессов в нервной ткани в ответ на изменения состава потока афферентной эндогенной (т. е. из внутренних пространств организма) информации. В субъективном плане мотивации соответствует появление каких-либо переживаний (чувства жажды, голода и т. д.). По К. В. Судакову (1987), мотивация – это особый комплекс возбуждений, который роковым образом толкает животное и человека к поиску специфических раздражителей внешней среды, удовлетворяющих потребность. Сходное определение предлагает Б.И. Котляр (1986): «мотивация – это эмоционально окрашенное состояние, возникающее на основе определенной потребности и формирующее поведение, направленное на удовлетворение этой потребности».

С другой стороны, мотивация – это механизм формирования цели поведения. По П. В. Симонову (1987), мотивация – это физиологический механизм активирования хранящихся в памяти следов (энграмм) тех внешних объектов, которые способны удовлетворить имеющуюся у организма потребность, и тех действий, которые способны привести к ее удовлетворению. А. Н. Леонтьев считает, что мотивация – опредмеченная потребность.

Таким образом, в **мотивации** можно выделить **две фазы**:

- **Фаза детекции** специфического состояния ЦНС, выражающего появление во внутренней среде определенного дефицита, т.е. возникновение потребности.
- **Фаза запуска и реализации** специализированного **целенаправленного поведения** в отношении тех внешних объектов, которые способны удовлетворить данную потребность. Первая фаза инициирует вторую.

6.5.1.1. Структурно-функциональные основы мотиваций

Решающее значение в развитии представлений о центрах мотиваций и эмоций сыграли опыты 40–50 годов Дж. Олдса с вживленными в мозг животных электродами и самостимуляцией. В опытах были

обнаружены положительные зоны, локализованные, преимущественно, в миндалине, медиальном гипоталамусе и покрышке среднего мозга и отрицательные (вызывающие реакцию избегания) – в дорсальной части среднего мозга и латеральном гипоталамусе. Были четко локализованы центры голода, жажды, насыщения, сексуальной активности, активного и пассивного оборонительного поведения и т.д. Их раздражение приводило к организации соответствующих поведенческих реакций. **Основным субстратом** этих видов деятельности оказалась **лимбическая система**: лимбическая кора, гиппокамп, свод, миндалевидный комплекс, ядра гипоталамуса, черная субстанция, базальные ядра и др. В различных структурах лимбической системы заложены центры упомянутых мотивационных программ.

Мотивационное возбуждение формируется по типу доминанты. В определенных структурах устанавливается очаг возбуждения, подавляя возбуждение других центров. По мнению Э. А. Асратяна (1987), физиологический механизм мотивации базируется на взаимодействии прямых и обратных условных связей, причем под обратной условной связью здесь понимается влияние подкрепляющего рефлекса на функциональное состояние структур, воспринимающих условный сигнал и/или реализующих действие, за которым следует подкрепление.

Любая мотивация сопровождается некоторым функциональным напряжением, требует поведенческой реакции, достижения результатов, устраняющих мотивацию. Например:



У человека мотивации могут носить социально позитивную и социально негативную окраску. Без мотиваций невозможно целенаправленное поведение.

Все виды мотиваций имеют **несколько общих признаков**:

Активация двигательной системы (возрастание среднего уровня двигательной активности, реактивности на сенсорные стимулы и т. д.). Исключение – пассивный страх (реакция замирания).

Повышение активности симпато-адреналовой системы (рост ЧСС, артериального давления, сосудистые реакции, изменение кожно-гальванической реакции и т.д.)

Снижение порогов сенсорных систем, что позволяет животному с большей легкостью выявлять биологически значимые и сигнальные раздражители в окружающей среде. Основа – повышение уровня бодрствования мозга.

Возрастание поисковой активности: усиление ориентировочных реакций и целенаправленного поиска.

Актуализация памяти, прежде всего, образов цели и возможных способов ее достижения.

Изменения в ЭЭГ, в которых отражается специфика мотивационного состояния.

Возникновение субъективных эмоциональных переживаний. Отрицательный эмоциональный фон – наиболее типичная форма субъективного отражения мотивации. Вместе с тем, существуют и эмоционально положительные субъективные отражения мотиваций (таких как поведение любознательности, стремление к творчеству).

Следует отметить, что западные исследователи вкладывают несколько иное содержание в понятия «мотивация» и «потребность». По существу, термин «потребность» используется в основном для обозначения биологических потребностей: голода, жажды, полового влечения и т.п., которые возникают с определенным интервалом и при благоприятных условиях могут удовлетворяться на ранних стадиях, не достигая чрезвычайной степени.

Для обозначения более сложных видов поведения, которые возникают скорее спонтанно, чем регулярно, и зависят от случайных внешних факторов, обычно используется термин «мотивация». В российской школе исследователей различаются социальные и высшие человеческие потребности, в том числе идеальные: познания, творчества. При этом признается, что каждая мотивация имеет в своей основе актуализированную потребность.

6.5.2. Эмоции

С позиций физиологии **эмоции** – это **отражение мозгом** человека или животного какой-либо **мотивации** (актуальной потребности) и **вероятности** (возможности) ее **удовлетворения**. **Оценку степени вероятности** субъект производит на основе генетического и приобретенного индивидуального опыта, **непроизвольно сопоставляя информацию о средствах, времени, ресурсах, прогностически необходимых для достижения цели** (удовлетворения потребности) **с информацией, поступившей в данный момент**. Как видно из определения, эмоции

возникают в тесной связи с мотивациями, поэтому в их реализации имеют решающее значение кора и структуры лимбической системы и ретикулярной формации.

Эмоции – источник информации о том, насколько важны для нас те или иные события, адекватны или нет обстоятельства жизни нашим потребностям. Они (эмоции) выполняют несколько основных **функций**:

1. Оценочную (сопоставление актуальной потребности (спроса) и возможности ее удовлетворения (предложения)).

2. Подкрепляющую (положительная эмоция сигнализирует о приближении момента удовлетворения потребности, а отрицательная – об удалении от него). Субъект стремится усилить первую и предотвратить или ослабить вторую, изменяя при этом поведение. Подкрепление играет важнейшую роль в условно-рефлекторной деятельности, так как именно от подкрепления (награды) зависят образование, существование, угашение и особенности условных рефлексов. Установлена необходимость вовлечения эмоциогенных структур мозга в процесс выработки условных рефлексов животных и человека, а также обязательное участие их (структур) в процессах обучения.

3. Переключательную. В естественных условиях поведение человека и животных определяется многими потребностями разного уровня. Их взаимодействие выражается в конкуренции мотивов, которые проявляются в эмоциональных переживаниях. Оценки через эмоциональные переживания обладают побуждающей силой и могут определять выбор поведения. По существу, эмоции успеха-неуспеха обладают способностью побуждать человека к переходу (переключению) от одних действий к другим. Исход зависит от силы побуждений и от личностных установок субъекта.

4. Коммуникативную. Мимика, жесты, позы, выразительные вздохи, интонации являются «языком человеческих чувств» и позволяют человеку передавать свои переживания другим людям, информировать их о своем отношении к явлениям, объектам и т. д. С помощью «языка чувств» регулируются социальные отношения и у животных. Существуют генетически закрепленные универсальные комплексы поведенческих реакций, с помощью которых выражаются основные фундаментальные эмоции.

Эмоции принято разграничивать по знаку (положительные и отрицательные), по силе, значимости и т. д. Например:

- **отрицательные эмоции:** недовольство – огорчение – отчаяние;
- **положительные эмоции:** удовлетворение – радость – восторг.

Эмоции сопровождаются определенными изменениями в режимах функционирования органов дыхания, пищеварения, сердечно-сосудистой системы, скелетной и гладкой мускулатуры, эндокринной системы и обменных процессов. Это может выражаться в следующих признаках состояния: бледности или гиперемии кожных покровов и слизистых оболочек, колебаниях артериального давления, частоты пульса и дыхания, изменениях терморегуляции, усилении перистальтики кишечника, пилomotorных реакциях (волоски дыбом) и многом другом. С этими изменениями связаны многообразные субъективные ощущения, сопутствующие эмоциям.

Следует отметить, что при возникновении эмоционального напряжения вегетативные сдвиги превышают, как правило, реальные потребности организма. Происходит избыточная мобилизация его ресурсов. Одновременно эмоциональное напряжение вызывает переход к иным, по сравнению со спокойным состоянием, режимам функционирования сенсорных систем (изменениям сенсорных порогов, критериев оценки сигналов), реакциям на поступающую информацию и формам поведения.

Отрицательные эмоции протекают с широким вовлечением висцеральных систем, с неременной активацией симпатoadреналовой системы. Отрицательные эмоции могут быть выражены в двух формах: стенической (злость, ярость) и астенической (шок, страх). Обе формы сопровождаются сдвигами в деятельности внутренних органов, нарушениями нейро-гуморальной регуляции деятельности организма в целом и какой-либо системы конкретно. Известно, что нередким результатом стрессовых нагрузок являются такие заболевания как гипертиреоз (гиперфункция щитовидной железы), сахарный диабет (нарушение эндокринной функции поджелудочной железы), язвы желудка и кишечника, патологии сердечно-сосудистой системы и т. д.

Положительные эмоции сопровождаются активацией как симпатoadреналовой, так и вагоинсулярной систем.

Сдерживаемые проявления эмоций, особенно стенического типа, также сопряжены с нарушениями гормонального обеспечения функций организма и чреваты развитием как висцеральных, так и невротических заболеваний.

ГЛАВА 7. ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

7.1. Классификация темпераментов по Гиппократу

В повседневной жизни мы замечаем, что люди, попадая в одни и те же ситуации, ведут себя по-разному. Однако за этим большим разнообразием поведенческих реакций и поступков проступают некоторые **общие схемы** или **типы поведения**. Это обстоятельство было отмечено еще в древние времена и было положено в основу греческой медицины, испытавшей сильнейшее влияние **Гиппократа** (пятый век до нашей эры). Греческая (точнее – греко-арабско-персидско-таджикская) медицина базировалась на признании **четырех стихий природы: воздуха, воды, огня и земли**. Соответственно, и в организме человека различались четыре основные субстанции (или «соки тела»), каждая из которых соответствовала одной из стихий природы: **кровь, желчь, черная желчь и слизь** (лимфа, флегма). Комбинация (или смесь, т. е. **temperamentum**) этих «соков тела» и определяет особенности поведения человека. Эта идея легла в основу первой классификации темпераментов, изложенной в трудах Гиппократа. Он полагал, что существуют четыре основных типа темперамента (в соответствии с преобладающей в теле субстанцией):

- **сангвинический** связан с преобладанием крови (sanguis);
- **холерический** с желчью (chole);
- **меланхолический** с черной желчью (melaina chole);
- **флегматический** со слизью (phlegma).

Гиппократ считал, что **горячая кровь** – «сангвис» делает человека решительным, энергичным, способным быстро реагировать на изменения ситуаций, условий жизни и при этом сохранять уравновешенность в поступках. **Едкая желчь** – «холе» делает человека вспыльчивым, раздражительным, нервным. **Флегма (слизь)** определяет черты хладнокровия, медлительности, уравновешенности. **Черная желчь** – «меланхоле» делает человека боязливым, нерешительным, слабодушным.

Классификация темпераментов по Гиппократу относится к так называемым «гуморальным» теориям. Позже эта линия была продолжена немецким философом Иммануилом Кантом (1724–1804 гг.), который также считал природной основой темперамента особенности крови.

7.2. Темперамент и телосложение

В XX веке получили широкое распространение концепции психиатра Э. Кречмера и психолога У. Шелдона, которые строятся на связи психических особенностей человека с его конституцией.

Э. Кречмер построил свою концепцию на основе многолетних наблюдений за людьми, страдающими психическими отклонениями. Он полагал, что связь телосложения с психикой, отчетливо выступающая у больных, существует и у здоровых людей, но в скрытой, стертой форме. Было замечено, что больные маниакально-депрессивным психозом (циклотимией) весьма часто имеют пикническое телосложение: широкую грудь, крупную голову, выступающий живот. Такие люди имеют циклоидный (циклотимический) темперамент, для которого характерна адекватная реакция на внешние стимулы, открытость, естественность, плавность движений. Настроение у них меняется от веселого в маниакальной стадии до сниженного мрачного состояния духа в стадии депрессии.

У больных шизофренией чаще всего наблюдается астенический тип конституции: длинная и узкая грудная клетка, длинные конечности, удлиненное лицо, слабая мускулатура. Астеническому типу конституции соответствует шизоидный (шизотимический) темперамент: замкнутость, уход в себя, неадекватность реакций внешним воздействиям. Настроение их изменяется в пределах шкалы, на одном полюсе которой аффективность и раздражительность, на другом – бесчувственность и равнодушие.

У. Шелдон выделял три основных типа соматической конституции: эндоморфный, мезоморфный и эктоморфный. **Эндоморфный тип** отличается мягкостью, округлостью внешнего облика, слабым развитием скелета и мышечной системы (т. е. это люди невысокого роста с признаками тучности). Людям этого типа соответствует темперамент с чувственными устремлениями, любовь к комфорту, наслаждение едой, мышечная расслабленность, душевная теплота в общении с другими людьми. **Мезоморфный тип** имеет крепкий скелет и развитую мускулатуру. Для него характерна энергичность движений. Этому типу соответствует темперамент со склонностью к риску, потребностью в физических упражнениях, активность, смелость, безразличие к боли, властолюбие, агрессивность (склонность к доминированию). **Эктоморфному типу** конституции соответствует хрупкость телосложения, отсутствие выраженной мускулатуры (рост выше среднего и худые). Таким людям свойственна сдержанность (робость), общая

заторможенность, скрытность (замкнутость), пугливость (стремление избегать риска), склонность к одиночеству.

Выводы Э. Кречмера и У. Шелдона неоднократно подвергались экспериментальным проверкам. Многие результаты оказались противоречивыми. Однако в целом исследователи пришли к заключению, что между телосложением и психическими качествами человека, а именно чертами темперамента, существует хотя и слабая, но статистически достоверная связь.

7.3. Типология К. Г. Юнга

Еще одной концепцией различий высшей нервной деятельности человека является типология характера Карла Густава Юнга (1924), основанная на четырех основных психических функциях, свойственных человеку: мышление, эмоции, ощущения, интуиция. Основой концепции Г. К. Юнг полагал представления о том, что любая социальная группа (людей – в том числе) должна располагать особыми, биологически запрограммированными на специализацию по одной или нескольким функциям, необходимым для ее (группы) выживания: размножение, питание, защита, стратегия и тактика поведения группы и т.д. Было выделено четыре базовых психологических типа людей с определенным набором психологических свойств:

Мыслительный тип

- ориентирован на объективную действительность, всегда стремится следовать ее законам;
- любит анализировать и во всем устанавливать логический порядок;
- в интересах дела может быть требовательным, игнорируя при этом чувства других людей;
- доказывает правоту (правильно – неправильно; разумно – неразумно);
- с трудом говорит о своих чувствах, но они устойчивы и меняются медленно;
- не любит выяснять причины ссор и недоразумений;
- предпочитает не обсуждать темы личной жизни как своей, так и других.

Эмоциональный тип

- человек чувства, хорошо разбирается в людях, их настроениях;
- способен воздействовать на других людей своими настроениями и сам легко поддается таким воздействиям;
- часто принимает решения под влиянием симпатий, как своих, так и чужих;
- убеждает в правоте (честно – нечестно; порядочно – непорядочно);
- любовь для него – сознательное творчество партнеров, самое важное в мире;
- обидчив, может пользоваться этим как средством воздействия на других;
- часто говорит комплименты, стараясь сделать людям приятное;
- если вынужден отказать кому-либо в просьбе, чувствует от этого неудобство, пытается «оправдаться»;
- склонен идти на компромиссы ради хороших отношений.

Ощущающий (сенсорный) тип

- все видит и все ощущает вокруг;
- живет здесь и теперь;
- быстро ориентируется в любой обстановке;
- ведет полноценную физическую жизнь;
- практичен и деятелен;
- уверен в себе;
- спокойно относится к рутинной работе;
- реалист, не любящий пустых фантазий;
- не торопится начать новое дело, если оно не обещает практических результатов;
- любит делать своими руками.

Интуитивный тип

- основное состояние – размышление о том, что уже прошло, или о том, что еще предстоит;
- проявляет беспокойство о будущем, старается обеспечить его уже в настоящем (запасает все «впрок»);
- проявляет интерес ко всему новому, даже если это не имеет практического выхода;
- любит решать новые задачи, не желает делать одно и то же;
- работает нестабильно – «вспышками».

Еще одним существенным компонентом концепции К. Г. Юнга является разделение людей на экстравертов и интровертов.

Экстраверты. Деятельность экстраверта направлена на объект и определяется этим объектом. Люди этого типа производят впечатление активных, общительных, экспансивных, даже склонных к авантюрам. Их жизненная энергия направлена на объекты внешнего мира. Его (внешнего мира) явления оказывают на экстравертов большее воздействие, чем собственное мнение. Зачастую требования конкретной общественной среды оказываются для экстравертов важнее, чем общечеловеческие нормы.

Интроверты. Ориентируются, главным образом, на свою оценку предмета или события, а не на объект как таковой. У интровертов поступки не находятся в прямой связи с внешними воздействиями, а определяются, в первую очередь, их (интровертов) собственными внутренними установками (т. е. субъективны).

7.4. Теория И. П. Павлова о типах высшей нервной деятельности и ее развитие

Основным недостатком гуморальных и морфологических теорий является то, что они не учитывают роль центральной нервной системы в возникновении индивидуальных различий. Заслугой И. П. Павлова является то, что он связал четыре типа темперамента по Гиппократу со свойствами нервной системы, выделив среди них три главных: **силу, уравновешенность и подвижность возбуждательного и тормозного процессов.** Четыре основных типа комбинаций этих свойств И. П. Павлов описал как четыре типа высшей нервной деятельности. Работая над рефлексам животных, он наблюдал, что у одних собак они вырабатываются прочно и быстро, у других – с трудом и быстро угасают. Таким образом был выявлен признак индивидуальности. В 1925 г. И. П. Павлов в своих работах «Здоровье и болезненное состояние больших полушарий» и «Тормозный тип нервной системы собак» впервые указал на силу возбуждения и торможения как на критерий классификации типов нервной системы. В процессе дальнейшей работы в этом направлении были определены и два других главных свойства нервных процессов (уравновешенность и подвижность).

Понятие «сила нервных процессов» означает способность корковых нервных клеток адекватно отвечать на сильные и чрезвычайно сильные раздражители либо возбуждением, либо торможением.

Об **уравновешенности** говорят тогда, когда обнаруживается равенство в силе возбуждения и торможения. Под «**подвижностью**» понимают свойство нервных клеток менять свое состояние в ответ на изменения среды, то есть переходить от состояния возбуждения к торможению и наоборот. Следовательно, нервные процессы могут быть высокоподвижными или инертными.

Различные люди характеризуются различными соотношениями всех перечисленных свойств, которые, в конечном итоге, и определяют тип их нервной системы и высшей нервной деятельности. Основные свойства нервной системы обусловлены как наследственностью, так и условиями развития и воспитания данного индивидуума.

Четырехчленная классификация типов высшей нервной деятельности человека (и животных тоже) представляет собой «абстрактную модель» и весьма далека от практической действительности, так как в жизни мы редко встречаемся с подобными ярко выраженными представителями основных типов. Известный российский психолог и исследователь типов ВНД человека Б. М. Теплов подчеркивал: «у многих создается мнение, что люди, в самом деле, разделяются по силе или подвижности нервной системы на резко отграниченные группы «**сильных**» и «**слабых**», «**подвижных**» и «**инертных**»...Но в действительности люди образуют по силе нервной системы такой же непрерывный ряд, как, например, по росту или весу».

Необходимо подчеркнуть, что в дальнейшем представления И. П. Павлова и его школы (П. С. Купалов, Б. М. Теплов, В. Д. Небылицын, В. С. Мерлин и другие) развивались и дополнялись. Достаточно отметить, что в современных исследованиях определение типов ВНД осуществляется более чем по 30 физиологическим показателям. Здесь уместно упомянуть только о **свойстве активированности, балансе по динамичности и лабильности**. Эти показатели были введены Э. А. Голубевой с сотрудниками, которые пришли к заключению о необходимости разделения свойств нервной системы человека и высших животных на те, что в большей мере связаны с особенностью условно-рефлекторной деятельности, и те, в которых в основном представлен безусловно-рефлекторный компонент деятельности. Поэтому введенное Павловым свойство «**сила**» было подразделено на силу безусловного возбуждения и торможения и силу условного возбуждения и торможения. В свою очередь, уравновешенность безусловного возбуждения и торможения была определена как **свойство активированности**. Его отличают от уравновешенности условного возбуждения и торможения

или **баланса по динамичности**. Подвижность безусловного возбуждения и торможения определяется как **лабильность**. А подвижность, измеряемая по результатам переделки условного рефлекса, это подвижность условного возбуждения и торможения.

В рамках этого же направления была предпринята попытка **частной классификации типов ВНД человека по соотношению сигнальных систем**. В частности, были выделены основные типа ВНД людей (рис. 28).

