



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ИНСТИТУТ СФЕРЫ ОБСЛУЖИВАНИЯ И ПРЕДПРИНИМАТЕЛЬСТВА (ФИЛИАЛ)
ФЕДЕРАЛЬНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО
УЧРЕЖДЕНИЯ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «ДОНСКОЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ» В Г. ШАХТЫ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ
(ИСОиП (филиал) ДГТУ в г. Шахты)

Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем
Конспект лекций
для направления 37.03.01 Психология
(профиль "Психология личности")

Шахты
2019

Лекция 1 . «Основные понятия физиологии высшей нервной деятельности»

1.1. Понятие о высшей и низшей нервной деятельности. Развитие представлений о высшей нервной деятельности. Методы исследования ВНД.

1.2. Безусловные рефлексы, их биологическое значение и классификация.

1.3. Условные рефлексы, их общие признаки и значение для адаптации организма к окружающей среде. Отличие условных рефлексов от безусловных рефлексов.

1.4. Механизмы образования условных рефлексов.

1.5. Классификация условных рефлексов.

1.6. Торможение условных рефлексов: внешнее торможение, его виды, механизмы и значение для адаптации организма к окружающей среде.

1.7. Торможение условных рефлексов: внутреннее торможение, его виды, механизмы и значение для адаптации организма к окружающей среде.

1.1. Понятие о высшей и низшей нервной деятельности. Развитие представлений о высшей нервной деятельности. Методы исследования ВНД.

Понятие высшей и низшей деятельности.

В физиологии принято различать высшую и низшую нервную деятельность (ВНД и ННД). Эти понятия ввел И.П. Павлов.

ННД направлена во внутреннюю среду организма. Это совокупность нейрофизиологических процессов, обеспечивающих осуществление безусловных рефлексов и инстинктов. ННД – это деятельность СМ и ствола ГМ, обеспечивающая регуляцию деятельности внутренних органов и их взаимосвязь, благодаря чему организм функционирует как единое целое.

ВНД направлена на внешнюю среду. Это совокупность нейрофизиологических процессов, обеспечивающих сознательную и подсознательную переработку информации, усвоение информации, приспособительное поведение к окружающей среде и обучение в онтогенезе всем видам деятельности, в том числе целенаправленному поведению в обществе. Это деятельность коры БП и прилегающих к ней подкорковых структур, обеспечивающих взаимосвязь организма с окружающей средой. Важным элементом ВНД является условный рефлекс, т.е. сформированная в процессе онтогенеза реакция организма на раздражитель, ранее индифферентный для этой реакции. ВНД – это аналитико-синтетическая деятельность коры и ближайших подкорковых образований, которая проявляется в способности выделять из окружающей среды ее отдельные элементы и объединять их в комбинации.

Развитие представлений о высшей нервной деятельности.

История исследования высших функций мозга тесно связана с изучением психической деятельности, начало которого относится к временам глубокой древности. Исследованием сущности психики занимались Фалес, Анаксимен, Гераклит, Демокрит, Платон, Аристотель, Эпикур, Лукреций, Гален, Гераклит, Демокрит.

Выдающийся древнегреческий врач Гиппократ (460-377 гг. до н.э.) и его последователи, тщательно изучая анатомию и физиологию, обобщая свой врачебный опыт создал первую в мире типологию типов нервной системы не потерявшую свою актуальность до настоящего времени.

Ч. Дарвин разделил действия организма на врожденные (инстинкты) и приобретенные (индивидуальный опыт, наслаивающийся в онтогенезе на инстинктивные формы поведения).

Важную роль в развитии представлений о ВНД сыграл Сеченов. Он впервые высказал мысль о том, что сознание представляет собой лишь субъективное отражение объективной действительности. Он считал, что в основе познания человеком окружающей среды лежит деятельность органов чувств.

И.П. Павлову наука обязана всесторонними исследованиями физиологии головного мозга и созданием материалистического учения о высшей нервной деятельности. Для современных представлений о работе мозга решающим явилось открытие И.П. Павловым принципа условнорефлекторной связи — т.е. условного рефлекса. УР — основной и наиболее характерный вид деятельности головного мозга, УР — это основа, на которой строится высшая нервная деятельность, почти все поведение высокоразвитого организма.

Методы исследования высшей нервной деятельности

Нейрофизиологический механизм психической деятельности является сложным объектом исследования, и согласно принципу адекватности его неправомерно изучать элементарными методами. Поэтому, все ниже перечисленные методы не используются поодиночке. Как правило, для исследования применяется группа методов.