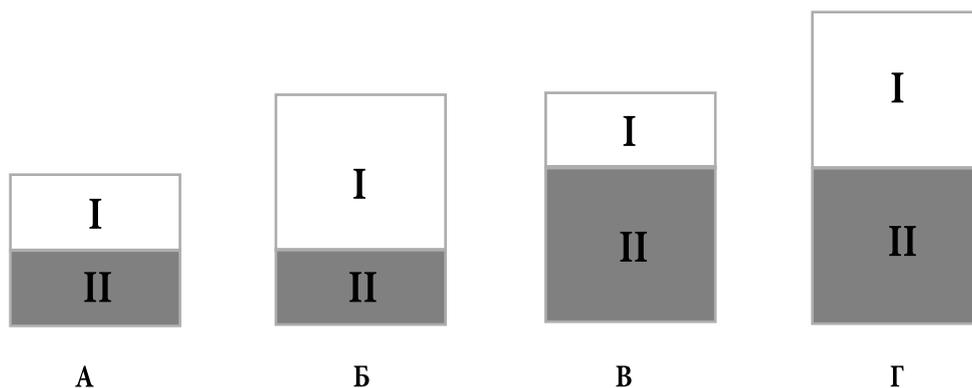


Рис. 28. Специфические типы ВНД человека, зависящие от соотносительного развития I и II сигнальных систем (цит. по: Агаджанян Н.А., 2003)

А – средний тип; Б – художественный тип;
В – мыслительный тип; Г – художественно-мыслительный тип

Художественный тип с преобладанием первой сигнальной системы. Для людей этого типа свойственно образное восприятие окружающего мира, оперирование в процессе мышления чувственными образами (наглядно-образное мышление). Это люди живых впечатлений, запоминающие прошлое и представляющие себе будущее в виде картин минувших и грядущих событий.

Мыслительный тип с преобладанием второй сигнальной системы. Этому типу свойственно абстрагирование от действительности. В процессе мышления люди этого типа оперируют абстрактными символами, обладают способностью к тонкому анализу и синтезу раздражителей окружающего мира.

Однако такие выраженные проявления неуравновешенности сигнальных систем встречаются сравнительно редко. Большинство людей составляет **средний тип**, который использует примерно в равной степени обе сигнальные системы и совмещает живость впечатлений с логикой абстрактной мысли.

Дальнейшее изучение взаимосвязей свойств нервной системы с чертами темперамента показало, что большинство людей «мыслительного» типа демонстрируют меланхолический темперамент и у них ведущим является левое полушарие головного мозга. У «художников», наоборот, ведущим является правое полушарие головного мозга и большинство из них – холерики.

7.5. Соотношение типов высшей нервной деятельности с особенностями темперамента и характера

Учение о типах ВНД имеет важное значение для понимания закономерностей формирования у человека таких важных психологических компонентов личности как темперамент и характер. Как отмечалось ранее, **темперамент – это тип поведения**. Он ни в какой мере не характеризует содержательную сторону личности (мировоззрение, взгляды, убеждения, интересы). **Содержательная сторона личности связана с характером**. Темперамент – это совокупность формальных, динамических характеристик поведения, его энергетического уровня: интенсивность, скорость, темп, эмоциональные особенности поведения. Исследователи выделяют большое число самых разнообразных свойств темперамента, среди которых импульсивность, тревожность, пластичность, эмоциональная возбудимость, сила эмоций, реактивность и другие. Расходясь во взглядах на количество и значимость этих свойств, большинство психофизиологов признают существование двух основных свойств темперамента – общей активности и эмоциональности, с которыми положительно коррелируют базовые свойства нервной системы: сила и активированность.

Таким образом, **тип нервной системы является той физиологической основой, на которой формируются затем особенности темперамента и характера**.

При сопоставлении **классификации темпераментов Гиппократа** и выявленных **свойств нервной системы** была получена **схема основных типов ВНД и темпераментов** (рис. 29, 30).

Живой тип или сангвиник: сильный тип с уравновешенными тормозными и возбуждающими процессами, подвижными нервными реакциями, которые быстро развиваются и быстро угасают. Такой человек способен преодолевать трудности (сила), хорошо ориентируется в обстановке (подвижность) и имеет высокое самообладание (уравновешенность). Сангвиник сравнительно легко переживает неудачи и неприятности.

Спокойный тип или флегматик: тип сильный, уравновешенный, но малоподвижный с точки зрения нервных процессов. Такой человек работоспособный, спокойный, даже хладнокровный, но с трудом меняет или не меняет совсем свои привычки, медленно переключается с одного вида деятельности на другой, медленно принимает решения (инертен), демонстрирует низкий уровень поведенческой активности.

Безудержный тип или холерик: большая сила процессов возбуждения, превалирующая над тормозными процессами. Такой человек не знает меры ни в работе, ни в увлечениях. Он вспыльчив и порой по пустякам. Люди холерического темперамента, как правило, активны, резко и стремительно двигаются. У таких людей чаще развиваются неврозы и другие психосоматические заболевания.

Слабый тип или меланхолик характеризуется слабостью нервных процессов. Люди этого типа отличаются низким уровнем нервно-психической активности, но высокой эмоциональной реактивностью. Поэтому они нерешительны, боязливы, легко подчиняются чужому влиянию, имеют низкий уровень двигательной и речевой активности. Меланхолик замкнут, часто тосклив по настроению и склонен к тяжелым внутренним переживаниям при отсутствии серьезных причин. Неврозы развиваются очень часто.

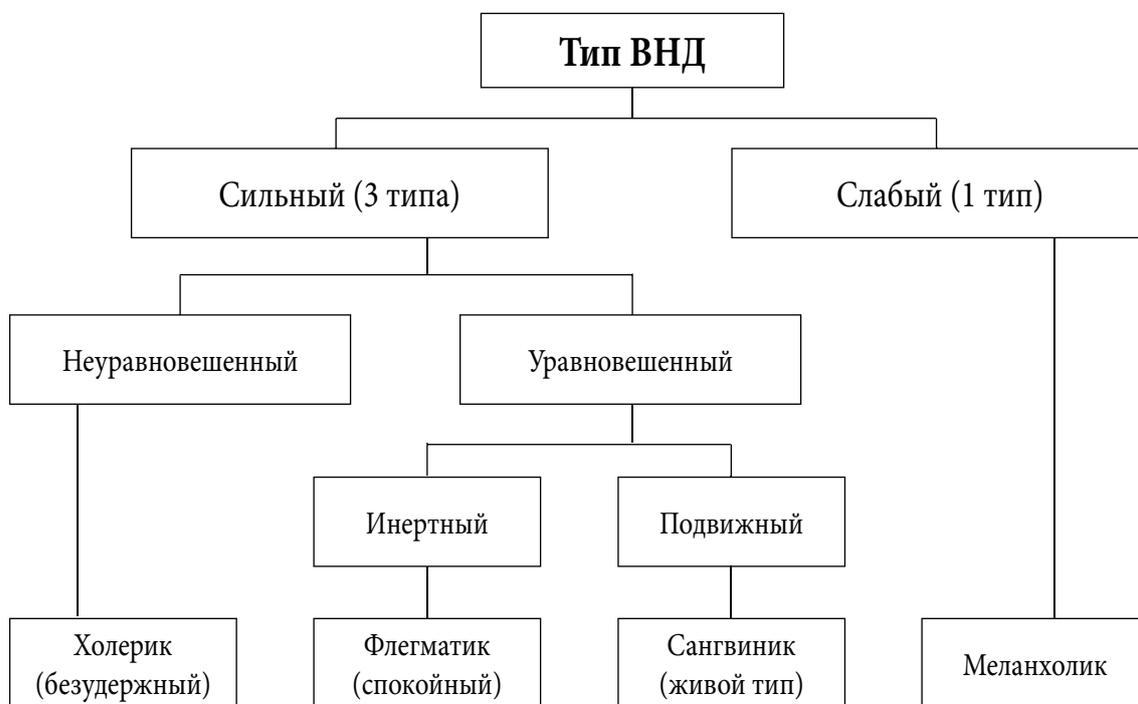


Рис. 29. Темпераменты Гиппократа и типы ВНД по И. П. Павлову (по Агаджанян Н.А., 2003)

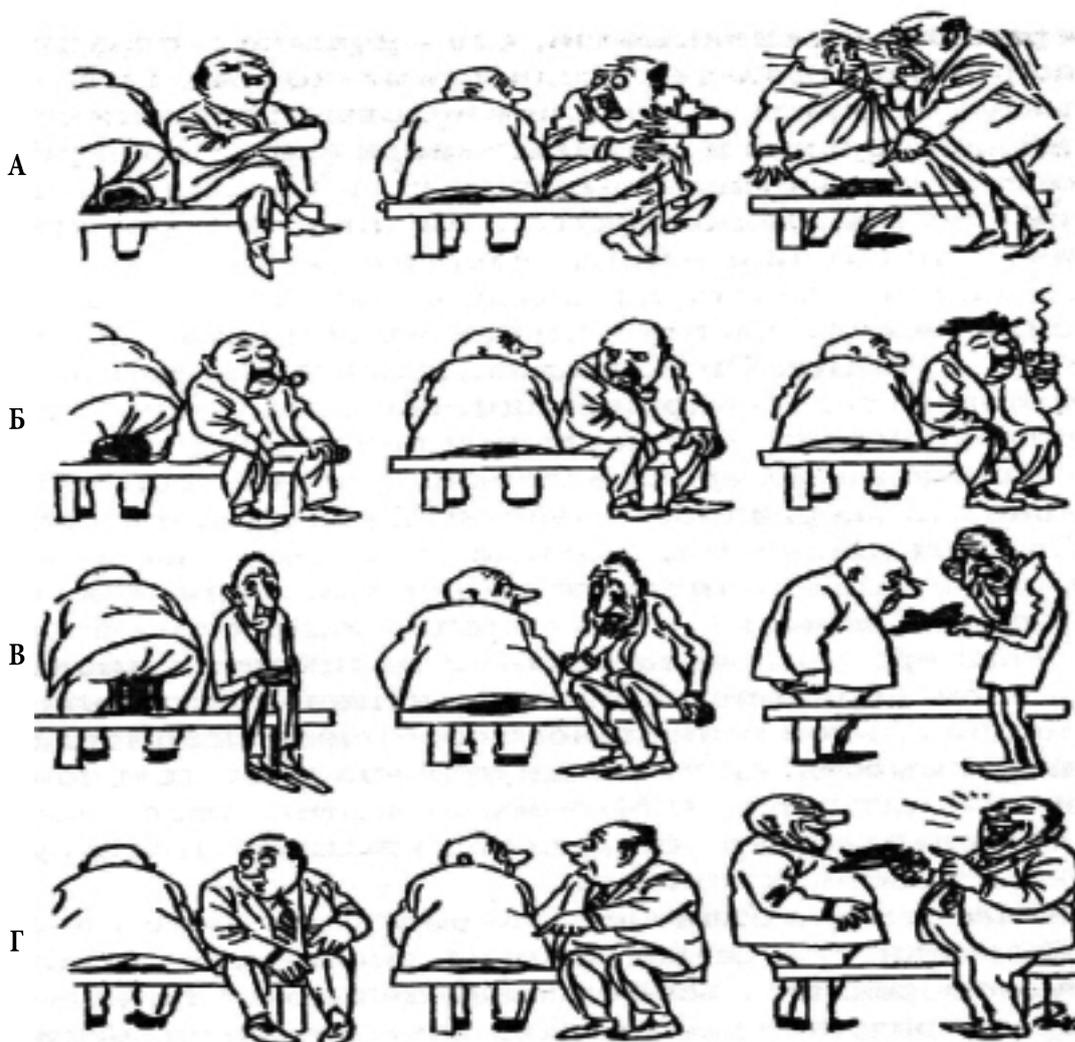


Рис. 30. Типы темперамента и реагирования человека
(по Х. Бидstrupу, 1968)

А – холерик; Б – флегматик; В – меланхолик; Г – сангвиник

Большинство исследователей рассматривает **темперамент** как **результат взаимодействия двух факторов**: наследственного и средового. Как показали исследования на животных (А.Федоров с сотрудниками) и использование близнецового метода в психофизиологических исследованиях, такие формально-динамические характеристики поведения как активность и эмоциональность имеют высокую генетическую обусловленность. Таким образом, устойчивость темперамента, являющаяся его отличительной особенностью, имеет наследственную природу. Поэтому человек не может обнаруживать то черты холерика, то черты меланхолика. Также мала вероятность радикального изменения темперамента под воздействием среды в течение жизни, например,

превращение человека из флегматика в сангвиника или меланхолика. Влияние среды, воспитание изменяют лишь привычки, навыки. А это создает только видимость изменения темперамента. Вместе с тем, правильное воспитание означает направленное формирование у человека тех навыков, привычек, определенного стиля деятельности, которые бы сглаживали природные (наследственные) недостатки темперамента.

Таким образом, общее поведение и животных, и человека не есть показатель только природных типологических особенностей. Показано, что пассивно-оборонительная реакция (трусость) может сочетаться с любым типом высшей нервной деятельности. Однако эта реакция (по данным Л.В. Крушинского) среди животных слабого типа встречалась в 16 случаях из 17, а среди собак сильного типа – только в 19 из 34 случаев, т. е. собакам слабого типа больше свойственна пассивно-оборонительная реакция, чем собакам сильного типа.

Еще в меньшей зависимости от типологических свойств ВНД находится формирование характера человека, особенности которого во многом зависят от обучения и воспитания ребенка. На базе любого типа ВНД могут быть сформированы все общественно ценные качества характера, но их проявление будет своеобразным у людей с различным темпераментом.

Индивидуальные свойства человека определяют его большие или меньшие **адаптивные возможности**. Как полагал И. П. Павлов, наиболее предпочтительными в этом отношении являются темпераменты сангвиника и флегматика. Менее приспособленным к жизни считался темперамент холерика из-за отсутствия у него уравновешенности процессов возбуждения и торможения. Низкая работоспособность (выносливость) нервной системы меланхолика обуславливает ограниченные возможности к адаптации. Однако другие исследователи (Б. М. Теплов, В. Д. Небылицын) выступали против оценочной характеристики типов ВНД и темпераментов и подчеркивали, что в зависимости от характера и типа выполняемой деятельности преимущество получают разные типы темпераментов и индивидуальные качества человека.

7.6. Изменения свойств нервной системы в онтогенезе

Нервная система является частью целостного организма, поэтому изменения ее свойств, которые наблюдаются в раннем периоде онтогенеза, есть результат протекающих в ней процессов морфофункцио-

нального созревания. Первые шесть лет жизни ребенка с любым типом темперамента характеризуются слабостью процессов возбуждения. Этому соответствует большая впечатлительность ребенка. При этом отмечается неуравновешенность нервных процессов с преобладанием возбуждения над торможением и низкая лабильность. Однако у детей с сильным типом нервной системы слабость нервных процессов будет выражена меньше. Установлено, что четкие типологические различия ВНД и темперамента наблюдаются у детей уже во второй половине первого года жизни. В более старшем возрасте наступает постепенная стабилизация, когда процессы возбуждения и торможения становятся более сильными и уравновешенными, увеличивается лабильность. По современным представлениям, базовые свойства нервной системы достигают своего нормального развития, ограниченного типом нервной системы, только к 20–22 годам.

7.7. Функциональная специализация полушарий головного мозга

Ни у кого не вызывает сомнений, что всей психической и физической деятельностью человека управляет головной мозг. Каждое полушарие контролирует работу «противоположной» ему половины. По всей видимости, первые представления о существовании функциональной асимметрии головного мозга у человека были составлены в 1861 г. на основании работ П. Брока. Он показал, что повреждения левого полушария часто сопровождаются афазией (нарушением речи), но аналогичные повреждения левого полушария, как правило, не отражались на функциях речи. П. Брок впервые заговорил о латерализации полушарий, и с этого времени ведут свой отсчет исследования роли полушарий в жизнедеятельности человека. Однако наиболее подробно функциональную асимметрию головного мозга исследовал американский психоневролог Роджер Сперри, получивший в 1981 году за это открытие Нобелевскую премию по медицине.

На первом этапе получила распространение концепция о том, что у правшей ведущим является левое полушарие, а правое полушарие не отвечает за какие-либо функции. Но постепенно по мере накопления фактов становилось все более ясным, что правое полушарие отнюдь не второстепенно, а выполняет ряд базисных функций. Вначале сбор фактов о функциональной асимметрии мозга шел чрезвычайно трудно, поскольку наталкивался на методические сложности. Кроме

того, сейчас хорошо известно, что полушария функционируют совместно, как единое целое, постоянно согласуя свою деятельность через множество комиссуральных проводящих путей (например, при помощи мозолистого тела). Следует напомнить, что симметричные участки в обоих полушариях могут быть связаны как взаимовозбуждающими, так и взаимотормозными отношениями. В дополнение к этому, информация с периферии через частично перекрещивающиеся проводящие пути одновременно поступает в оба полушария. Наиболее перспективным оказался сравнительный анализ результатов нескольких методов, применявшихся одновременно для обследования больных с аналогичными повреждениями одного из полушарий или добровольцев, которым проводили обратимую инактивацию одного из полушарий (тест Вада) при помощи введения короткодействующих снотворных (чаще всего – амитала натрия) в правую или левую сонную артерию. Результаты многочисленных экспериментов, проведенных за последние два десятилетия, показали существование асимметрии в восприятии времени, пространства, объектов, эмоциональном восприятии и т.д. В ЭЭГ-исследованиях установлена преобладающая активность правого полушария испытуемых в процессе решения визуально-пространственных задач, при прослушивании музыки.

7.7.1. Восприятие времени

Обнаружено, что каждое полушарие по-своему воспринимает время. Правое полушарие воспринимает его синхронно с текущими событиями, а левое дает ретроспективную картину – хронологическую последовательность. При отключенном правом полушарии человек не может точно оценить длительность отрезка текущего времени, более того, он не может определить сезон года (зима или лето), время суток (день или ночь). Однако восприятие хронологии событий не страдает.

7.7.2. Восприятие пространства

Правое полушарие воспринимает пространство непосредственно – чувственно. При отключении правого полушария человек, выйдя из дома, не может найти обратной дороги, не в состоянии узнать ориентиры, виденные им раньше. Теряется ощущение «выше-ниже», «ближе-дальше».

Восприятие объектов. Каждый объект фиксируется в сознании человека, с одной стороны, как чувственный образ, с другой – как знаковое (символическое, словесное) обозначение. Чувственный образ

формируется в правом полушарии, а символическое обозначение – в левом. При этом **правое полушарие** «привязывает» воспринятые образы к тому времени и месту, где и когда они были получены. Оно запоминает и хранит разного рода чувственные образы и впечатления. Но эта память – эпизодическая, связанная с конкретными событиями. При отключенном правом полушарии человек не может узнать себя в зеркале или на фотографии, хотя помнит свои отличительные признаки. Не может спеть (воспроизвести известную мелодию), узнать картины. При этом у него возрастает активность речи, больше произносится слов, усложняется конструкция фраз. Очень хорошо воспринимается смысл сказанного, но не оценивается интонация, т. е. эмоциональная окраска сказанного. **Левое полушарие** хранит знания, выраженные в словах, символах, формулах. При отключенном левом полушарии человек может узнавать лица людей, предметы, но не может вспомнить имени и описать предметы словесно. Как сказал один из исследователей: «Левое полушарие не видит за деревьями леса, а правое видит лес, но не различает отдельные деревья».

7.7.3. Эмоциональное восприятие

В эксперименте со специальными контактными линзами, позволяющими посылать информацию отдельно в правое и левое полушария, было обнаружено, что правое полушарие быстрее реагирует на слайды с выражением печали, а левое – на слайды радостного содержания. При этом правое полушарие быстрее опознает эмоционально выразительные лица независимо от качества эмоции. Правое полушарие является ведущим в распознавании мимики, голосовых интонаций.

В настоящее время **определена зависимость эмоционального состояния от локализации поражения** в том или другом полушарии **мозга**. У больных с поражениями правого полушария часто обнаруживаются эйфорические реакции, а с повреждениями левого – признаки агрессивности, отчаяния, нетерпимости. Результаты, полученные при повреждениях того или иного полушария, анализировать сложно, так как повреждение одного из них неизбежно приводит к изменению функций другого. Тем не менее, очевидно определенное значение правого или левого полушарий в модулировании эмоционального поведения человека.

7.7.4. Функциональная асимметрия полушарий и другие функции организма

Имеются данные о роли функциональной асимметрии в процессах формирования памяти (зрительной, вербальной, осязательной, моторной).

Весьма интересны данные о латеральной адресности информации и **перестройке функциональной асимметрии мозга при адаптации**. Выявлено, что **контроль за адаптивной подстройкой висцеральных систем** к изменившимся климатическим и другим природным факторам среды осуществляется в основном **правым полушарием** головного мозга. Как оказалось, люди с высокой активностью правого полушария имеют более низкий уровень (в 1,5 раза) психоэмоционального напряжения при адаптации к экстремальным климатогеографическим условиям.

В последнее время было установлено, что **функциональная специализация больших полушарий присуща и животным**. У кошек, крыс, собак обнаружены типы межполушарной асимметрии в слуховой, зрительной, сенсомоторной коре. Это позволяет рассматривать **явление функциональной асимметрии как общую фундаментальную закономерность церебральной деятельности**. Однако остаются во многом неясными причины ее формирования. Имеются основания полагать, что это явление **есть результат сложного взаимодействия** как внутренних (**генетических**), так и внешних (**средовых**) факторов. Определенным подтверждением такой позиции могут служить факты, свидетельствующие об очень высокой пластичности мозга детей. Так, если удалить корковое покрытие левого полушария у взрослого человека (например, при его поражении опухолью), разовьется тяжелая форма афазии, практически без шансов на улучшение. Однако, если подобная операция производится у маленьких детей (до 5-6 месяцев), то развитие речи у них идет почти без каких-либо нарушений. Дети, перенесшие левостороннюю гемисферэктомию в более старшем возрасте, как правило, могут разговаривать, но делают грамматические ошибки и хуже понимают речь. Как полагают, в ранний период онтогенеза мозг обладает огромными возможностями в отношении собственной перестройки для компенсации ущерба, нанесенного его частям. С возрастом такая пластичность уменьшается.

ГЛАВА 8. ПАМЯТЬ И ОБУЧЕНИЕ

8.1. Память

Память – это одно из **основных свойств** нервной системы, выражающееся в **способности** на короткое или длительное время **хранить информацию** о событиях внешнего мира, реакциях организма и **многokrатно выводить** ее в **сферу сознания** и **поведения**.

Различают:

Филогенетическую (наследственную, видовую) память (ФП), в которой воплощен опыт, накопленный в ходе эволюционного развития. ФП лежит в основе безусловно-рефлекторной деятельности организма, включая инстинкты и импринтинг.

Онтогенетическую (индивидуальную, фенотипическую) память (ОП), в которой воплощен весь индивидуальный опыт особи. Основу онтогенетической памяти составляют выработанные в течение онтогенеза условные рефлексы. Далее обсуждается только этот тип памяти.

Онтогенетическая память (далее по тексту – память) свойственна человеку и животным, имеющим достаточно развитую центральную нервную систему. Объем памяти, длительность и надежность хранения информации, способность к восприятию сложных сигналов среды и выработка адекватных реакций возрастает в ходе эволюции по мере усложнения структуры мозга. В каждый момент времени животные и человек переходят из своего прошлого к новому, ранее не испытанному состоянию, и их поведение в настоящем в значительной мере определяется совокупностью накопленного опыта в прошлом. Индивидуальная память человека различается по объему, скорости, точности и прочности запоминания. Объем памяти исчисляется количеством информации, которая может быть в ней зафиксирована. Расчеты объема памяти человека показали, что она составляет примерно 10^{23} степени единиц информации. Встречаются люди с феноменальной памятью: Александр Македонский, Луций Анней Сенека, Николай Андреевич Римский-Корсаков, Александр Александрович Алехин, Наполеон Бонапарт и многие другие. Наполеон, например, однажды в молодости прочел кодекс законов Юстиниана и затем на протяжении всей жизни цитировал тексты статей законов наизусть. Запоминание и забывание во многом зависят от личностных качеств человека, его отношения к тому, что подлежит запоминанию. Известно, что лучше

запоминается то, что нужно, интересно, или то, что осталось незавершенным. Улучшает запоминание проговаривание впечатлений, которые благодаря этому интегрируются в словесно-логические структуры памяти. Наконец, лучше запоминается информация из области углубленных интересов человека, когда она (информация) связана с другими фактами в различных контекстах и под разными углами зрения.

8.1.1. Основные характеристики памяти

Память включает четыре характеристики – запоминание (усвоение) информации, ее **сохранение**, **извлечение** и **воспроизведение**.

Запоминаются не только раздражители, исходящие из внешней или внутренней среды организма, но и вызванные ими ощущения и восприятия. Благодаря свойствам памяти, человек и животные организуют во времени и пространстве функции, которые позволяют приобретать, сохранять и использовать полученную информацию (индивидуальный опыт). Временная нервная связь, лежащая в основе образования условного рефлекса, – лишь частный случай общебиологического свойства хранения информации, которое в той или иной степени проявляется у всех живых существ. **Процесс запоминания (запечатления)** может быть произвольным или непроизвольным. Непроизвольное запоминание сопровождает жизнедеятельность человека и не связано со специальным намерением запомнить что-либо (случайно запомнившаяся мелодия, которая постоянно в течение некоторого времени всплывает в сознании). Произвольное запоминание оказывается более эффективным и связано с предварительной установкой на запоминание. Произвольное запоминание лежит в основе всякого обучения, но требует соблюдения специальных условий (осмысливание запоминаемого материала, предельное внимание и сосредоточенность). Стимулы, имеющие большое биологическое или социальное значение, фиксируются эффективнее, чем другие.

Запоминание осуществляется двумя **способами** – процедурным и декларативным. **Процедурное запоминание** связано с получением и хранением знаний о том, как надо действовать, а **декларативное запоминание** – о сути действия. Классические условные рефлексы – образцы процедурных знаний, т. е. знаний о том, как надо действовать. Процедурная память связана, прежде всего, с теми нервными структурами, которые непосредственно участвуют в усвоенных действиях. Познавательные процессы, связанные с осознанием действий (в смысле – зачем это делается), являются примером приобретения деклара-

тивной памяти, которая предполагает участие височных отделов мозга.

Физиологические механизмы извлечения и воспроизведения сохраняемой в памяти информации, неизвестны. Воспроизведение является результатом извлечения (считывания) информации из систем или блоков памяти. Воспроизведение может быть произвольным или непроизвольным. Непроизвольное воспроизведение происходит непреднамеренно и может иметь даже навязчивый характер. Произвольное воспроизведение приобретенной ранее информации имеет избирательный характер и представляет собой активный процесс, требующий иногда значительных усилий. О механизмах извлечения и воспроизведения информации известно лишь то, что они основаны на ассоциациях, подобных тем, какие образуются при научении. Исследование механизмов памяти, по существу, представляет собой значительную часть области изучения механизмов различных видов обучения. Память и обучение имеют общую особенность – необходимость повторения.

Обучение и память – это две стороны одного процесса. При изучении обучения, прежде всего, исследуются механизмы приобретения знаний (опыта), при изучении памяти – механизмы хранения и использования этих знаний. Память как результат обучения заключается в таких изменениях в нервной системе, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на последующее восприятие, запоминание и использование знаний. Комплекс таких структурно-функциональных изменений получил название процесса образования **энграммы** (внутренней записи). Формирование и воспроизведение таких энграмм возможно лишь при допущении временного «свертывания» событий на основе существования собственного времени мозга (Батуев А.С., 1991). В результате такой компрессии времени создается внутренний хронотоп, т. е. внутренний пространственно-временной образ внешнего единого мира. Энграмма из модели прошлого перемещается в будущее и становится фактором, определяющим цель предстоящего поведенческого акта.

8.1.2. Виды памяти

Существует несколько классификаций форм (видов) памяти (рис. 31). Принято выделять **модально-специфические виды** памяти: зрительную, слуховую, вкусовую, обонятельную, двигательную (моторную), память на внутренние состояния (эмоциональные, висцеральные ощущения: боль, дискомфорт) и т.д.

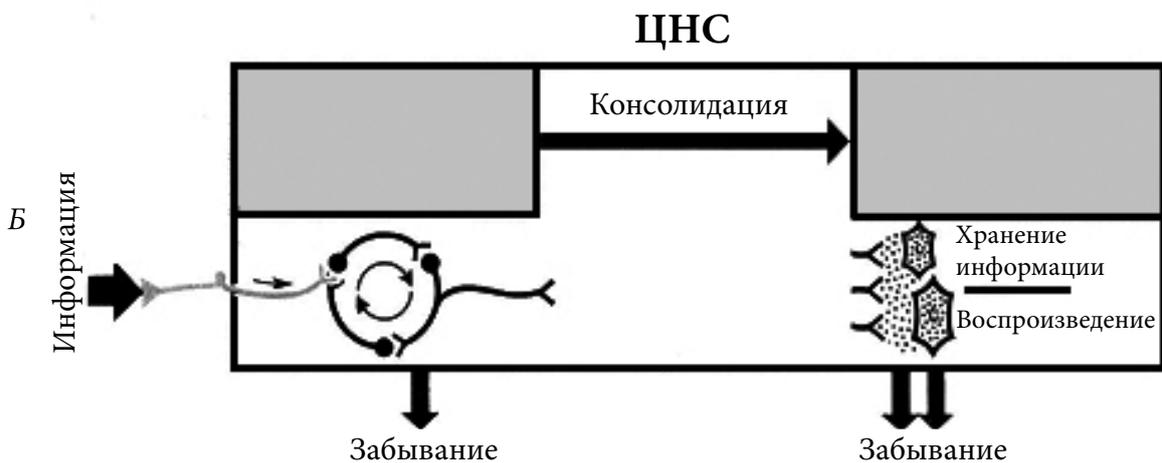


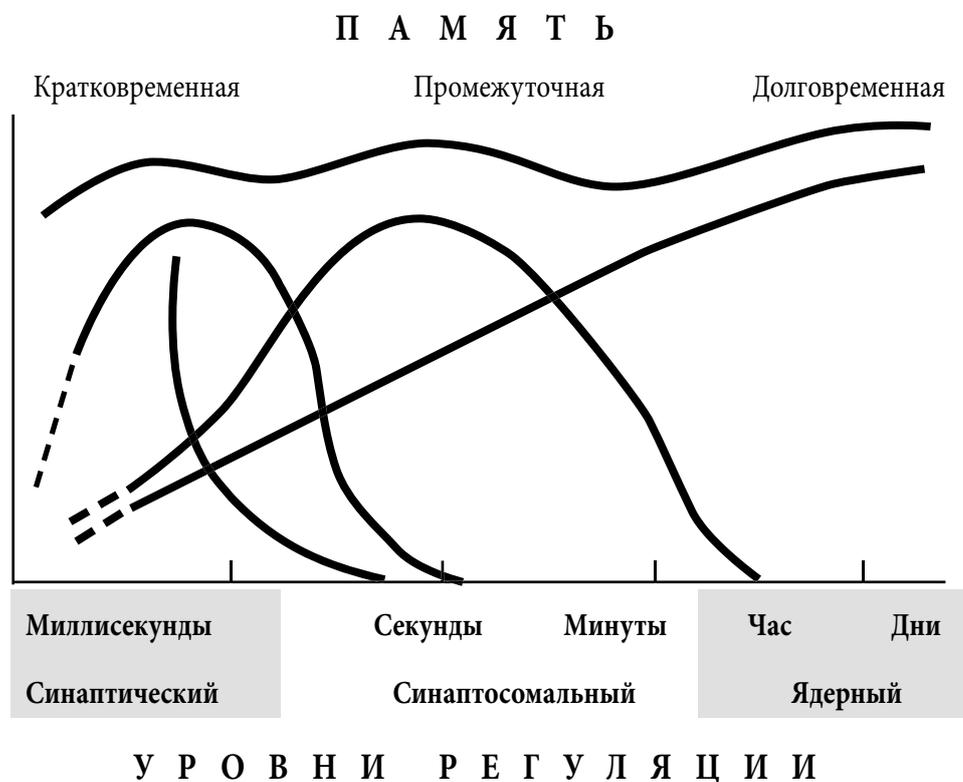
Рис. 31. Модально-специализированные виды памяти (А) и предполагаемые механизмы (Б) кратковременной и долговременной памяти (по Чесноковой С.А., 1989; цит. по: Агаджанян Н.А., 2003)

У человека различают **логически-смысловую** память и **чувственно-образную**. Первая оперирует в основном понятиями, а вторая – представлениями (образами).

В зависимости от времени сохранения информации и организации процессов памяти различают не менее **трех видов памяти**:

- **сенсорная или иконическая** (непосредственный отпечаток),
- **кратковременная** и
- **долговременная**.

Иногда кратковременную память подразделяют на собственно кратковременную (первичную) и промежуточную, буферную (вторичную) (рис. 32).



*Рис. 32. Временная организация памяти
(по Батуеву А.С., 1991)*

В основе **сенсорной** или **иконической** памяти лежат следовые электрохимические процессы в рецепторных клетках. Иконическая память удерживает точную и полную картину, воспринимаемую органами чувств (образ предмета). Длительность хранения образа 0,1–0,5 с. Стирание следа осуществляется за 0,1–0,15 с. Иконическая память человека не зависит от его воли и не может быть подвергнута сознательному контролю.

Кратковременная память характеризуется временем хранения информации от секунд (собственно кратковременная форма) до десятков минут (промежуточная форма) и разрушается воздействиями, влияющими на согласованную работу нейронов (наркоз, гипотермия, шоковое состояние и т.д.). Собственно кратковременная память удерживает не точную копию предмета, события или явления, а их частичное

отображение, емкость ее невелика – 5-9 элементов. Эту форму памяти называют также оперативной, так как она обеспечивает выполнение текущих операций мышления (например, выполнение математических расчетов). Кроме того, из **собственно кратковременной (первичной) памяти** (срок хранения – минуты) выделяется **промежуточная** или **лабильная (вторичная) память**, в которой осуществляется удержание информации на более длительное время (от нескольких минут до часов, а по некоторым данным – месяцев).

Долговременная память удерживает огромный объем информации длительное время. Считается, что все, сохранившееся в памяти более минуты, переводится в систему долговременной памяти, где и сохраняется часами, а иногда на протяжении всей жизни. Она устойчива к воздействиям, нарушающим кратковременную память. Основой функционирования системы, которая имеет дело с большим количеством запечатленной информации, является не физическая емкость, а способность отыскать ответ на поставленный перед такой системой вопрос. Именно поэтому долговременная память составляет основное звено в организации целенаправленного поведения, обеспечивая хранение, извлечение и воспроизведение информации.

Долговременная память имеет **двигательные, образные и словесные структуры**. В каждой из них существует **два** по-разному организованных **блока**. В первом блоке хранится в организованном виде примерно 10 % информации, которая активно используется. В другом блоке – информация не организована и у большинства людей произвольному воспроизведению недоступна. Различают несколько **форм организации материала долговременной памяти**:

- **пространственную**, позволяющую установить опорные пункты и связи в нашем физическом и социальном окружении;
- **линейную**, например, по дням недели, по алфавиту и т. п.;
- **ассоциативную**, т. е. по каким-то признакам – цвету, запаху и т.п.;
- **иерархическую**, т. е. по принадлежности к более общей или специальной категории – человек, цветок и т.п.

8.1.3. Процессы памяти

Информация в процессе усвоения проходит через три-четыре этапа (рис. 33).

1. На первом этапе (сенсорной памяти) непрерывный поток сигналов организуется в отдельные информационные единицы, часть которых получает непосредственный доступ (ввод) в долговременную

память (пунктирная линия). Остальная информация из сенсорной памяти устраняется путем спонтанного разрушения или «стирания» при поступлении новой. Емкость сенсорной памяти относительно неограничена и определяется, прежде всего, совокупными возможностями рецепторов сенсорной системы. Это, как подчеркивает **Н. Н. Данилова (1999)**, обеспечивает возможность эффективного функционирования других видов памяти путем выбора, фиксации и переработки наиболее важной для организма информации.



Рис. 33. Схема уровней памяти
(по Вартаняну Г.А., Лохову М.И., 1987)

2. Судьба отобранного на хранение материала зависит от его характера. **Образная информация** минует второй этап переработки и практически сразу переводится на третий этап – поступает в **промежуточную (вторичную) память**. **Вербальная (речевая) информация**

последовательно проходит **второй** и **третий** этапы обработки. **Вначале** она передается в **собственно кратковременную (первичную) память** – систему хранения с ограниченной емкостью (5–9 элементов).

3. Вербальный материал требует повторения и **только после** прохождения повторных циклов через первичную память (второй этап усвоения), **поступает** во вторичное хранилище (**промежуточную память**). Эффективность переноса возрастает с увеличением времени обработки информации в первичной памяти. Существенным фактором в организации вторичной памяти является значимость информации для человека.

4. Четвертый этап усвоения информации связан с ее переводом в **долговременную (третичную) память**, в которой длительность хранения информации практически не ограничена. Здесь фиксируются персональные данные, способность к чтению, письму, профессиональные навыки и т. д. Этот вид памяти более всего устойчив к мозговым повреждениям.

Переход от кратковременной к долговременной памяти – это преобразование процесса получения информации в процесс ее сохранения, т. е. **консолидация следа** или **энграммы** (рис. 31 Б). Как уже упоминалось, объем собственно кратковременной памяти очень небольшой и явно недостаточен для обеспечения записи в долговременную память непрерывного потока важной внешней и внутренней информации. Принято считать, что промежуточная память обладает значительно большей емкостью, и сохраняет информацию в течение более длительного времени (несколько часов и суток). **Существует предположение**, что очищение этого регистра памяти происходит во время сна, когда кратковременная память не занята вновь поступающей внешней информацией. Обработка и перевод информации из промежуточной памяти в долговременную происходит в два этапа. Первый этап – логическая обработка информации – происходит во время медленного (дельта-) сна, второй – ввод обработанной информации в долговременную память – во время быстрого (парадоксального) сна.

Одна из систем мозга, обеспечивающих подобное преобразование – гиппокамп. По концепции О. С. Виноградовой (цит. по: Данилова Н. Н., 1999), гиппокамп выполняет функции своеобразного преобразователя – фильтра, не допускающего фиксации в долговременной памяти всех случайных следов. В процессах формирования энграммы участвует внимание (сознательный компонент), которое контролируется ретикулярной формацией. Часть информации запоминается и в отсутствие

внимания – это непроизвольное запоминание (подсознательный компонент). Запоминание или консолидация следов памяти осуществляется с участием медиальной височной коры и гиппокампа. После консолидации следов информация становится постоянным содержанием долговременной памяти.

8.1.4. Функциональные и структурные основы памяти

Накопление и хранение информации в памяти обеспечивается за счет электрических и химических процессов, протекающих в мозге и обуславливающих происходящие в нем структурные изменения.

Физиологической основой памяти являются следовые процессы. Это – общее свойство нервной системы, и поэтому трудно предполагать наличие каких-либо специализированных центров памяти. Одним из конкретных проявлений сохранения следов раздражения является доминантный очаг возбуждения, который, будучи системой с обратной связью, поддерживает ритм, локализацию, стойкость возбуждения и торможения.

Нейрофизиологи полагают, что **иконическая память** связана с чисто сенсорными процессами – последствием в периферических и центральных звеньях системы, связанным с инерционностью периферического процесса, например, разложением зрительного пигмента.

Кратковременная память основана на электрофизиологических механизмах, поддерживающих возбуждение нейронных систем (многократная циркуляция, т. е. **реверберация импульсов по замкнутой системе нейронов**). При этом нервная цепь, обеспечивающая реверберацию вызванного стимулом возбуждения, должна сохранять активность (т. е. поддерживать циркуляцию) достаточно длительное время после выключения раздражителя. Наиболее вероятная **основа этого свойства** сетей – **конформационные изменения** структурных и ферментных **белков** (особенно **в мембранах нейронов**), длящиеся минуты и десятки минут. Существование замкнутых нейронных цепей в различных отделах мозга: таламусе, гиппокампе, височной, теменной и лобной коре говорит о широком распространении и продолжительной циркуляции возбуждения в нейронных сетях мозга. Следует отметить, что гипотеза реверберации как основы реализации кратковременной памяти в последние годы постепенно утрачивает свои позиции. Более популярными становятся предположения, основанные на конформационных и других трансформациях белковых молекул, вызванных электрическими сигналами.

Долговременная память. В отличие от предшествующих процессуальных видов, долговременная память представляет собой новую внутримозговую структуру, базирующуюся на стабильных изменениях в мембранах нейронов и межнейронных связях.

8.1.4.1. Нейрохимия памяти

Долговременная память формируется на основе синтеза макромолекул (нуклеиновых кислот и белков) и **связана с активацией генетического аппарата.** В первые часы после начала обучения большие количества вновь синтезированных РНК и белков транспортируются к синапсам, где принимают участие в **структурных перестройках пресинаптических мембран**, улучшая функциональную эффективность последних. Установлено, что при обучении, т. е. в процессе запоминания, происходят также **изменения состава мембранных белков в постсинаптических мембранах.** В результате в синапсах существенно облегчается передача информации. Как показали очень интересные исследования разных авторов, **процессы консолидации следа** осуществляются с участием **холинергических, серотонинергических и адренергических систем** мозга. Показано, что **ацетилхолин** облегчает образование временных связей при выработке условных рефлексов (обнаружено повышение чувствительности корковых нейронов к ацетилхолину в процессе выработки условного рефлекса). Активация рецепторов постсинаптической мембраны ацетилхолином и его агонистами облегчала обучение, ускоряла фиксацию следа и облегчала его извлечение из памяти. И, наоборот, антагонисты ацетилхолина нарушали обучение и воспроизведение, вызывая амнезию (потерю памяти) (Кругликов Р.М., 1986). Согласно гипотезе Р.М. Кругликова, **холинергические механизмы мозга обеспечивают информационную составляющую процессов обучения.**

Роль **моноаминергических** (серотонин- и адренергических) **систем** мозга сводится к облегчению подкрепляющих и эмоционально мотивационных составляющих процесса обучения и памяти, причем холинергическая система находится под модулирующим влиянием моноаминергических систем. Стимуляция моноаминергических механизмов перестраивает метаболизм корковых и подкорковых нейронов, участвующих в образовании временной связи, тем самым создаются условия, способствующие созданию и закреплению многонейронной констелляции – энграммы. Установлено, что **адренергические механизмы** мозга в большей мере причастны к **формированию временных**

связей, а серотонинергические – к их **фиксации** (Кругликов Р.И., 1984; цит. по: Батуев А.С., 1991).