Электроэнцефалография. Электроэнцефалография относится к наиболее распространенным электрофизиологическим методам исследования ЦНС. Суть ее заключается в регистрации ритмических изменений потенциалов определенных областей коры БП между двумя активными электродами (биполярный способ) или активным электродом в определенной зоне коры и пассивным, наложенным на удаленную от мозга область. Электроэнцефалограмма — это кривая регистрации суммарного потенциала постоянно меняющейся биоэлектрической активности значительной группы нервных клеток. При анализе ЭЭГ учитывают частоту, амплитуду, форму отдельных волн и повторяемость определенных групп волн. Амплитуда измеряется как расстояние от базовой линии до пика волны. На практике, ввиду трудности определения базовой линии, используют измерение амплитуды от пика до пика. Под частотой понимается число полных циклов, совершаемых волной за 1 секунду. Этот показатель измеряется в герцах. Величина обратная частоте, называется периодом волны. На ЭЭГ регистрируется 4 основных физиологических ритма: α -, β -, θ - и δ - ритмы.

α - ритм имеет частоту 8-12 Гц, амплитуду от 50 до 70 мкВ. Он преобладает у 85-95% здоровых людей старше девятилетнего возраста (кроме слепорожденных) в состоянии спокойного бодрствования с закрытыми глазами и наблюдается преимущественно в затылочных и теменных областях. Если он доминирует, то ЭЭГ рассматривается как синхронизированная. Реакцией синхронизации называется увеличение амплитуды и снижение частоты ЭЭГ.

β - ритм имеет частоту от 14 до 30 Гц и низкую амплитуду — от 25 до 30 мкВ. Он сменяет α - ритм при сенсорной стимуляции и при эмоциональном возбуждении. β - ритм наиболее выражен в прецентральных и фронтальных областях и отражает высокий уровень функциональной активности головного мозга. Смена α - ритма (медленной активности) β - ритмом (быстрой низкоамплитудной активностью) называется десинхронизацией ЭЭГ и объясняется

активирующим влиянием на кору больших полушарий ретикулярной формации ствола и лимбической системы.

θ – ритм имеет частоту от 3,5 до 7,5 Гц, амплитуду до от 5 до 200 мкВ. У бодрствующего человека θ – ритм регистрируется обычно в передних областях мозга при длительном эмоциональном напряжении и почти всегда регистрируется в процессе развития фаз медленноволнового сна. Отчетливо регистрируется у детей, пребывающих в состоянии неудовольствия.

δ – ритм имеет частоту 0,5-3,5 Гц, амплитуду от 20 до 300 мкВ. Эпизодически регистрируется во всех областях головного мозга. Появление этого ритма у бодрствующего человека свидетельствует о снижении функциональной активности мозга. Стабильно фиксируется во время глубокого медленноволнового сна.

γ – волны имеют частоту более 30 Гц и амплитуду около 2 мкВ. Локализуются в прецентральных, фронтальных, височных, теменных областях мозга при предъявлении испытуемому того или иного раздражителя.

Метод регистрации импульсной активности нервных клеток. Импульсная активность отдельных нейронов или группы нейронов может оцениваться лишь у животных и в отдельных случаях у людей во время оперативного вмешательства на мозге. Для регистрации нейронной импульсной активности головного мозга человека используются микроэлектроды которые вводятся в мозг к нужному месту. Полученные данные обрабатываются автоматически по специальным программам.

Метод вызванных потенциалов. Специфическая активность, связанная со стимулом, называется вызванным потенциалом. У человека – это регистрация колебания электрической активности, возникающего на ЭЭГ при однократном раздражении периферических рецепторов (зрительных, слуховых, тактильных). Вызванный потенциал состоит из последовательности отрицательных и положительных отклонений от основной линии и длится около 300 мс после окончания действия стимула. У вызванного потенциала определяют амплитуду и латентный период.

Томографические методы. Томография – основана на получении отображения срезов мозга с помощью специальных техник.

► Компьютерная томография – это современный метод, позволяющий визуализировать особенности строения мозга человека с помощью компьютера и рентгеновской установки. При компьютерной томографии через мозг с различных точек пропускается тонкий пучок рентгеновских лучей. В результате получают высококонтрастное изображение среза мозга в данной плоскости.

► Позитронно-эмиссионная томография – метод, который позволяет оценить метаболическую активность в различных участках мозга. Испытуемый глотает радиоактивное соединение, позволяющее проследить изменения кровотока в том или ином отделе мозга, что косвенно указывает на уровень метаболической активности в нем.

Эхоэнцефалография. Метод основан на свойстве ультразвука, по-разному отражаться от структур мозга, цереброспинальной жидкости, костей черепа, патологических образований. Кроме определения размеров локализации тех или иных образований мозга этот метод позволяет оценить скорость и направление кровотока.

Кожно-гальваническая реакция. Электрическая активность кожи – кожно-гальваническая реакция (КГР) –представляет собой измерение кожного

сопротивления, которое зависит от активности потовых желез и свойства самой кожи. КГР используется для оценки эмоционального состояния испытуемых.