Процессы долговременной памяти зависят также от уровня метаболизма одного из основных **тормозных медиаторов ЦНС** – гамма-аминомасляной кислоты (**ГАМК**), **глутаминовой кислоты**, вторичных (внутриклеточных) посредников – **циклических нуклеотидов** и **ионов кальция** (Линч Г., Бодри М., 1984; цит. по: Батуев А.С., 1991).

Особое значение в процессах памяти имеют различные **нейропептиды**. Некоторые из них выполняют функции **медиаторов-спутников** (ко-медиаторов, **модуляторов**), облегчающих проведение возбуждения через синапс и ускоряющих процессы восстановления запасов медиатора в пресинапсе. Нейропептиды-модуляторы увеличивают интенсивность выброса медиатора и его обратного всасывания в пресинаптической мембране, а также чувствительность к медиатору постсинаптической мембраны. Эндогенные опиоидные пептиды – **энкефалины** и **эндорфины** улучшают сохранение условных рефлексов, замедляют их угашение, т. е. влияют на процессы обучения и памяти. Гормоны гипоталамо-нейрогипофизарной системы **вазопрессин** и **окситоцин** также влияют на процессы памяти: вазопрессин улучшает, а окситоцин нарушает долговременную память.

8.1.4.2. Нейроанатомия памяти

Благодаря памяти человек организует себя во времени и пространстве.

Пространственная и временная организация памяти связана со многими структурами мозга. Прежде всего – это **височная доля** (нижняя и медиальная поверхности), **гиппокамп** и **миндалины**, специфические и неспецифические **ядра зрительных бугров**, мозжечок, а также рассеянные элементы в других участках **коры больших полушарий**.

Исследования последних лет позволяют считать, что в **мозжечке**, помимо врожденных двигательных программ, содержится и условно-рефлекторная информация. Например, в эксперименте у кролика выработали условный рефлекс моргания одним глазом в ответ на определенный звук. Безусловным подкреплением служила направленная прямо в этот глаз струя воздуха. После закрепления рефлекса кролик начал моргать при одном только звуке. Затем экспериментаторы удалили небольшую часть мозжечка со стороны глаза, на который был выработан рефлекс. Условный рефлекс исчез полностью, хотя безусловный – моргание глаза на струю воздуха – сохранился. Нужно

добавить, что у этого кролика в дальнейшем можно было вырабатывать условные рефлексы только на другой глаз (с неповрежденной стороны мозжечка). По-видимому, выработка условных рефлексов также связана и с другими изменениями в нервной системе, но участие мозжечка тоже необходимо.

Медиальная височная область и гиппокамп обеспечивают текущее запоминание, но не служат местом постоянного хранения памяти. Гиппокамп получает афферентную информацию от всех сенсорных систем, хотя и после множества переключений (соответственно, и после переработки). Гиппокамп, миндалина и гипоталамус тесно связаны между собой и анатомически, и функционально. Через эти структуры проходит много эфферентных путей, начинающихся в разных зонах коры больших полушарий. Как показали результаты опытов на высших обезьянах, **миндалина и гиппокамп совместно обеспечивают обучение новым формам поведения**, осуществляя взаимное дублирование: только одновременное удаление этих структур отменяло возможность дальнейшего обучения. Если удаляли только одну из них (только миндалину или только гиппокамп), то возможность обучения сохранялась, хотя полученные непосредственно перед операцией знания практически утрачивались.

Еще более существенна для организации памяти **медиальная височная кора**. Она **связана с запоминанием текущих событий** и наравне с гиппокампом **обеспечивает сохранение** у приматов и человека **следов недавних событий**. Люди с повреждением височной доли (медиальная височная кора и гиппокамп) живут только в настоящем времени, у них отсутствует способность перевода информации из кратковременной в долговременную память. Существует в памяти только та часть жизни, которая прошла до операции или травмы. Текущие события сохраняются в памяти не более 15-20 минут.

Тот факт, что у животных, выращенных в «сенсорно обогащенной» среде, слои коры несколько толще и структура нейронов и их взаимосвязи сложнее, чем у особей, выросших в «обедненных» условиях, косвенно указывает на участие всей коры в процессах обучения и памяти. Должно быть, подобные изменения происходят и у людей, у которых кора столь сильно развита. Вместе с другими структурами мозга, помогающими нам перерабатывать информацию, кора больших полушарий хранит результаты прошлого опыта и, следовательно, должна изменяться по мере усвоения и запоминания новых сведений. Однако (и это с большим сожалением отмечают все исследователи),

найти определенное место или несколько мест в коре больших полушарий, где хранится та или иная информация, пока не удалось.

Н. П. Бехтерева (1980), обобщая многочисленные данные исследований с электростимуляцией мозга человека, пришла к заключению, что «хотя существуют зоны мозга, имеющие тесную связь с процессами памяти, данные записи физиологических показателей мозга и его электрической стимуляции свидетельствуют об организации системы памяти по распределенному типу... Создается впечатление не просто о системном характере организации памяти, а о множестве систем, обеспечивающих различные виды и различные фазы для каждой памяти, имеющие общие для всех и различные для каждой из них звенья».

8.1.5. Расстройства памяти

Расстройства памяти могут быть **количественными** (ослабление, усиление) и **качественными** (искаженная память, ложные воспоминания). В психиатрической практике чаще встречается **снижение памяти** (амнезия). Характер нарушений памяти определяется их происхождением. Так для старческих расстройств памяти характерно забывание недавних событий и сохранность воспоминаний об отдаленном прошлом. Эпизоду помрачения сознания (например, при черепно-мозговой травме) обычно сопутствуют выпадение из памяти событий, предшествовавших этому эпизоду (**ретроградная амнезия**), либо имевших место сразу после восстановления сознания (**антероградная амнезия**). Больной корсаковским психозом обычно помнит, что с ним происходило до болезни, но не может зафиксировать в памяти текущее, сиюминутное впечатление. Усиление, обострение памяти (**гипермнезия**) – явление нестойкое, быстро проходящее (при бредовом состоянии, маниакальном возбуждении). Искаженная память (**криптомнезия**) и ложные воспоминания (**конфабуляции**) часто сочетаются с гипо- и амнезией: пробелы памяти заполняются вымыслом или перемещением в иное время реальных событий.

8.2. Обучение

Под **обучением** понимают процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта. Этот процесс может быть оценен только по результатам поведения, т. е. по тем поведенческим актам, которые животные или человек запомнили в результате обучения.

8.2.1. Формы обучения

Приведенная классификация форм обучения (цит. по: Батуев А. С., 1991), как и любая другая, неизбежно страдает неполнотой и может рассматриваться с определенной степенью приближения. В основу данной классификации, опирающейся на ранее разработанные схемы, положены филогенетическая и онтогенетическая динамика развития живого организма.

8.2.1.1. Стимул-зависимое обучение

Молодые организмы с первых моментов самостоятельной жизни обеспечены достаточно стабильным набором внешних стимулов. На этом этапе обучение носит **облигатный** (обязательный) **неассоциативный характер**, обусловленный набором средовых факторов и не требующий их непрременной ассоциации с целостной деятельностью организма.

К этой группе форм обучения относятся следующие.

Суммация – усиление чувствительности организма к данным раздражающим агентам и облегчение запуска именно этой ответной реакции. Например, освоение определенного маршрута передвижения, различение съедобных и несъедобных продуктов и т. д. Эти навыки не сохраняются длительное время; раздражители, их вызывающие, не имеют специального сигнального значения; после исчезновения самостоятельно не восстанавливаются. У высших животных и человека суммационная реакция в преобразованном, а иногда – замаскированном виде лежит в основе более сложных форм обучения.

Привыкание – устойчивое ослабление реакции вследствие многократного применения раздражителя, не сопровождающегося каким-либо биологически значимым агентом (пищевым, оборонительным и т. д.). В определенном смысле привыкание – это подавление реакций, значимость которых невелика для поддержания жизнедеятельности. Оно возникает не в результате утомления или сенсорной адаптации и может быть кратко- и долговременным. Наиболее распространенная **форма привыкания** – **угашение ориентировочного рефлекса** при повторении вызвавшего рефлекс раздражителя. Основными факторами в развитии ориентировочной реакции являются новизна, неожиданность и значимость раздражителя для организма. Ориентировочная реакция возникает не на сам стимул как таковой, а в результате сличения стимула со следовым процессом, оставленным в нервной системе предшествующими раздражителями. Если стимул и след совпадают,

то ориентировочная реакция не возникает и, напротив, чем сильнее несовпадение (рассогласование), тем интенсивнее ориентировочная реакция. При повторных воздействиях стимула происходит «дотраивание нервной модели стимула», т.е. фиксация всех его параметров и при последующих предъявлениях стимул уже не расценивается как новый.

Импринтинг (запечатление) – характерен только для видов с относительно продолжительными родителемско-детскими отношениями. Биологическое значение – формирование у новорожденных организмов долговременной связи с родителями, с особями своего вида, предпочтение полового партнера, т. е. идентификация особью своей видовой принадлежности.

Детальная биологическая характеристика принадлежит Конраду Лоренцу:

- возможен только в ограниченный чувствительный период, именуемый критическим, – в момент рождения и новорожденности;
- необратим, т. е. возникнув в критический период, он не уничтожается последующим жизненным опытом;
- не требует подкрепления;
- запечатлеваются не индивидуальные, а видоспецифические характеристики объекта.

Импринтинг – это процесс, в результате которого ключевой стимул (чаще – комплекс стимулов), определяющий врожденную реакцию на особей своего вида, становится приобретенным. Типичный пример импринтинга: если утенок вылупляется в присутствии большого зеленого ящика, он будет следовать за ним, двигаясь по проволоке, причем более охотно, чем за собственной матерью или другими птенцами выводка.

Подражание или **имитация**, когда животное (и человек) выполняет видоспецифические действия путем непосредственного наблюдения за действием животных своего же вида. Характерно для молодых организмов, которые путем имитации родительского поведения обучаются различным проявлениям поведенческого репертуара своего вида (для человека – ближайшего окружения).

8.2.1.2. Эффект-зависимое обучение

Результат эффект-зависимого обучения определяется качеством контакта организма со средой. Характерно для более поздних стадий онтогенеза, когда поведение человека и животных имеет активный характер и расширен спектр внешних стимулов, способных приобретать

сигнальное значение в зависимости от сочетания их с целостной биологической реакцией организма. Это обучение имеет ассоциативный, факультативный характер. К этой форме обучения относятся все условные рефлексy (классические и инструментальные), а также **оперантное обучение** (дрессировка), т.е. обучение с помощью «проб и ошибок».

8.2.1.3. Когнитивные формы обучения

Высшие формы обучения свойственны в большей степени взрослым высшим животным и человеку. Опираются на свойство формировать целостный (концептуальный) образ окружающей среды. Основаны на способности извлекать законы связей между отдельными компонентами среды и включают две предыдущие формы обучения. Эта группа форм включает:

1. **Образное психонервное** или **произвольное поведение** (основано на образной памяти). Суть психонервной деятельности (Бериташвили И.С.) заключается в том, что у высших животных (и человека) возникают **целостные «представления»**, включающие информационный (образ) и мотивационно-эмоциональный компоненты, при однократном восприятии конкретных явлений (объектов, событий) окружающей действительности, которые имеют какую-либо связь с биологически важным состоянием организма. Эти «представления» или «когнитивные карты» о среде приобретаются высшими животными и человеком при их первом же попадании в данную среду в процессе активного ориентировочно-исследовательского поведения. При повторном попадании в подобную обстановку животное ведет себя так же, как и при первом восприятии.

2. **Элементарную рассудочную деятельность** (разум), суть которой заключается, во-первых, в способности улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды и, во-вторых, в возможности оперировать этими законами при построении программ поведения в новых ситуациях. Например, животное способно экстраполировать направление движения раздражителя (кормушки, которую не видно большую часть пути; охотника, который преследует животное и т. д.). Таким путем животное использует предварительно воспринятую тактику изменения среды для построения логики своего будущего поведения. Предполагают, что в процессе отбора закрепляются те нейронные функциональные констелляции, которые обеспечивали наиболее быстрое решение биоло-

гически значимых задач. Происходит сличение улавливаемых в данный момент законов с теми, которые были познаны в предшествующей жизни. В результате происходит выбор наиболее адекватного пути решения задачи. К проявлениям рассудочной деятельности следует относить и так называемый **инсайт (озарение, эврика!)** и **интуицию**.

3. Важнейшим результатом биологической эволюции в вероятностно организованной среде является способность к **вероятностному прогнозированию**. Под этим понимают предвосхищение будущего, основанное на вероятностной структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации. В соответствии с вероятностными гипотезами осуществляется подготовка к действиям в предстоящей ситуации, приводящим к наибольшей вероятности достижения цели. Высшие животные и человек непрерывно опираются на вероятностное прогнозирование. Животные прогнозируют вероятность поиска пищевого объекта, чтобы не стать жертвой собственной «беспечности». Вероятностное прогнозирование может иметь разные формы (цит. по: Фейнберг И. М., Журавлев Г. Е., 1977):

- прогнозирование разных форм не зависящих от субъекта событий;
- прогнозирование своих ответных действий;
- прогнозирование целенаправленных действий не только в соответствии с их частотой в прошлом опыте, но и с их актуальной значимостью и предполагаемым результатом;
- использование гипотез о наиболее вероятных действиях своих активных партнеров;
- прогнозирование действий и целей с учетом своих собственных энергетических затрат.

Обучение вероятностному прогнозированию деятельности при широком репертуаре простых форм обучения представляет собой результат наиболее сложных мозговых процессов, связанных с работой высших интегративных систем мозга (Батуев А.С., 1981).

ГЛАВА 9. ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЯХ ОРГАНИЗМА

Восприятие событий в значительной степени зависит от нашего состояния – от того, напряжены мы или расслаблены, возбуждены или спокойны. Наше восприятие внешнего и внутреннего мира изменяется на протяжении времени (часов, суток, месяца и т. д.) в зависимости от многих причин, в том числе – от уровня бодрствования и от готовности к восприятию сигналов, т. е. от функционального состояния.

Понятие функционального состояния широко используется в психологии, физиологии, эргономике и т. д. Это объясняется тем, что в самых различных сферах жизни человека успешность его деятельности (учебы, труда, творчества) и здоровья (физического, психического, душевного) в значительной мере зависит от его функционального состояния. Деятельность не существует отдельно от состояния. Функциональное состояние – неперенная составляющая любой деятельности и поведения. Зависимость эффективности деятельности от функционального состояния организма обычно описывается колоколообразной кривой, которая показывает, что наилучшие результаты деятельности как при исполнении, так и при обучении, соответствуют некоторым средним значениям состояния, получившим название оптимального функционального состояния. Сдвиг функционального состояния в любую сторону от оптимального сопровождается снижением результатов выполняемого физического или психического действия.

9.1. Что такое функциональное состояние

Наиболее часто **функциональное состояние (ФС)** определяют как **активность нервных центров**, при которой реализуется та или иная конкретная деятельность человека. В классической физиологии представление о функциональном состоянии связывалось с отдельными характеристиками нервной ткани. Так, И. П. Павлов связывал функциональное состояние с тонусом коры больших полушарий или ее возбудимостью. Позднее П. С. Купалов показал, что важными компонентами, определяющими функциональное состояние, являются уровень реактивности и лабильности нервных структур.

Взгляд на функциональное состояние мозга как на фактор, который лишь ухудшает или улучшает выполнение деятельности, в последнее время сменился представлением о более фундаментальной роли ФС в поведении. Многие экспериментальные данные свидетельствуют о том, что модулирующие влияния в ЦНС играют не менее важную роль в процессе обучения, чем подкрепление. По современным представлениям, огромное значение в регуляции функционального состояния организма имеют модулирующие системы мозга (ретикулярная формация и лимбическая система), которые определяют уровень активности мозга. В определенном смысле ФС как особое психофизиологическое явление – результат взаимодействия модулирующих систем мозга. Это ставит перед исследователями задачу изучения нейрофизиологических механизмов обеспечения и регуляции ФС.

Функциональное состояние в отношении поведения выполняет, прежде всего, операционную функцию (Данилова Н. Н, 1999). Оно включено в состав целенаправленного поведения как **средство** для его **успешного осуществления**. Вместе с тем, функциональное состояние может выступать и в качестве **цели поведения**. Это утверждение является очевидным в отношении ориентировочно-исследовательской деятельности и поведения, регуляции цикла сон-бодрствование.

Дефицит активации организма, особенно в условиях сенсорной депривации (лишения), побуждает человека и животного к **ориентировочно-исследовательскому поведению**. Многочисленные наблюдения свидетельствуют о стремлении животных к новому, к исследованию незнакомых пространств. О существовании самостоятельной потребности к новизне свидетельствует и то обстоятельство, что на ориентировочном подкреплении возможно обучение: выработка сложных инструментальных рефлексов у крыс, тонкой дифференцировки стимулов у обезьян.

Другим типом поведения, в котором функциональное состояние выступает в качестве цели поведения, является **сон**. Согласно Дж. Морuzzi, переход ко сну представляет определенный **вид мотивированного поведения (инстинкта)**, в котором можно выделить подготовительные действия, завершающие акты и цель поведения. Цикл бодрствование-сон, как считает Т. Н. Ониани (1980), отражает циклическое чередование мотивации сна и бодрствования. В его (чередования) основе работа гомеостатического механизма, реализуемого в смене и чередовании двух форм поведения. Принципиальное отличие этих форм выражается в различии функциональных состояний: сна и бодрствования.

Конкретное функциональное состояние человека и животного всегда зависит от целого ряда факторов. Этот ряд составляют (цит. по: Данилова Н. Н., 1999):

мотивация – то, ради чего выполняется конкретная деятельность. Чем значимей мотивы, тем выше уровень ФС;

содержание самого труда – наиболее важный регулятор ФС. Уже в самом задании заложены определенные требования к специфике и уровню ФС;

общий уровень сенсорной нагрузки (от сенсорного пресыщения до сенсорной депривации) также изменяет ФС;

исходный уровень активности нервной системы, сохраняющей след от предшествующей деятельности субъекта;

индивидуальные особенности субъекта, от которых зависит специфика и уровень ФС. Значимыми являются такие свойства, как сила-слабость нервной системы, экстроверсия-интроверсия, тревожность и т. д. Известно, что индивиды с сильным типом нервной системы менее устойчивы к монотонным условиям и раньше индивидов со слабым типом показывают падение уровня активности нервной системы.

9.2. Нейроанатомия функциональных состояний

В экспериментах **Ф. Бремера** (1935–1940) с перерезкой ствола мозга на разных уровнях было установлено, что **одной из наиболее важных в регуляции состояния бодрствования является внутренняя область ствола мозга** (покрышка варолиева моста и среднего мозга). Восходящие волокна этой области идут к специфическим и неспецифическим (ретикулярным) ядрам таламуса, имеющим непосредственные связи с корой. Позднее, в 1949 году **Дж. Морucci** (Италия) и **Х. Мэгун** (США) показали, что источниками ЭЭГ-активации коры являются не только **сенсорные пути**, но и **ядра ретикулярной формации среднего мозга**. Животные с **нарушениями** (структурными или биохимическими) **ретикулярных структур среднего мозга** становились сонными, обездвиженными длительное время после воздействия. На ЭЭГ у них регистрировались сонные веретена, а сильные слуховые или тактильные раздражения могли вызвать только кратковременное пробуждение. Таким образом, был сделан вывод, что приход сенсорных импульсов в кору по специфическим путям (проводящим путям анализаторов) еще не ведет к длительному бодрствованию. Но, если

ретикулярная формация сохранена, то импульсы, приходящие в нее по коллатеральным сенсорным путям, а затем проецируемые в кору, приводят к длительной активации последней и снижению сенсорных порогов. В дальнейшем было показано, что электростимуляция среднего мозга повышает уровень ЭЭГ-активности коры. Однако перерезка ствола мозга животного на уровне границы моста и среднего мозга всегда приводила к необратимому переходу в коматозное состояние (феномен «спящего мозга», который не может проснуться).

С именем **Дж. Моруцци** связано также открытие в стволе мозга **структур**, ответственных за **регуляцию сна**. Он обнаружил, что перерезка ствола мозга на уровне середины варолиева моста приводит к устойчивой ЭЭГ-десинхронизации коры и постоянному бодрствованию животного. Дж. Моруцци предположил, что в структурах варолиева моста существуют центры, оказывающие тормозные восходящие влияния на вышележащие отделы мозга. Одностороннее выключение (разрушение или фармакологическая блокада) середины моста вызывало появление десинхронизированной ЭЭГ только на стороне поражения. Фармакологическое выключение барбитуратами (блокирующими ретикулярную формацию) среднего мозга вызывало синхронизацию ЭЭГ коры, что соответствует отмене активирующих влияний ретикулярной формации. Если тиопентал натрия (барбитурат) вводили в позвоночную артерию, кровоснабжающую продолговатый мозг и нижнюю часть моста, в ЭЭГ коры нарастала десинхронизация. Этот эффект соответствует отмене тормозных синхронизирующих влияний ретикулярной формации на кору.

Позднее в **покрышке ствола мозга** было обнаружено **несколько ядер ретикулярной формации, регулирующих процессы сна и бодрствования** (рис. 34).

1. **Ядра шва**, располагаются в медиальной части покрышки ствола от продолговатого до среднего мозга. Их нейроны синтезируют **серотонин** – тормозный медиатор моноаминергических систем мозга. Серотонин попадает аксонным транспортом от нейронов ядра шва к структурам ретикулярной формации таламусов, гипоталамуса, в лимбическую систему и снижает их функциональную активность. Это – **центр глубокого (медленного) сна**. Фармакологическая блокада синтеза серотонина устраняет у кошки медленный сон. У животного сохраняется лишь парадоксальный (быстрый) сон и бодрствование, удлиненное за счет медленного сна. Предполагают, что **через систему ядер шва реализуется тормозная функция фронтальной коры**.

Следует отметить, что с ядрами шва и фронтальной корой тесно взаимодействует преоптическая область гипоталамуса, которая также вызывает синхронизацию ЭЭГ и поведенческий сон.

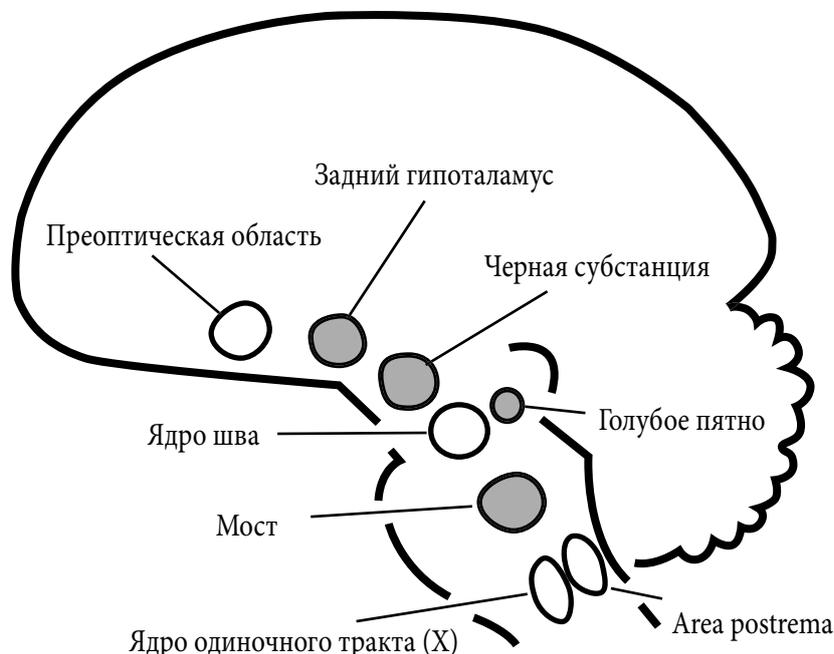


Рис. 34. Обобщенная схема мозговых структур, участвующих в регуляции сна и бодрствования. Центры бодрствования затемнены (по Г. Шеперду, 1987)

2. Система дофаминергических нейронов, расположенных в **черной субстанции** и около нее. Это – **центр бодрствования**. Повреждение этих нейронов приводит кошку в коматозное состояние, однако у крыс такого снижения активности мозга не наблюдается. Полагают, что дофаминергические пути участвуют не столько в общей активации, сколько в запуске двигательной активности.

3. **Синее (голубое) пятно** – скопление нейронов, синтезирующих **норадреналин**, в латеральной части покрышки среднего мозга. Их аксоны связаны с большинством структур полушарий, мозжечка и спинного мозга. Это **ядро – центр бодрствования**: стимуляция синего пятна вызывает ЭЭГ-десинхронизацию и рост двигательной активности животного. Полагают, что **ядро шва** и **синее пятно** действуют как антагонисты. Их активация противоположно влияет на фоновую ЭЭГ. Системы **находятся в реципрокных отношениях**: разрушение (блокада) одной из них усиливает метаболическую активность другой (процессы синтеза норадреналина или серотонина).

4. **Группа гигантских ретикулярных нейронов** (синтезируют ацетилхолин), которые направляют свои аксоны вверх и вниз к различным структурам мозга и активируют их. Это – центр бодрствования.

Не менее важен для регуляции сна и бодрствования **задний гипоталамус**. Как показали исследования, он **обуславливает поведенческую активацию**, в то время как **ретикулярная формация** более **важна** для **реакции пробуждения**. Повреждение заднего гипоталамуса у человека приводит к сонливости в поведении, хотя ЭЭГ будет соответствовать состоянию бодрствования. Такая диссоциация поведенческой и ЭЭГ-активации указывает на существование двух относительно самостоятельных систем и/или механизмов регуляции функционального состояния, требующих дальнейшего изучения. Однако поражение **преоптической области** (передний гипоталамус) приводит к бессоннице, а ее электрическое раздражение – к синхронизации ЭЭГ и сонливости, переходящей в сон.

Важная роль в регуляции активности мозга принадлежит **зрительным буграм (таламусам)**. Как оказалось, многие нейроны ядер таламуса, в первую очередь, неспецифических ядер срединной части, обладают способностью к спонтанной ритмической активности. На этом основании Р. Моррисон и Ф. Демпси (1940–1950) предположили существование в срединной части таламуса **генерального пейсмекера** или ритмического осциллятора, распространяющего синхронизированные влияния на обширные области коры, которые отражаются в виде медленных волн ЭЭГ. Эти исследователи предположили существование реципрокных отношений между ретикулярной активирующей системой и таламической системой: ретикулярная обуславливает пробуждение и активацию, а таламическая – подавление кортикальной возбудимости и сон. Позднее, во второй половине 50-х годов эксперименты Г. Джаспера позволили дополнить эти представления. В 1955 г. появилась его теория о диффузно-проекционной таламической системе, согласно которой неспецифические ядра таламуса могут влиять на кору не только тормозно, но и активирующе. Однако реакции активации коры, обусловленные таламусом, локальны и имеют короткую продолжительность, но более устойчивы к угашению по сравнению с ЭЭГ-активацией, вызванной влияниями ретикулярной формации ствола. **В настоящее время ретикулярную формацию ствола мозга связывают с поддержанием определенного общего уровня активности нервной системы, а таламическую неспецифическую систему с селективным вниманием и локальным ориентировочным рефлексом.**

К структурам мозга, которые влияют на ЭЭГ-активацию и поведенческую активацию, относится и **фронтальная (лобная) кора**. Она **сдерживает чрезмерное возбуждение в ЦНС**. Один из классических синдромов повреждения фронтальной коры – появление у животных двигательной гиперактивности. Предполагают, что ретикулярная формация ствола активирует фронтальную кору, которая, в свою очередь, через отрицательную обратную связь снижает активность ретикулярной формации.

9.3. Физиологические индикаторы функциональных состояний

Выявление зависимости большого числа физиологических показателей от изменения функционального состояния мозга привело к идее оценивать его (функциональное состояние) через симптомокомплекс, т. е. систему этих физиологических показателей.

Выделяют **три группы физиологических индикаторов**, по которым судят об изменении функционального состояния организма человека: **двигательные, вегетативные и электроэнцефалографические**.

Среди **двигательных показателей** часто используют уровень двигательной активности. Он может быть измерен количеством и интенсивностью различных физических двигательных реакций, приходящихся на определенный интервал времени, т. е. скоростных характеристик двигательных ответов. Важным показателем является также уровень фонового мышечного напряжения (тонуса), при котором удерживается определенная поза или выполняются различные движения.

В качестве **вегетативных показателей** широко используются характеристики дыхательной системы (частота и глубина дыхания), кожно-гальваническая реакция, параметры функционирования сердечно-сосудистой системы (частота сердечных сокращений, систолический и минутный объемы сердца, артериальное давление, расширение или сужение сосудов конечностей и головы) и т. д. Для интегральной оценки функционального состояния сердечно-сосудистой системы используется индекс напряжения (ИН), предложенный Р. М. Баевским, а также анализ частотных спектров ритмограммы сердца. Оба метода позволяют проводить комплексную оценку состояния внутрикардиального (эндогенного) и вегетативного (симпатического и парасимпатического) контуров регуляции сердечно-сосудистой системы.

Для диагностики функционального состояния, особенно в клинике, широко используют **различные ЭЭГ-реакции**. При визуальном анализе обращают внимание на выраженность альфа-ритма (см. главу «методы»), так как при малейшем привлечении внимания исследуемого к любому стимулу развивается его (ритма) депрессия или реакция блокады альфа-ритма. Хорошо выраженный альфа-ритм – показатель покоя, релаксации. Более сильная реакция активации выражается не только в блокаде альфа-ритма, но и в усилении высокочастотных составляющих ЭЭГ: бета-активности и гамма-активности. Падение уровня функциональной активности мозга выражается в уменьшении доли высокочастотных составляющих и росте амплитуды более медленных тета- и дельта-колебаний. Количественную оценку динамики ЭЭГ проводят с помощью анализа ее частотных спектров, структура которых у каждого человека индивидуальна и устойчива. Весьма популярными методами оценки функционального состояния мозга являются анализ перестроек биотоков мозга (качественный и количественный анализ частотного спектра), анализ реактивных (вызванных) потенциалов, анализ магнитной активности мозга, распределения температуры и т. д.

9.4. Бодрствование и сон

Текущая воспринимающая, регулирующая, координирующая и управляющая деятельность мозга осуществляется на фоне различных ФС. На одном конце **спектра** этих состояний находится **активное бодрствование**, на другом – **глубокий сон**. Сон и бодрствование сменяют друг друга с определенной периодичностью, которая является проявлением адаптации организмов к циклической организации всех природных процессов. Цикличность природных процессов связана, прежде всего, с движением Земли вокруг Солнца и вращением Земли вокруг своей оси. Первое определяет смену сезонов года и соответствующие сезонные ритмы поведения (у человека они проявляются в стертой форме), а второе – смену дня и ночи и, соответственно, суточные или циркадные ритмы поведения. Большинство млекопитающих (в том числе – человек) не рождаются с готовым суточным ритмом, а постепенно приспосабливаются к нему, т. е. вырабатывают собственный внутренний ритм. Особо важная роль в период становления внутреннего ритма принадлежит периодической смене освещенности и сопутствующих внешних раздражений (температурных,

шумовых и т. д.). Выработанные ритмы могут быть очень устойчивыми и поддерживаться без непосредственного сопровождения факторами внешней среды. Смена сна и бодрствования – это одно из поведенческих проявлений внутреннего суточного ритма организма.

9.4.1. Бодрствование

Основные контакты с внешним миром человек осуществляет в состоянии бодрствования, которое характеризуется уровнем активности мозга, достаточным для деятельного взаимодействия с внешней средой – целенаправленного поведения. У человека важнейшими признаками бодрствования являются сознание и мышление. Бодрствование поддерживается тоническими восходящими влияниями ретикулярных структур среднего и промежуточного отделов мозга и лимбических образований. В свою очередь, длительная активность ретикулярных и лимбических структур создается благодаря собственной их активности (за счет пейсмекерных свойств) и афферентной (центростремительной) импульсации, поступающей в головной мозг от внутренних органов, мышц, связок и кожи. Уровень активности и психического тонуса во время бодрствования может быть самым различным – это хорошо знает (как точно заметил Гордон Шеперд) каждый студент, когда либо сидевший в теплой лекционной аудитории после плотного обеда. Различают много **состояний (форм) бодрствования: спокойное бодрствование, внимание, активную деятельность, повышенное эмоциональное возбуждение** или **угнетение** и т. д.

ЭЭГ-анализ позволяет оценить степень активности и продолжительность формы бодрствования. Так, для спокойного бодрствования характерно преобладание альфа-ритма в задних отделах неокортекса, при напряженном – наблюдается уплощение ЭЭГ. В общем, электрическая активность мозга во время бодрствования отличается десинхронизацией, в ней представлены различные ритмы мозга, преимущественно в диапазоне 8-40 Гц.

Каждой форме бодрствования соответствуют специфический соматический и вегетативный компоненты. При напряженном бодрствовании, когда внимание направлено на внешние стимулы, тонус некоторых скелетных мышц повышен, но в большинстве случаев частота сердечных сокращений понижена. Состояние напряженного бодрствования, сопряженное с повышенным вниманием к внутренним сигналам, сопровождается учащением сердцебиений. Дыхание в обоих случаях осуществляется с преобладанием продолжительности выдоха над вдохом.

9.4.1.1. Внимание

Внимание – это состояние активного бодрствования, характеризующееся готовностью ответить на стимул и выражающееся в направленности познавательной деятельности на определенный объект, значимый в данный момент. С помощью внимания осуществляется отбор информации.

В фило- и онтогенезе функции внимания развиваются на базе врожденного ориентировочного рефлекса, направленного на создание в организме условий для восприятия изменений в окружающей среде. Наибольшего развития внимание достигает у человека, и оно прямо связано с осуществлением высших корковых функций на уровне сознательного опыта. Внимание проявляется в локальной активации определенного участка или участков коры больших полушарий (в разной степени) и торможении остальных зон коры. Для ЭЭГ характерно локальное подавление альфа-ритма и/или появление поздних вызванных потенциалов.

Различают следующие основные **свойства внимания**: объем, распределяемость, устойчивость, концентрированность, переключаемость.

Под **объемом внимания** понимают то число поступающих сигналов или ассоциаций, которые одновременно удерживаются в поле ясного сознания. Считается, что объем внимания равен объему кратковременной памяти.

Распределяемость внимания тесно связана с его объемом. Возможно, например, двухфокальное внимание.

Устойчивость внимания – это та длительность, с которой выделенные вниманием процессы сохраняют доминирующий характер.

Концентрация или **избирательность внимания** характеризуется интенсивностью его сосредоточения на объекте деятельности. Избирательность внимания – это степень помехоустойчивости какого-либо вида деятельности. Чрезмерная концентрация внимания проявляется рассеянностью, излишней поглощенностью чем-либо, когда не замечаются другие важные стимулы, как внешние, так и внутренние.

Переключаемость внимания состоит в способности быстро выключиться из одних установок и включиться в новые, соответствующие изменившимся условиям

Внимание бывает **непроизвольное, пассивное** и **произвольное, активное**. О непроизвольном внимании говорят в тех случаях, когда оно привлекается сильным, новым, либо интересным (соответствующим потребностям) раздражителем. Механизмы непроизвольного

внимания у человека и животных являются общими, их основу составляет ориентировочный рефлекс. Произвольное внимание свойственно, как правило, только человеку и заключается в том, что субъект может намеренно сосредоточить свое внимание то на одном, то на другом объекте. Механизмы произвольного внимания социальны по своему происхождению и опосредованы внутренними речевыми процессами.

9.4.2. Сон

Сон можно рассматривать как **форму адаптации**, возникшую в процессе эволюции, которая обеспечивает выживание организма в период наименьшей доступности пищи, угрозы резких колебаний внешних условий и максимальной опасности со стороны хищников. С этими же факторами связана общая продолжительность и структура сна. Сон снижает ежедневные метаболические затраты, навязывая организму смену деятельности, и является **выражением внутренней инстинктивной потребности**.

9.4.2.1. Типы и стадии сна

Сон бывает **двух типов**:

- **монофазный** – с однократным чередованием дневного и ночного сна и периода бодрствования;
- **полифазный** – с частыми сменами периодов сна и бодрствования на протяжении суток.

По современным представлениям, весь **период одного цикла разделен** на два сменяющие друг друга и **резко различающиеся состояния**, которые именуются **медленноволновым** (или **медленным**) **сном** и **быстрым** (или **парадоксальным**) **сном**. Эти названия связаны с особенностями ЭЭГ-активности: стадия медленного сна сопровождается синхронизированными высокоамплитудными медленными дельта-волнами, а стадия быстрого сна – высокочастотными низкоамплитудными альфа- и даже дельта-волнами. В целом ЭЭГ-активность быстрого сна десинхронизирована и подобна активности мозга бодрствующей особи. На этой стадии сна человека трудно разбудить. Таким образом, в стадии быстрого сна мозг бодрствует, а организм спит. Отсюда и название – парадоксальный сон.

Парадоксальный сон – весьма позднее приобретение в эволюции животных: доля его возрастает в ряду рептилии – птицы – млекопитающие (табл. 6).

Быстрый сон у человека и животных
(цит. по: А.М. Вейн, 1970)

Виды организмов	Средняя продолжительность одного цикла, мин.	Быстрый сон, % от общей продолжительности сна.
Рептилии	—	Нет
Птицы	—	0–5
Сумчатая крыса	19	22–34
Крыса	7–13	1–3
Кролик	24	1–3
Овца	—	2–3
Кошка	26	20–30
Обезьяна	47–80	11–20
Человек	70–90	20–25

У новорожденных во время сна практически постоянно регистрируется ЭЭГ быстрого сна, и только спустя несколько дней возникают симптомы медленного сна и устанавливается периодичность смены этих двух состояний мозга во сне. У взрослых в течение ночи отмечается 4-6 циклов быстрого сна длительностью каждый примерно по 20 минут. Общая продолжительность быстрого сна – около 1,5 ч, однако он очень важен для обеспечения продуктивного бодрствования. По современным воззрениям, **одной из функций быстрого сна является переработка поступающей во время бодрствования информации.** В этот период в различных структурах мозга выделяются нейропептиды, способствующие консолидации памяти и некоторым репарационным процессам. Так, основываясь на преобладании быстрого сна на ранних этапах жизни человека и животных, М. Жувэ предположил, что быстрый сон (по крайней мере – на ранних стадиях онтогенеза) обеспечивает процессы программирования в мозге, необходимые для развития и поддержания генетически predetermined функций, таких, например, как инстинкты. Фазическая активность нейронов подкорковых структур, проявляющаяся в сновидениях и быстрых движениях глаз в период быстрого сна, отражает информацию, касающуюся главным образом врожденного, инстинктивного поведения; во время быстрого сна новорожденных происходит ее объединение с информацией, приобретенной в бодрствовании. Согласно гипотезе В. Ротенберга и В. Аршавского, на более поздних стадиях онтогенеза человека в **быстром сне осуществляется поисковая активность**, задачей которой является **компенсация состояния отказа от поиска в бодрствовании.** Авторы приводят целый ряд фактов в пользу этой точки зрения. Прежде всего, тот факт, что в состоянии

отказа от поиска повышается потребность в быстром сне. Об этом свидетельствует уменьшение длительности периодов медленного сна между периодами быстрого сна и увеличение числа его циклов в течение ночи, обнаруженное при депрессиях и невротической тревоге (что является конкретным проявлением отказа поиска у человека). В то же время, выраженное поисковое поведение и у человека, и у животных приводит к уменьшению доли быстрого сна. При маниакальных состояниях, характеризующихся высокой, хотя совершенно неупорядоченной поисковой активностью, явно доставляющей удовольствие самим больным, быстрый сон сокращен.

Медленный сон связывают с восстановительными процессами в мозге, прежде всего, с медленными тоническими процессами, лежащими в основе обучения, восприятия и сознания.

Наиболее используемой классификацией стадий сна у человека является схема Лумиса (рис. 35):

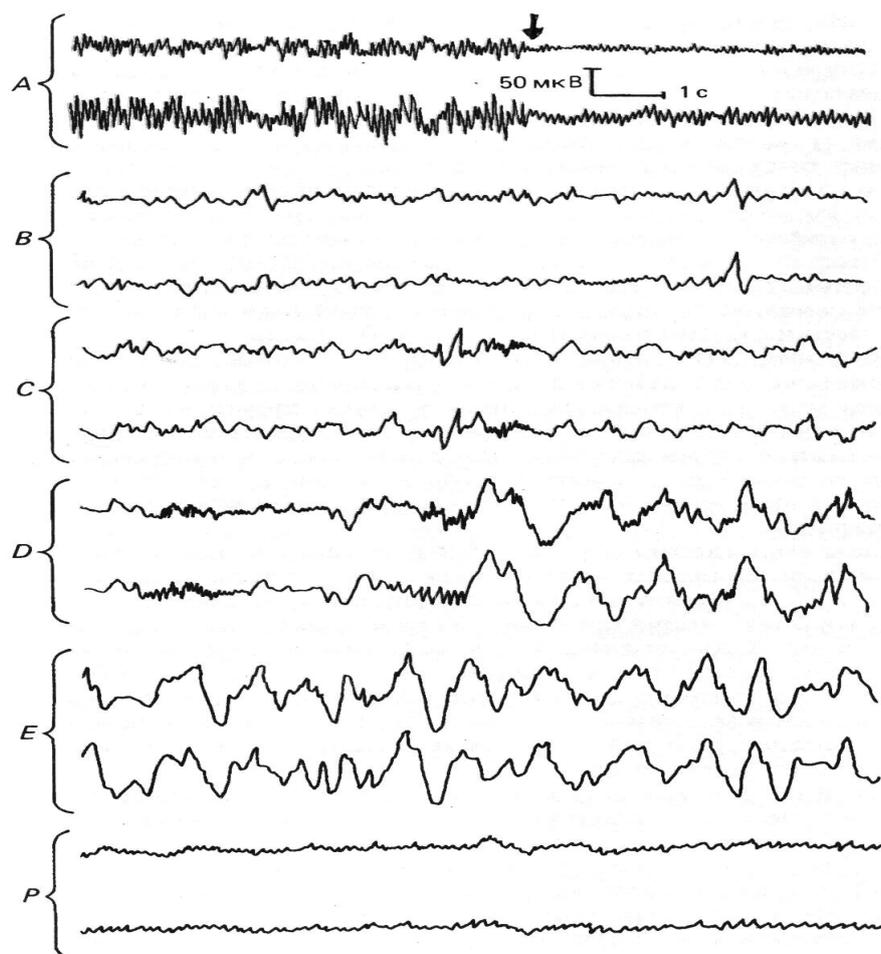


Рис. 35. ЭЭГ-стадии сна, зарегистрированные у ребенка 12 лет. Схема Лумиса (цит. по: Ноздрачеву А.Д., 2001)

Стадия А: спокойного бодрствования, переходящего в дремоту. Характерен альфа-ритм, амплитуда которого постепенно снижается до полного исчезновения. При внешнем раздражении наступает реакция активации, т. е. происходит смена альфа-ритма на высокочастотный бета-ритм (реакция десинхронизации)

Стадия В: легкая сонливость, сопровождающаяся неустойчивой высокоамплитудной активностью.

Стадия С: поверхностный сон. Отмечается появление низкоамплитудных медленных волн.

Стадия D и стадия Е: глубокий сон, сопровождающийся дальнейшим усилением высокоамплитудной медленной активности (дельта-ритм).

Стадия Р: парадоксальный сон. Типична низкоамплитудная нерегулярная активность с непостоянными редкими группами альфа-ритма и вспышками острых пилообразных волн.

Различия между медленным и быстрым сном отчетливо видны и по состоянию вегетативных функций. Так, в период медленного сна наблюдается снижение вегетативного тонуса: сужаются зрачки, розовеет кожа, усиливается потоотделение, снижается слезоотделение и слюноотделение, происходит урежение дыхания и пульса, снижение артериального давления, а также уменьшается активность пищеварительной и мочевыделительной систем. Напротив, в **быстром сне возникает «вегетативная буря»** – учащается и становится нерегулярным дыхание, возникает неритмичный и частый пульс, повышается артериальное давление, усиливается гормональная активность.

Характерной чертой быстрого сна являются быстрые движения глаз. Одновременно очень значительно снижается тонус скелетных мышц и на этом фоне у человека (особенно детей) наблюдаются подергивания конечностей, мигательные и сосательные движения, а у животных еще и движения усов, ушей, хвоста. Для медленного сна характерны и медленные движения глаз.

Своей глубиной сон человека значительно отличается от сна животных. Глубокие стадии медленного сна (стадия Е) – чисто человеческое приобретение, «артефакт цивилизации» по выражению А. С. Батуева, связанные с безопасностью ночлега и сохранностью от неожиданного нападения. Во время медленного сна могут возникать приступы снохождения (сомнамбулизм), с этими же стадиями связаны ночные кошмары у детей и взрослых. Быстрый же сон, как правило, сопровождается сновидениями.

9.4.2.2. Сновидения

Сновидения (somnia) – образные представления, нередко эмоционально окрашенные, возникающие во время сна и субъективно воспринимаемые как реальность. Сновидения носят преимущественно зрительный характер, но у слепорожденных людей в снах отсутствуют зрительные образы, а преобладают осязательные. На характер сновидений оказывает влияние и профессиональная деятельность: музыканты чаще переживают чисто слуховые сновидения. Отмечается зависимость сновидений от уровня интеллектуальности, утомления, пола, возраста.

Установлено, что нет людей, не видящих сны. **Сны возникают в среднем 4-6 раз за ночь**, но запоминание их в большинстве случаев происходит, если пробуждение приходится на фазу быстрого сна. При пробуждении из стадии быстрого сна, 70–90 % людей детально и достаточно эмоционально рассказывают о своих сновидениях. Люди, пробуждающиеся из стадии медленного сна, считают, что они видят сны очень редко (в 7–9 %). При этом психические процессы медленного сна скорее выступают как размышления, пересказ событий.

И. М. Сеченов называл сновидения «небывалыми комбинациями бывалых впечатлений». Любое воздействие может послужить поводом для развертывания целостной картины сновидения. В качестве примера П. К. Анохин приводил описание эксперимента: спящему человеку поднесли к подошве бутылку с теплой водой. Проснувшись, испытуемый рассказал, что во сне ходил по горячему песку и путешествовал по склону вулкана, из которого прямо под ноги извергалась лава.

В целом, сновидения отражают имеющиеся у личности проблемы, а материалом является конкретный опыт, накопленный в течение жизни. Сновидения можно рассматривать как следствие активации следов долговременной памяти, связанных даже со случайными впечатлениями большой давности, в то время как впечатления ближайшего времени мало влияют на содержание сновидений. Для понимания механизмов извлечения из памяти следов и направленного характера сновидений может быть использована теория доминанты. Скрытые корковые и подкорковые доминанты могут выступать в качестве основных факторов сновидений, а сами сновидения могут возникать со всеми признаками доминанты (стереотипные навязчивые сновидения).

Результаты многочисленных наблюдений позволяют предполагать, что **основной функцией сновидений является эмоциональная стабилизация.** Как было сформулировано одним из психофизиологов:

«Человек, лишенный способности видеть сновидения, через некоторое время впадает в безумие, ибо масса несформировавшихся, обрывочных мыслей и поверхностных впечатлений будет накапливаться у него в мозгу и подавлять те мысли, которые целиком должны сохраняться в памяти».

В. М. Бехтерев при анализе диагностического значения сновидений исходил из следующей позиции: в сновидениях происходят явления, которые развиваются из того же источника, что и внутренние переживания в состоянии бодрствования. Сновидения указывают на наличие в прошлом или в настоящем определенных физиологических и психических состояний.

Впервые систематические исследования роли сновидений предпринял основоположник психоанализа **З. Фрейд**. Рассматривая сновидения как особый и весьма важный язык мозга, он отмечал, что сновидения являются продуктом нашей собственной психической деятельности и содержат не только явный, очевидный смысл, который можно изложить в пересказе, но и скрытый, неявный, который невозможно сразу осознать или уяснить. Чтобы понять скрытый смысл, необходима дополнительная информация о личности того, кто видел сон. Используя метод «свободных ассоциаций», психоаналитик может привести пациента к осознанию замаскированных в сновидении вытесненных желаний, что снимает эмоциональную напряженность. По современным представлениям, сны можно контролировать: в Малайзии живет одно племя (синои), каждый член которого умеет уничтожать ночные кошмары. Синои учат воспринимать сны как важную часть формирования личности и сумели так организовать свою жизнь, что у них отсутствуют психические болезни.

По-видимому, у животных также есть сновидения во время быстрого сна – об этом свидетельствуют опыты М. Жувэ с разрушением у кошек синего (голубого) пятна, обеспечивающего угнетение мышечного тонуса в фазе быстрого сна. Спящее экспериментальное животное при наступлении быстрого сна вставало на лапы с закрытыми глазами, принюхивалось, совершало прыжки, как бы преследуя добычу или спасаясь от опасности. Эти данные, а также результаты многочисленных лабораторных исследований сна у людей, позволяют считать фазу быстрого сна главной физиологической основой сновидений.

9.4.2.3. Сомнамбулизм

Сомнамбулизм (лунатизм, снохождение) – явление, в определенном смысле противоположное сновидениям. Как показали исследования, сомнамбулизм возникает на фоне дельта-сна; выраженность и длительность приступа значительно варьируют. В самом легком случае человек может просто сесть в кровати и что-то пробормотать, а потом снова заснуть – на ЭЭГ будет наблюдаться картина глубокого дельта-сна. В более тяжелых случаях сомнамбула встает, ходит, может выйти из дома (предварительно одевшись), может отвечать на простые вопросы – на ЭЭГ будет наблюдаться картина дремоты, даже бодрствования. Утром сомнамбула не помнит о происшедшем ночью. В противоположность сновидениям, насыщенным образами и протекающим на фоне низкого мышечного тонуса, сомнамбулизм характеризуется сумеречным состоянием сознания (которое вообще не фиксируется в памяти) при сохранении способности передвигаться как при бодрствовании.

Существование двух крайних явлений (сновидений и сомнамбулизма) свидетельствует о том, что сон – это целый набор различных состояний.

9.4.2.4. Теории сна

Сон имеет сложную нейрогуморальную природу. В истории изучения сна наибольший интерес представляют **гуморальные** и нервные теории сна. Еще в начале 20 века было высказано предположение о том, что сон возникает в результате воздействия на мозг токсических продуктов обмена (**гипнотоксинов**), накапливающихся вследствие дневного утомления. Оказалось также, что экстракты мозга животных, находившихся в зимней спячке, вызывают у кошек и собак длительное сонное состояние. Опыты с перекрестным кровообращением у двух кроликов, проведенные в 1965 году французским физиологом **М. Монье**, показали обоснованность гуморальной теории сна. К основным гипногенным веществам М. Монье причислял ацетилхолин, гамма-аминомасляную кислоту и серотонин (медиаторы ЦНС).

Уже с середины XIX века прочные позиции занимают **нервные теории сна**. В результате клинических наблюдений накоплен большой материал о связи гипоталамуса с регулированием процессов сна. Швейцарский физиолог **Гесс** в 1933 г. описал существование в гипоталамусе так называемого центра сна. **И. П. Павлов** не соглашался с подкорковой природой сна, отдавая предпочтение корковым механизмам.

Он рассматривал сон как следствие иррадиации торможения, распространяющегося по коре больших полушарий, и находил много общего между активным условно-рефлекторным сном и условным торможением.

В наше время с несомненностью установлена корково-подкорковая локализация структур управления сном.

9.4.3. Нейронные механизмы сна и бодрствования

При попытках оценить вклад каждой области мозга в регуляцию сна и бодрствования возникли многочисленные противоречия. Однако, как полагает Г. Шеперд, мы вправе считать, что описанные в разделе 9.2 структуры образуют **распределенную систему**, участвующую в управлении сна и бодрствования. По-видимому, **важнейшую роль** в этой системе играют **три стволовых центра**, в каждом из которых действует особый медиатор. Согласно концепции ряда авторов, **состояние бодрствования** связано с активностью, прежде всего, **норадренергических волокон**, а глубокий **сон** (медленный) – регулируется **серотонинергическими структурами системы ядер шва**: установлена прямая зависимость сна от функциональной активности этих мозговых образований, общего уровня серотонина и его обмена. Обнаруженные А. Хобсоном и Р. Мак-Карли (1977) **холинергические гигантские ретикулярные клетки** среднего мозга и **норадренергические клетки синего (голубого) пятна** выступают как **антагонистическая система**, ответственная за наступление быстрого сна и бодрствования.

Необходимо помнить, что все эти образования влияют не только на таламокортикальную систему, но и на другие стволовые центры и спинной мозг. Именно поэтому во время сна изменяется как уровень сознания, так и активность сенсорных и двигательных систем.

Существуют указания на особую роль глиальных элементов во время сна. Одной из основных нейрохимических функций медленного сна являются пластические репарационные процессы, связанные с метаболизмом белков и РНК, в основном, в глиальных клетках. Отмечаются активные конформационные изменения в мембранах нейронов, особенно во время парадоксального сна, что является одной из причин своеобразия ЭЭГ при данном функциональном состоянии.

9.4.4. Нарушения сна и бодрствования

Искусственное лишение человека сна является тяжелейшим испытанием. У животных, которые погибали в результате лишения сна, обнаруживали кровоизлияния в коре больших полушарий, в стволе

и спинном мозге. Нарушения сна очень распространены среди населения цивилизованных стран. У некоторых людей ощущение отсутствия сна может возникать даже тогда, когда они находятся в глубокой его стадии. Американские ученые исследовали людей с якобы плохим сном для выявления причин таких ложных ощущений. Оказалось, что у них нарушается ночью реальный отсчет времени, или во сне протекает активная психическая деятельность, или, наконец, имеют место качественные, но не количественные нарушения сна. В значительном числе случаев имеют место дефицит глубокого медленного сна (когда наиболее интенсивно происходят восстановительные процессы в мозге) и частые ночные пробуждения. Следовательно, у некоторых людей есть объективные основания быть неудовлетворенными своим сном. Основными **причинами бессонницы** считают:

- недостаток мышечной нагрузки;
- преклонный возраст;
- десинхронозы (нарушения привычного суточного ритма).

Главную роль в нарушениях сна играют неврозы, в борьбе с которыми первое место занимает психотерапия (беседы с врачом, аутогенная тренировка, гипноз), затем физиотерапия (в частности, электросон) и, наконец, применение фармакологических препаратов.

ГЛАВА 10. ФОРМИРОВАНИЕ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЕБЕНКА

Формирование высшей нервной деятельности ребенка тесно связано с динамикой созревания ассоциативных корковых структур. В общении со взрослыми ребенок усваивает определенные знания, приобретает новые формы отношения к внешнему миру. Все это строится на основе создания новых функциональных связей и синтезов. Они позволяют овладевать новыми формами восприятия и запоминания, видами мышления, способами организации движений. Структурной основой сложных форм поведения и психики выступают **лобные** и **нижнетеменные** области коры, которые в онтогенезе человека увеличиваются по площади в 9 раз и у взрослого занимают около двух третей всей поверхности новой коры.

Конструкция мозговых переключений и связей этих зон коры является морфологическим выражением того, что эти формации имеют отношение к наиболее отвлеченным и обобщенным формам человеческих восприятий и действий. Кроме того, у человека в онтогенезе развиваются специфические человеческие корковые формации, имеющие специальное отношение к анализу и синтезу раздражений, связанных с разными сторонами речевой деятельности (речедвигательной, речеслуховой, речезрительной).

10.1. Врожденная рефлекторная деятельность

Уже у новорожденных наблюдается целый ряд рефлексов при тактильном раздражении определенных рецептивных зон кожи. Главным по значению является сосательный рефлекс, который возникает при раздражении слизистой языка, губ, кожи около рта и щек. Специфичным для новорожденных является хоботковый рефлекс – трубкообразное выпячивание губ при легком прикосновении вокруг рта на уровне десен, а также рефлекс Бабинского – тыльное сгибание большого пальца стопы и подошвенное сгибание всех остальных при раздражении подошвы стопы.

Из **защитных рефлексов** с кожи новорожденного следует упомянуть мигательный, носовой – движение рук на раздражение слизистой носа, ушной – то же, при щекотании наружного слухового прохода.

К моменту рождения уже сформированы болевые и температурные рецепторы – при их стимуляции появляются соответствующие рефлексы. При этом наибольшей возбудимостью к болевым раздражениям отличаются рецепторы лица.

У новорожденных детей можно вызвать многочисленные **рефлексы с вестибулярного аппарата**. Это, прежде всего, установочный лабиринтный рефлекс головы, установочный рефлекс с туловища на голову, шейный тонический рефлекс. Эти рефлексы четко выражены в первом полугодии и к концу первого года жизни ослабевают и исчезают.

Из статокINETических рефлексов для детей раннего возраста характерны вращательный и поствращательный нистагм, компенсаторное отклонение головы при вращении. Стабилизация у детей тонических и установочных рефлексов, которые обеспечивают нормальное положение головы, поддержание позы в состоянии сидя, стоя, возможна благодаря выработке вестибулярных условных рефлексов (1,5–2 мес.), а позже и анализу вестибулярных сигнализаций.

У новорожденных более высокой чувствительностью, чем у взрослых, обладает значительная поверхность слизистой рта. При этом общая вкусовая чувствительность снижена. Тем не менее, новорожденные дети различают сладкое, горькое, кислое и соленое. Причем сладкие вещества вызывают сосательные движения, а остальные – отрицательную реакцию: сморщивание лица, закрывание глаз, искривление рта, выпячивание губ и языка.

Слуховая система начинает функционировать сразу после рождения. На звуки у новорожденных детей возникают преимущественно общие реакции в виде вздрагивания и двигательного беспокойства, которое сопровождается изменением дыхательной и сердечной ритмики. Уже новорожденные дети могут различать звуки, отличные по высоте на одну октаву, воспринимать разницу в тембре, в его пространственном расположении.

Первая реакция новорожденного на световые раздражения – это зрачковый рефлекс, который стабилизируется только к 4–5 мес. К ранним зрительным реакциям относится и ориентировочный рефлекс на световые раздражения, который вначале носит генерализованный характер. Новорожденные не могут фиксировать взгляд на предмете. Эта способность формируется к 3–5 мес., к этому времени появляется реакция фиксации взора. Возникает типичный ориентировочно-исследовательский рефлекс: поворачивание глаз и головы к источнику света.

У новорожденных движения глаз не координированы, наблюдаются нистагмические движения. Механизмы фиксации взора обеспечивают к 2-5 мес. жизни появление координированного зрения. В это время обнаруживается способность к формированию у ребенка условных рефлексов на зрительные раздражители.

Связь новорожденного с окружающим миром осуществляется небольшим числом врожденных рефлексов, весьма несовершенных, не точных, вызываемых как внешними, так и внутренними раздражениями. Врожденные рефлексы человека в динамике его онтогенеза обнаруживают свое проявление и завершают созревание в разные сроки, что отражает общебиологические эволюционные закономерности и определяет, в свою очередь, динамику формирования высшей нервной деятельности ребенка.

10.2. Высшая нервная деятельность ребенка первого года после рождения

Наиболее ранней формой индивидуального приспособления у новорожденного ребенка выступают **натуральные условные рефлексы**. Самые первые из них возникают на второй неделе после рождения при соблюдении режима кормления ребенка. При этом, как правило, уже за 30 мин до очередного кормления появляются сдвиги во внутренней среде организма ребенка – повышение количества лейкоцитов крови, увеличение газообмена, а затем – пробуждение и беспокойство ребенка. Это натуральный условный рефлекс «на время», где сигналом выступает раздражение рецепторов внутренних органов, а подкреплением – пища. Почти одновременно с этим появляется натуральный условный пищевой рефлекс в виде сосательных движений в ответ на «положение для кормления» (рефлекс Бехтерева-Щелованова). В осуществлении этих рефлексов главную роль выполняют комплекс раздражений от кожного, мышечного и вестибулярного аппаратов, а подкреплением является кормление. Для образования этих рефлексов имеет значение начало кормления новорожденного грудью матери. Приспособление организма ребенка к определенному режиму сна, бодрствования, кормления и т. п. представляет собой образование систем условных рефлексов на последовательные комплексы раздражений (динамические стереотипы). Ребенок первого года жизни сильно реагирует на нарушение режима сна или питания, тогда как изменения в окружающей обстановке для него не являются столь заметными. Но уже к 9–10 мес.

существенное значение для ребенка приобретают комплексы внешних раздражений. Теперь для него важен не только режим, но и внешняя обстановка, определенные люди, ухаживающие за ним. Это определяется большим числом условных рефлексов, выработанных к этому времени на разнообразные внешние сигналы.

Сроки и темпы созревания отдельных сенсорных систем определяют последовательность образования различных **искусственных условных рефлексов**.

В течение 5-8-й недель двигательные, пищевые и оборонительные условные рефлексы вырабатываются со всех сенсорных систем. При этом, чем старше ребенок, тем меньшее число сочетаний требуется для образования условного рефлекса и тем раньше наступает его упрочение. При прочих равных условиях образование условных рефлексов зависит от того, на базе каких врожденных рефлексов они вырабатываются. Существует определенная закономерность и в динамике проявления условно-рефлекторных реакций.

Первая стадия характеризуется появлением слабо выраженных и неустойчивых условных реакций. Им обычно предшествует ориентировочная реакция. В ней ясно выступают вегетативные компоненты: изменение дыхания и сердечной деятельности.

Вторая стадия характеризуется более устойчивым проявлением специализированных двигательных реакций с одновременным четким выявлением вегетативных компонентов.

Третья стадия отличается дальнейшей специализацией двигательных компонентов условного рефлекса и ослаблением его вегетативных компонентов. Чем младше ребенок, тем более длительными являются все стадии развития рефлекса. У детей более старшего возраста первые стадии протекают в значительно редуцированном виде. Во втором полугодии жизни отчетливо выявляются индивидуальные типологические особенности высшей нервной деятельности. Удаётся выделить группу детей, у которых быстро образуются и упрочиваются положительные и тормозные условные рефлексы. У другой группы хорошо образуются положительные условные связи, но с трудом вырабатывается дифференцировочное торможение. Наконец, выделяется группа детей, у которых плохо вырабатываются положительные условные рефлексы и совсем не образуются дифференцировки.

С указанными особенностями нервных процессов тесно связаны индивидуальные характеристики сна, вегетативных функций и общего развития ребенка.

Параллельно с совершенствованием нервных процессов развиваются и их свойства – **сила, подвижность и уравновешенность**. Эти свойства могут служить основой для формирования индивидуальных особенностей высшей нервной деятельности.

На протяжении всего первого года жизни очень важным для правильного развития ребенка является **строгий режим дня**: сна, бодрствования, питания и прогулок. Ребенок первого года жизни отрицательно реагирует на нарушения режима сна или питания, хотя изменения обстановки и других внешних воздействий для него мало значимы, т. е. **стереотип интероцептивных условных рефлексов имеет большее значение, чем стереотипы внешних раздражений**. Лишь к концу первого года для ребенка приобретают существенное значение комплексы внешних раздражений.

К этому времени торможение какой-либо реакции ребенка надежнее и легче достигается путем внешнего торможения, когда внимание ребенка переключается с помощью ориентировочной реакции на новый раздражитель. Однако попытки использовать различные виды внутреннего торможения в воспитательных целях в этом возрасте еще безуспешны.

На базе врожденных и приобретенных путем подражания звуковых реакций к **концу первого года жизни** появляются **первые речедвигательные временные связи**.

Таким образом, в течение первого года жизни ребенка количество условных рефлексов на непосредственные раздражители постепенно увеличивается. Вначале формируются только вегетативные условные реакции, затем двигательные и, наконец, появляются речедвигательные. Наличие последних еще не говорит о появлении словесного мышления, поскольку нет отвлечения и обобщения при помощи слов. В этот возрастной период закладываются лишь элементарные основы второй сигнальной системы. Проследим динамику этого процесса более детально. В возрасте 9-10 мес. реакции детей определяются раздражителями, исходящими не от одного предмета, а от всей ситуации в целом. Очень часто одним из компонентов такого одновременного комплексного внешнего раздражителя является слово. Условные рефлексы на слова начинают появляться у ребенка после 6-месячного возраста (первые проявления **сенсорной речи**). Однако **слово еще не выступает как самостоятельный сигнал, оно действует лишь в составе комплексных раздражителей как один из компонентов**. Так, например, вопросы: «Где папа?» или «Где мама?» вызывают правильную

ответную реакцию ребенка только при условии одновременного действия других раздражителей: мышечных, вестибулярных, зрительных и звуковых. Стоит изменить хотя бы один из этих компонентов (например, голос и интонацию), как прежняя реакция исчезнет. Но если при сохранении всех прежних компонентов комплекса заменить слово на близкое по звучанию, реакция может проявляться по-прежнему. Значит, в этом возрасте слово еще останется слабым компонентом комплекса. Слово вначале имеет второстепенное значение и только постепенно приобретает значение сильного компонента в комплексном раздражителе и, наконец, самостоятельного сигнала.

В естественных условиях ни один сложный раздражитель не повторяется в строго постоянном составе, наиболее же постоянным членом такого комплекса является словесный. Поэтому при систематическом повторении слова в составе комплекса раздражителей влияние остальных переменных компонентов на осуществление реакции начинает ослабляться. Сначала перестает влиять на выполнение реакции поза ребенка, а потом зрительный и слуховой компоненты сложного раздражителя. Только слово как наиболее постоянный компонент, независимо от других компонентов, приобретает условно-рефлекторное действие и постепенно превращается в заменитель всего комплекса. **«Освобождение» слова от других компонентов, с которыми оно было связано в данном комплексном раздражителе, рассматривают как результат функциональной тренировки нервной системы.** Этот процесс заканчивается к концу первого года жизни ребенка. Характерной особенностью первых слов, произнесенных (в порядке подражания) ребенком, является то, что они относятся не к конкретному предмету, а ко всей ситуации в целом. В этом возрасте отдельные объекты и предметы внешней среды ребенок еще не выделяет. Хотя ребенок этого возраста произносит слова «мама» и «папа», оказывается, что и платье матери, и ее кровать – тоже «мама». А ту же маму с новой прической, в новой одежде или в необычном окружении ребенок может не узнать. Значит, для ребенка этого возраста окружающий мир представляется еще мало расчлененным в звуковом и зрительном отношениях. Первые слова – это просто звуковые обозначения определенных предметов и лиц: сначала воспринимаются названия окружающих ребенка вещей, названия игрушек, имен взрослых, позже – изображения предметов, затем – названий частей тела и лица. Превращение слова в абстрактный сигнал, обозначающий совокупность предметов, происходит в следующий возрастной период.

10.3. Высшая нервная деятельность в раннем детстве (1–3 года)

Для этого возраста характерным является **дальнейшее морфологическое и функциональное созревание головного мозга и координированное управление скелетно-мышечной системой**. Развивается ходьба и речь, руки освобождаются для манипулирования с предметами. Создаются условия для активной исследовательской деятельности.

Если в годовалом возрасте поведение ребенка определялось преимущественно окружающей обстановкой в целом, то на 2-м году жизни начинают вычленяться комплексы раздражителей, исходящие от одного предмета. На их основе возникают образы отдельных предметов. В результате действия ребенка с предметами они обособляются из обобщенного недифференцированного мира. Ребенок тянется ручками к каждому предмету, ощупывает его, толкает, пробует поднять, лизнуть языком и т. д. При этом возникает множество сенсорных сигналов (зрительных, мышечных, вкусовых и др.), свойственных именно данному предмету.

Постепенно формируется система адекватных действий с предметами: ребенок начинает садиться на стул, есть ложкой и т. д. Если у годовалого ребенка наиболее сильным безусловным подкреплением было пищевое, то на 2–3-м году жизни самыми эффективными оказываются ориентировочное, оборонительное и игровое подкрепления. Формируется множество условных рефлексов на отношения.

В этом периоде развития еще большее значение приобретают системы условных рефлексов на стереотипы внешних раздражений, следующих друг за другом в определенной временной последовательности. Большое значение приобретает последовательность отдельных этапов умывания, кормления, игры, одевания и раздевания, порядка слов в сказке или песенке. Так как у детей в этом возрасте еще недостаточно развиты сила и подвижность нервных процессов, обеспечивающих переключение с одного вида деятельности на другой, для детей характерной оказывается потребность в формировании четких жизненных стереотипов. Выработка стереотипов не представляет трудностей для ребенка, но изменение порядка сигналов в стереотипе является крайне тяжелой задачей. Поэтому для детей до 3 лет необходимо **крайне бережное отношение взрослых ко всем вырабатываемым стереотипам**. В этом возрасте происходит обычно интенсивное накопление фонда речедвигательных условных рефлексов. К концу 2-го года словарный запас ребенка может составлять 200–400 слов, а к концу

3-го – 2000 слов и больше. Формирование речевых реакций невозможно без звукового словесного подражания. При этом особую роль играет установление связи слова с видом предмета, его осязанием и другими признаками. Физиологическая трактовка процесса формирования связи между словом и различными ощущениями у ребенка, впервые увидевшего предмет, была дана еще И.М. Сеченовым (1900).

Например, ребенок видит елку, трогает ее, ощущает запах хвои, т. е. получает ряд непосредственных ощущений. Слово «елка» – это сигнал («символ первой степени», по Сеченову), в котором сведены все эти ощущения, т. е. сокращенный знак комплексного раздражения. Такую систему рефлексов между компонентами комплекса, которая есть не что иное, как полное представление о предмете, И. М. Сеченов назвал «значение в элементарной форме». После того, как ребенок встречал разные елки, слово «елка» приобрело более широкое значение («символ второго порядка»), а чувственный образ стал менее конкретным. Далее появляется слово «дерево», охватывающее большой круг предметов, а потом и еще более обобщающее слово «растение».

В речевой деятельности нужно различать понимание речи (**сенсорная речь**) и ее воспроизведение (**моторная речь**). Вначале возникает понимание речи, затем эти два процесса теснейшим образом увязываются. Оказалось, что у детей до 3-х лет различение звуков речи тесно связано со способностью тонкого манипулирования пальцами при ощупывании какого-либо предмета и мышечными сигналами с самого артикуляционного аппарата, возникающими при произнесении слов.

Активное узнавание окружающего мира, оперирование с предметами, характерные для ребенка 2-3 лет, тесно связаны с «мышлением в действии». Сначала действия ребенка хаотичны и однотипны, но затем в результате опыта они становятся целенаправленными и организованными. Овладение действиями с предметами оказывает решающее влияние на формирование речевых обобщений (**внутренняя речь**). Установлено, что словесные сигналы непрерывно обогащаются новыми условными связями, что составляет физиологическую основу функции обобщения. Причем системы условных связей, вырабатываемые в этом возрасте, отличаются особой прочностью и иногда сохраняют свое значение в течение всей последующей жизни человека.

На 2-м году жизни у ребенка происходит соединение слов в последовательные комплексы фразы и их автоматизация. Пока еще такие «речевые цепи» коротки, они состоят не более чем из 10 слов.

Используя сеченовскую схему, представим себе основные этапы развития обобщающей функции слова (по М.М. Кольцовой и Н.И. Касаткину, 1970).

I степень интеграции – слово замещает чувственный образ определенного предмета, т. е. оно является эквивалентом одного конкретного предмета («ляля» – только данная кукла, конец 1-го – начало 2-го года).

II степень интеграции – слово замещает несколько чувственных образов однородных предметов (слово «ляля» относится к нескольким куклам, конец 2-го года).

III степень интеграции – слово замещает ряд чувственных образов разнородных предметов («игрушка» – это и куклы, и мячи, и кубики). Эта степень интеграции достигается не раньше 3-го года.

IV степень интеграции – в слове ряд обобщений предыдущих степеней (например, слово «вещь» содержит обобщение, даваемое словом «игрушка», «одежда», «еда» и пр.). Такая степень обобщения развивается у детей на 5-м году жизни.

Следовательно, несмотря на возрастающую роль слова, удельный вес конкретных раздражителей у **ребенка 3 лет** еще достаточно высок: **мышление ребенка оказывается в основном предметным.**

Высшая нервная деятельность детей дошкольного возраста (от 3 до 6 лет). Этот возраст характеризуется **высокой стабильностью всех видов внутреннего торможения.** Угашение и дифференцирование условных сигналов вырабатываются быстрее, длительнее становятся периоды удерживания тормозного состояния. Общее усиление нервных процессов, и, прежде всего, торможения, проявляется также в том, что дети уже не производят большого количества манипуляций, как это было прежде. Все большее значение приобретает использование прошлого опыта, ранее образованных навыков. Стереотипы все еще играют существенную роль в жизни ребенка. Причем в этих стереотипах преобладают прямые временные связи. Например, дети затрудняются или совсем не могут вести обратный счет (6, 5, 4, 3, 2, 1) и легко соскальзывают на привычный прямой счет.

Обратные связи возникают позже прямых условных связей и лишь к школьному возрасту соотношение между прямыми и обратными связями выравнивается. Тем не менее, у детей в возрасте 5–7 лет переделка стереотипов раздражителей уже не является трудной задачей, и дети воспринимают ее как игру.

У 5–6-летних детей при выработке условных рефлексов наблюдается много межсигнальных реакций, а у 7-летних они возникают лишь

в 20 % случаев. Если воспитатель в детском саду предлагает игру: на определенный сигнал выполнить какое-либо действие (например, поднять левую руку на счет «пять»), то дети сначала будут выполнять его и на другие слова, прежде чем научатся четко следовать правилам.

Следовательно, у 5–6-летних детей отмечается все еще достаточно выраженная генерализация, а специализация условных рефлексов достигается с достаточным трудом.

К 3–5 годам обобщающее значение слова еще опирается на один признак – общность действий, которые можно производить с предметами. Например, ложка – это то, чем едят, мебель – то, на чем сидят или спят и т. д. Для этого возраста типичны бурные проявления, которые, однако, носят нестойкий характер. Этот период называют **возрастом аффективности**. Дети проявляют попытки утвердить себя, привлечь внимание, активно ограничить себя от среды. К 6–7 годам оказывается доступным выделение общих или групповых признаков предметов и явлений. В связи с началом обучения чтению и письму, слово приобретает выраженные обобщающие свойства. В возрасте от 7 лет на фоне общего снижения аффективной сферы начинает **преобладать словесное мышление с внутренней речью**.

И. М. Сеченов писал по этому поводу: «Эта фаза психической эволюции в области мышления начинается как будто бы крупным переломом (но, в сущности этого нет): ребенок думал, думал чувственными конкретными, и вдруг объектами мысли, являются у него не копии с действительности, а какие-то отголоски ее, сначала очень близкие к реальному порядку вещей, но мало-помалу удаляющиеся от своих источников настолько, что с виду обрывается всякая связь между знаком или символом и его чувственным корнем».

Начиная с 6-летнего возраста, ребенок в состоянии управлять своим поведением на основе предварительной словесно-обобщенной инструкции. К этому возрасту ребенок в состоянии удерживать программу действий, состоящих из ряда движений. У детей старше 5 лет на процесс выработки условных навыков начинает оказывать влияние степень вероятности подкрепления. До этого преобладал принцип максимизации, при котором даже минимальная вероятность подкрепления приводила к упорному повторению этого навыка. Теперь же поведение ребенка начинает в большей степени определяться степенью вероятности тех или иных событий в окружающей среде (**принцип оптимизации**).

В специальных электроэнцефалографических исследованиях изучали динамику функционального созревания основных корковых зон у детей раннего возраста. Установлено, что ведущим звеном в организации межцентральных отношений являются не сенсорные, а ассоциативные отделы неокортекса – нижнетеменные и лобные зоны. У детей **первого года** жизни фокусами взаимосвязанной активности являются **нижнетеменные зоны**, связанные с затылочными, височными и моторными центрами коры. У **двухлетних детей** фокусы взаимосвязанной активности перемещаются в **лобные отделы коры**, которые вступают в синхронные взаимоотношения с другими центрами коры. У **детей 4–5 лет** отмечается усиление **межцентральных взаимодействий нижнетеменных долей**. На более поздних этапах онтогенеза (6–7 лет) вновь происходит **усиление межцентральных связей лобных областей с другими отделами коры**.

Особенно ярко выступают межцентральные отношения при изучении становления речевой деятельности ребенка. У годовалых детей только при опознании знакомого слова усиливаются связи нижнетеменных и височных областей коры левого полушария. На втором году жизни при опознании знакомого слова усиливаются связи двух ассоциативных областей – нижнетеменных и лобных тоже преимущественно левого полушария. У детей 4–5 лет при восприятии знакомого слова связи левой лобной и левой нижнетеменной зон еще более усложняются. Такая динамика перестроек электрической активности при восприятии слов отражает морфофункциональную зрелость высших интегративных систем мозга ребенка.

10.4. Высшая нервная деятельность в младшем школьном возрасте (6–11 лет)

В этом возрасте нервные процессы характеризуются достаточной силой и уравновешенностью, все виды внутреннего торможения выражены хорошо. Однако дети еще затрудняются в выполнении мелких и точных движений, хотя эти способности весьма быстро совершенствуются. Недостаточно развиты механизмы, определяющие активное внимание и сосредоточенность. Быстрое утомление, иногда сопровождающееся невротическими нарушениями, которые могут развиваться вследствие чрезмерной учебной нагрузки. Сам факт школьного обучения оказывает значительное влияние на развитие психики ребенка, так как вся жизнь школьника коренным образом перестраивается

по сравнению с его дошкольным детством. Обучение в школе шестилетних детей ускоряет развитие у них различных психических свойств по сравнению с одноклассниками, посещающими детские сады.

В этом возрасте развитие коры головного мозга приближается к уровню взрослого человека, что является важнейшим фактором формирования высших нервных и психических функций ребенка.

У детей 6–11 лет наиболее ярко проявляются типологические особенности высшей нервной деятельности, которые находят свое отражение в степени выраженности силы, уравновешенности и подвижности процессов возбуждения и торможения. Полная классификация типов высшей нервной деятельности пока не разработана. К тому же сила, подвижность и уравновешенность нервных процессов меняются с возрастом, поэтому о типе высшей нервной деятельности у детей можно говорить лишь очень условно. Несмотря на это, в воспитательной работе требуется учитывать особенности детей: **при настойчивой работе развитие отдельных свойств высшей нервной деятельности может быть изменено в нужном направлении.**

10.5. Особенности высшей нервной деятельности в подростковом возрасте

Период с 11 до 13 лет у девочек и с 13 до 15 лет у мальчиков является **первой фазой** подросткового периода. **В подростковом периоде происходит половое созревание, он резко отличается от всех других этапов жизни человека.** Изменения в поведении определяются, прежде всего, общим повышением возбудимости центральной нервной системы и ослаблением процессов торможения. Иногда это приводит к повышенной раздражительности, легкой утомляемости, расстройствам сна.

В условно-рефлекторной деятельности отмечается усиление межсигнальных реакций, ухудшение дифференцирования сигналов, широкая иррадиация возбуждения. Возрастают латентные периоды условных реакций. Речь подростков замедляется, ответы становятся лаконичными и стереотипными, формирование новых условных связей на словесные сигналы затруднено. Все эти обстоятельства должны учитываться в школе, чтобы требования учителя не противоречили физиологическим особенностям развития подростка. Для некоторых из них в этом возрасте представляют определенные трудности построение богатой речи, логических умозаключений, запоминание большого объема учебного материала.

Вторая фаза подросткового периода у девочек приходится на 13–15 лет, а у мальчиков – на 15–17 лет. Это наиболее критическая полоса в развитии подростков. В этом возрасте возможны проявления психической неуравновешенности с резкими переходами от бурного восторга к депрессии и обратно, резко критическое отношение к окружающим взрослым (родным и учителям), чрезвычайная обидчивость, а у девочек – склонность к слезам. Часты проявления негативизма и вспыльчивости. В этом возрасте одной из задач педагогов и родителей является **развитие и тренировка коркового торможения**, так называемое воспитание «тормозов».

Роль второй сигнальной системы вновь начинает возрастать, ускоряется образование условных рефлексов на словесные сигналы, улучшается память на абстрактные зрительные изображения.

В возрасте 15–17 лет в основном **завершается становление высшей нервной деятельности**, она характеризуется **высокой степенью функционального совершенства**.

Контрольные вопросы

Глава 1

1. Что называют раздражимостью и возбудимостью?
2. Дайте определение понятию «раздражитель».
3. Назовите два вида основных раздражителей и их разновидности.
4. Перечислите преимущества электрического раздражителя.
5. Опишите второй опыт Гальвани, доказывающий наличие животного электричества.
6. Назовите непосредственную причину наличия потенциала покоя, следствием чего она является?
7. Что называют мембранным потенциалом (потенциалом покоя)? Какова его величина?
8. Где преимущественно находятся (в межклеточной жидкости или в цитоплазме) ионы натрия, калия и хлора? Положительно или отрицательно заряжены внутренняя и наружная среды клетки относительно друг друга?
9. Перечислите основные анионы, находящиеся в клетке и играющие важную роль в происхождении потенциала покоя. Какова причина подобного распределения этих ионов?
10. В клетку или из клетки перемещаются ионы калия и натрия в покое? Почему при этом не нарушается их концентрационный градиент?
11. Что понимают под проницаемостью клеточной мембраны? От чего она зависит?
12. Проницаемость клеточной мембраны для калия или для натрия в состоянии покоя больше? Какой ион преимущественно создает потенциал покоя? Оцените роль других ионов.
13. От чего зависит проводимость ионов через клеточную мембрану?
14. Что такое калиевый равновесный потенциал?
15. Назовите виды ионного транспорта через клеточную мембрану. Поясните их сущность.
16. Опишите структурно-функциональную организацию ионного потенциало-зависимого канала.
17. Перечислите основные ионоселективные каналы и их разновидности.
18. Что называют потенциалом действия?
19. Какое свойство клеточной мембраны обеспечивает возникновение потенциала действия, за счет какого явления оно реализуется?

20. Назовите фазы потенциала действия, дайте соответствующие пояснения.
21. В какие фазы потенциала действия и какое влияние оказывает концентрационный градиент на вход натрия внутрь клетки?
22. Перечислите свойства локального потенциала. Как изменяется возбудимость ткани при его возникновении?
23. Что называют хронаксией?
24. Что является мерой лабильности?
25. От чего зависит лабильность ткани?
26. В какой зависимости находится лабильность ткани от длительности ее рефрактерной фазы? Дайте соответствующие пояснения.

Глава 2

1. Каковы функции основных структурных элементов нервного волокна: миелиновой оболочки, мембраны осевого цилиндра, нейрофибрилл?
2. Назовите физиологические свойства нервного волокна и его функции.
3. Каков механизм распространения возбуждения по нервному волокну? Какова роль перехватов Ранвье в проведении возбуждения по нервному волокну?
4. Что понимают под сальтаторным проведением возбуждения? В каких нервных волокнах встречается сальтаторное, в каких – непрерывное проведение нервного импульса?
5. В чем преимущество скачкообразного распространения возбуждения над непрерывным его проведением вдоль всей мембраны?
6. Почему при скачкообразном распространении возбуждения энергии расходуется меньше, чем при непрерывном вдоль всей мембраны?
7. Перечислите закономерности проведения возбуждения по нервному волокну.
8. Какими воздействиями можно блокировать проведение возбуждения по нерву, не перерезая его?
9. Какие нервные волокна (афферентные или эфферентные, вегетативные или соматические) относятся к группе А? Какова скорость проведения возбуждения по ним?
10. Какие нервные волокна (афферентные или эфферентные, вегетативные или соматические) относятся к группе В? Какова скорость проведения по ним?

11. Какие нервные волокна (афферентные или эфферентные, вегетативные или соматические) относятся к группе С? Какова скорость проведения возбуждения по ним?
12. Перечислите структуры нервно-мышечного синапса (скелетная мышца). Что называют концевой пластинкой?
13. Какие химические изменения в области нервно-мышечного синапса могут ухудшать его функцию?

Глава 3

1. Какие функции выполняет спинной мозг? Сформулируйте закон Белла-Мажанди.
2. Какое значение для организма имеют афферентные импульсы, поступающие в центральную нервную систему по задним корешкам спинного мозга?
3. Сколько сегментов спинного мозга иннервируют каждый метамер тела? Каково биологическое значение этого факта?
4. Назовите типы мотонейронов спинного мозга.
5. Каково функциональное значение альфа-мотонейронов 1-го и 2-го типов?
6. Что иннервируют гамма-мотонейроны и каково функциональное значение этой иннервации?
7. Какие четыре вида чувствительности проводит спинной мозг?
8. Назовите пути спинного мозга, проводящие проприоцептивную чувствительность.
9. Укажите пути спинного мозга, проводящие болевую и температурную чувствительность. Какие пути спинного мозга проводят тактильную чувствительность?
10. Назовите главные нисходящие пути спинного мозга.
11. На каких нейронах спинного мозга заканчиваются пирамидные и кортико-ретикулоспинальные нисходящие пути? Укажите значение этих путей.
12. На каких нейронах спинного мозга заканчиваются рубро-спинальные и вестибуло-спинальные нисходящие пути? Укажите значение этих путей.
13. В каких сегментах спинного мозга расположены центры симпатической и парасимпатической нервной системы? Парасимпатические центры регуляции каких функций находятся в спинном мозге?
14. Какие отделы центральной нервной системы в физиологии относят к стволу головного мозга?

15. Назовите жизненно важные центры продолговатого мозга.
16. Центры каких защитных рефлексов локализируются в продолговатом мозге?
17. Перечислите функции черной субстанции.
18. Что представляет собой ретикулярная формация в структурном отношении? В каких отделах ЦНС она расположена?
19. На какие группы и подгруппы делят ядра таламуса и как они связаны с корой больших полушарий?
20. Каким центром (по функции) и почему называют таламус?
21. Какие функции выполняют неспецифические ядра таламуса?
22. Перечислите основные функции лимбической системы.
23. Какие три отдела мозжечка выделяют в структурно-функциональном отношении? Как они расположены друг относительно друга? От каких рецепторов поступают импульсы в кору мозжечка?
24. С какими отделами ЦНС мозжечок связан с помощью нижних, средних и верхних ножек?
25. Какую двигательную функцию выполняют полушария мозжечка и как это осуществляется?
26. Какое влияние оказывает мозжечок на гомеостаз, как изменяется гомеостаз при повреждении мозжечка?
27. Какой отдел головного мозга называют высшим вегетативным центром?
28. Какие группы химических веществ (нейросекретов) поступают от гипоталамуса к передней доле гипофиза и каково их значение, какие гормоны поступают в заднюю долю гипофиза?
29. Какие рецепторы, воспринимающие отклонения от нормы параметров внутренней среды организма, обнаружены в гипоталамусе?
30. Центры регуляции каких биологических потребностей обнаружены в гипоталамусе?

Глава 4

1. Перечислите основные методы изучения ВНД.
2. Что такое электроэнцефалография и электроэнцефалограмма (ЭЭГ)? Перечислите волны ЭЭГ.
3. Какие волны ЭЭГ наиболее характерны для обычного бодрствующего состояния: умственная работа, действие внешних раздражителей, напряжение тонуса мышц, эмоциональное напряжение? Где они преимущественно регистрируются? Какова их частота и амплитуда?

4. Какие волны ЭЭГ наиболее характерны для организма в состоянии физического и эмоционального покоя, при отсутствии внешних раздражителей с закрытыми глазами? Где они преимущественно регистрируются? Какова их частота и амплитуда?
5. Назовите основные виды изменений ЭЭГ при внешних воздействиях. Локальными или генерализованными они являются?
6. Перечислите основные методы, при помощи которых можно исследовать локализацию функций в коре большого мозга.
7. Опишите сущность метода вызванных потенциалов.
8. Назовите преимущества магнитоэнцефалографии перед ЭЭГ.
9. Общие принципы томографии. Виды томографии.
10. Методология применения томографии для изучения высших психических функций мозга.
11. Опишите методы исследования электрической активности кожи.
12. Какие свойства глазного яблока лежат в основе электроокулографии?
13. Опишите виды движений глазных яблок.
14. Как проводится регистрация движений глаз?

Глава 5

1. Дайте современное определение понятию – высшая нервная деятельность (ВНД).
2. В чем заключается приоритет И. М. Сеченова и И. П. Павлова в изучении ВНД?
3. Перечислите основные достижения И.П. Павлова в изучении ВНД.
4. Что называют условным рефлексом? Какие виды памяти обеспечивают его выработку?
5. Перечислите основные правила выработки условных рефлексов.
6. При каких условиях выработанный условный рефлекс становится прочным? Почему раздражитель, на который вырабатывается условный рефлекс, вначале называют индифферентным?
7. Какая реакция обычно возникает в начале выработки условного рефлекса на индифферентный раздражитель и какое физиологическое значение она имеет?
8. Между какими центрами коры большого мозга возникает временная связь при выработке условного рефлекса? Какое явление лежит в основе механизма выработки условного рефлекса?
9. Что понимают под термином «стадия генерализации» условного рефлекса? На каком этапе выработки условного рефлекса она воз-

- никает? Какое физиологическое явление лежит в основе «генерализации» условного рефлекса?
10. Перечислите три основные классификационные группы условных рефлексов.
 11. Назовите три основных подгруппы и разновидности условных рефлексов, классифицируемых по безусловным рефлексам, на базе которых они выработаны.
 12. Назовите разновидности условных рефлексов, отличающихся по соотношению времени действия условного и безусловного раздражителей. Дайте пояснения.
 13. Дайте характеристику безусловным рефлексам.
 14. Дайте характеристику условным рефлексам.
 15. Что называют инстинктом?
 16. Что понимают под безусловным торможением условных рефлексов? Какие формы безусловного торможения Вам известны?
 17. Каков механизм и физиологическое значение внешнего торможения условных рефлексов?
 18. Каков механизм и физиологическое значение запредельного торможения условных рефлексов?
 19. Что понимают под условным торможением условных рефлексов? Какие формы условного торможения Вам известны?
 20. Как вырабатывается угасательное торможение условных рефлексов? Как изменяется при этом условный рефлекс?

Глава 6

1. Кто сформулировал представление о сигнальных системах организма? Что понимают под первой и второй сигнальными системами?
2. Назовите типы взаимоотношений первой и второй сигнальной систем.
3. Опишите формы связей между первой и второй сигнальной системами.
4. Перечислите функции речи. Приведите примеры.
5. Какие структуры головного мозга обеспечивают динамическую организацию речевого высказывания.
6. Опишите структуры мозга, связанные с кодами речи.
7. Какие виды афазии наблюдаются при поражении центров Брока и Вернике?
8. Перечислите этапы развития мышления.
9. Опишите три основные стратегии мышления.
10. Назовите виды осознаваемой деятельности мозга.

11. Перечислите виды подсознательной деятельности мозга.
12. Дайте определение понятия «эмоция».
13. Какая структурная организация в ЦНС является морфологическим субстратом для эмоциональных реакций? Назовите ее основные компоненты.
14. Назовите основные факторы (причины), вызывающие отрицательные и положительные эмоции.
15. Назовите три основных компонента эмоциональной реакции? Дайте необходимые пояснения.
16. Перечислите основные вегетативные компоненты, сопровождающие выраженную эмоциональную реакцию?
17. Каково биологическое значение потребности организма?
18. Какие формы потребностей Вам известны? Приведите соответствующие примеры.
19. Дайте определение понятия «мотивация», назовите причины возникновения мотиваций и их значение.

Глава 7

1. Дайте определение понятия «тип ВНД». Что лежит в основе классификации типов ВНД?
2. Какие виды темперамента различают по Гиппократу?
3. Опишите типы соматической конституции по У. Шелдону.
4. В чем заключается основа концепции К. Г. Юнга?
5. Какие типы ВНД различают по И. П. Павлову? Сопоставьте их с соответствующими типами темперамента по Гиппократу.
6. Что называют функциональной межполушарной асимметрией? В чем она выражается?
7. Какими методами можно изучать межполушарную асимметрию?
8. Какова основная функциональная специализация левого полушария головного мозга человека?
9. Какова основная функциональная специализация правого полушария головного мозга человека?

Глава 8

1. Дайте определение понятиям – память и энграмма.
2. Приведите классификацию памяти по длительности хранения информации. Укажите это время. Назовите специфический вид памяти, свойственный только человеку.

3. Что такое мгновенная (сенсорная) и кратковременная память, каков их нейрональный механизм? Участие какой структуры мозга и какого ритма ЭЭГ обязательно для кратковременной памяти?
4. Назовите основные изменения в нейронах при переходе кратковременной памяти в долговременную (при консолидации памяти).
5. Приведите доказательства важной роли РНК в процессах запоминания информации.
6. Какие влияния оказывают серотонин и адреналин на процесс обучения, в каком состоянии организма это проявляется ярче?
7. Какова емкость мгновенной, кратковременной и долговременной памяти?
8. Что такое научение и обучение? Каково соотношение этих понятий?
9. Перечислите основные формы научения.
10. В чем заключается сущность оперантного научения? Укажите две основные его разновидности.
11. Что такое инсайт?
12. Что такое импринтинг?
13. Каково место импринтинга среди условных и безусловных рефлексов?
14. Назовите три основные разновидности (формы) проявления импринтинга, дайте им пояснения.

Глава 9

1. Что такое сон?
2. Какие факторы оказывают свое влияние на функциональное состояние?
3. Роль трудов Дж. Морuzzi в области исследования нейрофизиологии функциональных состояний.
4. Какие ядра ретикулярной формации регулируют процессы сна и бодрствования?
5. Роль таламуса в регуляции активности мозга.
6. Назовите физиологические показатели функциональных состояний.
7. Какие основные фазы сна выделяют по характеру ЭЭГ?
8. Какие волны ЭЭГ наиболее характерны для стадий «медленного» сна? Дайте им характеристику.
9. Какие волны ЭЭГ наиболее характерны для «быстрого» сна? Дайте им характеристику.
10. Что называют циклом сна? Какова в среднем его продолжительность? Сколько циклов сна обычно регистрируют во время нормального ночного сна?

11. Какие физиологические сдвиги (кроме изменений ЭЭГ) характерны для фазы «медленного» сна?
12. Какие физиологические сдвиги (кроме изменения ЭЭГ) характерны для «быстрого» сна?
13. Что такое сновидения и для какой фазы сна они наиболее характерны?
14. Как влияет на последующий ночной сон эмоциональный стресс?
15. Каково физиологическое значение сна?
16. Дайте определение вниманию.
17. Опишите свойства внимания.
18. Виды нарушений сна и бодрствования.

Глава 10

1. Опишите защитные рефлексы новорожденных.
2. Назовите установочные рефлексы новорожденных.
3. Статокинетические рефлексы, характерные для новорожденных
4. Назовите зрительные реакции у новорожденных.
5. Назовите натуральные условные рефлексы ребенка первого года жизни.
6. Когда появляются первые речедвигательные временные связи?
7. Назовите особенности ВНД у детей 2-го года жизни.
8. С какого возраста у детей обнаруживаются четкие типологические особенности ВНД и к какому возрасту заканчивается их формирование?
9. С какого возраста у детей начинают вырабатываться условные рефлексы на слова и в каком возрасте у них формируется абстрактно-словесное мышление?
10. Каков словарный запас детей в возрасте 1 года, 2-, 3- и 4-х лет?
11. В чем заключаются особенности развития ребенка, изолированного от общества?
12. От чего зависит формирование типологических особенностей ВНД ребенка?

Список сокращений

АКТГ – адренокортикотропный гормон.

АТФ – аденозинтрифосфорная кислота.

ВНД – высшая нервная деятельность.

ВПСП – возбуждающий постсинаптический потенциал.

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота.

ИН – индекс напряжения.

МЭГ – магнитоэнцефалограмма.

МРТ – магнитно-резонансная томография.

МОН – магнитометр с оптической накачкой.

ОП – онтогенетическая память.

ПКП – потенциал концевой пластинки.

ПЭТ – позитронно-эмиссионная томография.

РНК – рибонуклеиновая кислота.

СКВИД – сверхпроводниковый квантовомеханический интерференционный датчик.

ТПСП – тормозный постсинаптический потенциал.

ТТХ – тетродотоксин.

ТЭА – тетраэтиламмоний.

ЦНС – центральная нервная система.

ЧСС – частота сердечных сокращений.

ФМРТ – функциональная магнитно-резонансная томография.

ФП – филогенетическая память.

ФС – функциональные системы.

ЭЭГ – электроэнцефалограмма.

ЭМП – электромагнитный потенциал мозга.

Литература

1. Анохин, П. К. Психическая форма отражения действительности / П. К. Анохин // Избр. труды (философские аспекты теории функциональных систем). – Москва : Наука, 1978. – 338 с.
2. Айзман, Р. И. Избранные лекции по возрастной физиологии и школьной гигиене : учебное пособие / Р. И. Айзман. – 2-е изд., стер. – Новосибирск : Сиб. унив. изд-во, 2004. – 136 с.
3. Антропова, Л. К. Практикум по нейрофизиологии сенсорных систем и высшей нервной деятельности : учебно-методическое пособие / Л. К. Антропова. – Новосибирск : НГТУ, 2017. – 59 с. – ISBN 978-5-7782-3203-7. – Текст : электронный // Электронно-библиотечная система IPR BOOKS : [сайт]. – URL: <http://www.iprbookshop.ru/91664.html>.
4. Арефьева, А. В. Нейрофизиология : учебное пособие / А. В. Арефьева, Н. Н. Гребнева. – Тюмень : ТюмГУ, 2016. – 190 с. – ISBN 978-5-400-01192-4. – Текст : электронный // Лань : электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/109685>.
5. Батуев, А.С. Высшая нервная деятельность : учебник для вузов. – 2-е изд. испр. и доп. / А.С. Батуев. – Санкт-Петербург : Лань, 2002. – 416 с.
6. Бериташвили, И. С. Избранные труды. Нейрофизиология и нейропсихология / И. С. Бериташвили. – Ленинград, 1975. – 667 с.
7. Бехтерева, Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности / Н. П. Бехтерева. – Ленинград : Наука, 1971. – 118 с.
8. Блум, Ф. Мозг, разум и поведение / Ф. Блум, А. Лейзерсон, Л. Хофстедтер ; пер. с англ. – Москва : Мир, 1988. – 248 с.
9. Буреш, Я. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения / Я. Буреш, О. Бурешова, Д.П. Хьюстон. – Москва : Высшая школа, 1991. – 215 с.
10. Вартанян, Г. А. Механизмы регуляции памяти. Механизм памяти / Г. А. Вартанян, М. И. Лохов. – Ленинград : Наука, 1987. – 240 с.
11. Верещагин, Н. В. Компьютерная томография мозга / Н.В. Верещагин. – Москва : Медицина, 1986. – 120 с.
12. Греченко, Т. Н. Психофизиология памяти // Основы психофизиологии / Под ред. Ю.М. Александрова. – Москва, 1997. – С. 112–129.
13. Гусельников, В. И. Электрофизиология головного мозга / В.И. Гусельников. – Москва : Высшая школа, 1978. – 315 с.
14. Данилова, Н. Н. Физиология высшей нервной деятельности / Н. Н. Данилова, А. Л. Крылова. – Ростов на Дону : Феникс, 2005. – 478 с.
15. Дорохов, В. Б. Топографическое картирование электрической активности мозга : методологические аспекты / В. Б. Дорохов, М. Р. Ньюер // Физиология человека. – 1992. – Т.18, №6. – С. 23–36.
16. Жирмунская, Е. А. Клиническая электроэнцефалография / Е. А. Жирмунская. – Москва : Мэйби, 1991. – 560 с.
17. Конорский, Ю. Интегративная деятельность мозга / Ю. Конорский. – Москва, 1970. – 198 с.
18. Кругликов, Р. И. Нейрохимические механизмы обучения и памяти / Р. И. Кругликов. – Москва : Наука. – 1981. – 221 с.

19. Лурия, А. Р. Основы нейропсихологии / А.Р. Лурия. – Москва : МГУ, 1975. – 374 с.
20. Любимова, З. В. Возрастная физиология : учебник для вузов / З. В. Любимова, К. В. Маринова, А. А. Никитина. – Москва : Изд. центр ВЛАДОС, 2003. – Ч. 1. – 304 с.
21. Медведев, М. А. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем / М. А. Медведев, Н. С. Хоч, С. В. Низкодубова и др. –Томск : ТГУ, 2003. – 188 с.
22. Медицинская физиология по Гайтону и Холлу / Дж. Э. Холл ; пер. с англ.; под ред. В. И. Кобрин, М. М. Галагудзы, А. Е. Умрюхина.– 2-е изд., испр. и доп. – Москва : Логосфера, 2018. – 1328 с.
23. Нейрофизиология. Основной курс : учебное пособие / А. А. Лебедев, В. В. Русановский, В. А. Лебедев, П. Д. Шабанов. – Саратов : Ай Пи Эр Медиа, 2019. – 240 с. – ISBN 978-5-4486-0722-6. – Текст : электронный // Электронно-библиотечная система IPR BOOKS. – URL: <http://www.iprbookshop.ru/88596.html>.
24. Нехорошкова, А. Н. Нейрофизиология детской тревожности : монография / А. Н. Нехорошкова, А. В. Грибанов, И. С. Кожевникова. – Архангельск : САФУ, 2015. – 108 с. – ISBN 978-5-261-01103-3. – Текст : электронный // Лань : электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/96595>.
25. Низкодубова, С. В. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем / С. В. Низкодубова, Н. С. Хоч, А. Н. Байков. Томск : ТГУ, 2002. – 169 с.
26. Ноздрачев, А. Д. Начала физиологии : учебник для вузов / А. Д. Ноздрачев, Ю. И. Баженов, И. А. Баранникова и др. – Санкт-Петербург : Лань, 2001. – 1088 с.
27. Основы физиологии человека : учебник для вузов : в 2 кн. / Ред. Б. И. Ткаченко. – Санкт-Петербург : Международный фонд истории науки. – 1994. – Т. 1. 567 с.; Т. 2. 413 с.
28. Орлов, Р.С. Нормальная физиология / Р. С. Орлов, А. Д. Ноздрачев. – Москва : ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 688 с.
29. Прищепа, И. М. Нейрофизиология : учебное пособие / И. М. Прищепа, И. И. Ефременко. – Минск : Вышэйшая школа, 2013. – 287 с. – ISBN 978-985-06-2306-5. – Текст : электронный // Электронно-библиотечная система IPR BOOKS : [сайт]. – URL: <http://www.iprbookshop.ru/24069.html>.
30. Раевский, В.В. Соответствует ли представление о физиологии высшей нервной деятельности современному состоянию науки о поведении? / В.В. Раевский // Российский физиологический журнал. 2000. – Т. 86, № 2. – С. 235–237.
31. Симонов, П. В. Мозг, эмоции, потребности, поведение / П. В. Симонов // Симонов П. В. Избранные труды. Т. 1. – Москва : Наука, 2004. – 435 с.
32. Судаков, К. В. Системная организация целостного поведенческого акта / К. В. Судаков // Судаков К. В. Физиология поведения. – Ленинград – 1987. – 260 с.
33. Смирнов, В. М. Нейрофизиология и высшая нервная деятельность детей и подростков : учебное пособие / В. М. Смирнов – Москва : Академия, 2000. – 400 с.

34. Смирнов, В. М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность / В. М. Смирнов, С. М. Будылина. – Москва : Академия, 2007. – 336 с.
35. Соколов, Г. Н. Физиология высшей нервной деятельности: перспективы развития / Г. Н. Соколов // Журнал высшей нервной деятельности. – 1986. – Т. 36. – Вып. 2. – С. 252–264.
36. Сысоев, И. В. Причинность по Грейнджеру: разработка, тестирование, приложение к задачам нейрофизиологии / И. В. Сысоев, М. В. Корнилов, М. В. Сысоева. – Саратов : Изд-во Саратовского ун-та, 2019. – 164 с. – ISBN 978-5-292-04576-2. – Текст : электронный // Электронно-библиотечная система IPR BOOKS : [сайт]. – URL: <http://www.iprbookshop.ru/99038.html>.
37. Шостак, В. И. Психофизиология / В. И. Шостак, С. А. Лытаев, М. С. Березанцева. – Санкт-Петербург : ЭЛБИ-СПб, 2007. – 352 с.
38. Физиология человека / Н. А. Агаджанян [и др.]. – Москва : Медицинская книга ; Нижний Новгород : НГМА, 2009. – 526 с.
39. Физиология человека / Под ред. В. М. Покровского, Г.Ф. Коротько. – Москва, 2003. – 656 с.

Учебное издание

Ласукова Татьяна Викторовна

**ОСНОВЫ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ
И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

Учебное пособие

Технический редактор: Г. В. Белозёрова. Ответственный за выпуск: Л. В. Домбраускайте
Бумага: офсетная. Печать: трафаретная. Формат: 60×84¹/₁₆. Тираж: 500 экз.
Сдано в печать: 23.12.2020. Усл. печ. л.: 14,2. Уч. изд. л.: 11,9. Заказ: 1474/у

Издательство Томского государственного педагогического университета
634061, г. Томск, ул. Киевская, 60
Отпечатано в типографии Издательства ТГПУ
г. Томск, ул. Герцена, 49. Тел.: (3822) 311–484. E-mail: tipograf@tspu.edu.ru