Электроокулография. Это метод регистрации электрической активности, возникающей при движении глаз. Роговица глаза имеет положительный заряд относительно сетчатки. При изменении положения глаза происходит переориентация этого потенциала, которая фиксируется прибором.

Методы молекулярной биологии направлены на изучение роли молекул ДНК, РНК и других биологически активных веществ в образовании условного рефлекса.

Стереотаксический метод заключается в том, что животному вводят в подкорковые структуры электрод, с помощью которого можно раздражать, разрушать, или вводить химические вещества. Тем самым животное готовят для хронического эксперимента. После выздоровления животного применяют метод условных рефлексов.

Психологические тесты.

1.2. Безусловные рефлексы, их биологическое значение и классификация.

Безусловный рефлекс (БР)- это врожденная и относительно постоянная видоспецифическая, стереотипная, генетически закрепленная реакция организма, рефлекторно возникающая в ответ на специфическое воздействие раздражителя, на воздействие биологически значащего (боль, пища) стимула адекватного для данного вида деятельности.

БР связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути. Они составляют основу механизма уравнивания влияний внешней среды на организм.

БР возникают на непосредственные сенсорные признаки адекватного для них раздражителя и, таким образом могут быть вызваны сравнительно ограниченным числом раздражителей внешней среды.

Безусловный рефлекс – это врожденная ответная реакция организма на раздражение при обязательном участии центральной нервной системы (ЦНС). При этом кора мозга непосредственного участия не принимает, но осуществляет свой высший контроль над этими рефлексами, что позволило И.П. Павлову утверждать о наличии «коркового представительства» каждого безусловного рефлекса.

Безусловные рефлексы являются физиологической основой:

1. Видовой памяти человека, т.е. врожденной, передающейся по наследству, постоянной, общей для всего человеческого вида;
2. Низшей нервной деятельности (ННД). ННД с точки зрения безусловных рефлексов – это безусловнорефлекторная деятельность, обеспечивающая организм объединением его частей в единое функциональное целое. Другое определение ННД. ННД – это совокупность нейрофизиологических процессов, обеспечивающих осуществление безусловных рефлексов и инстинктов.

Ориентировочные безусловные рефлексы, протекающие при непосредственном участии коры головного мозга, являются физиологическими механизмами познавательной деятельности человека и непроизвольного внимания. Кроме того, угасание ориентировочных рефлексов составляет физиологическую основу привыкания и скуки. Привыкание – это угасание ориентировочного рефлекса: если раздражитель многократно повторяется и не имеет особого значения для организма, организм прекращает на него реагировать, развивается привыкание.

Так, человек, живущий на шумной улице, постепенно привыкает к шуму и уже не обращает на него внимания.

Инстинкты – это форма врожденного поведения. Физиологический механизм их – цепь врожденных безусловных рефлексов, в которую под влиянием условий индивидуальной жизни могут «вплетаться» звенья приобретенных условных рефлексов.

Как отмечает П.В. Симонов, определение безусловного рефлекса как наследственного, неизменного, реализация которого машинообразна обычно преувеличено. Его реализация зависит от наличного функционального состояния животного, соотносится с доминирующей в данный момент потребностью. Он может угасать или усиливаться. Под влиянием раннего индивидуального опыта врожденные рефлексы претерпевают значительные изменения.

Знаменитые опыты Х. Харлоу и Р. Хайнда демонстрируют, как значительны изменения врожденных рефлексов обезьян под влиянием раннего индивидуального опыта. Если шестимесячный детеныш оставался несколько дней в группе обезьян без матери, хотя и был окружен повышенным вниманием других самок, в его поведении обнаруживались глубокие изменения (он чаще издавал крики тревоги, меньше двигался, проводил время в характерной сгорбленной позе, испытывал страх). Когда возвращалась мать, он проводил гораздо больше времени, держась за нее, чем до разлуки. Прежнее ориентировочно-исследовательское поведение (самостоятельное исследование окружения) восстанавливалось в течение нескольких недель. Последствия таких разлук оказались всесторонними и устойчивыми. Эти особи отличались в течение нескольких лет большой пугливостью в незнакомой обстановке (доминанта страха).

Безусловные рефлексы и их классификация.

Единой общепринятой классификации безусловных рефлексов нет. Попыток описания и классификации безусловных рефлексов было сделано много, и при этом пользовались различными критериями: 1) по характеру вызывающих их раздражителей; 2) по их биологической роли; 3) по порядку их следования в данном конкретном поведенческом акте.

Классификация Павлова:

простые

сложные

сложнейшие (это инстинкты – врожденная форма приспособительного поведения)
индивидуальные (пищевой активности, пассивно-оборонительный, агрессивный, рефлекс свободы, исследовательский, рефлекс игры). Эти рефлексы обеспечивают индивидуальное самосохранение особи.

видовые (половой инстинкт и родительский инстинкт). Эти рефлексы обеспечивают сохранение вида.

В соответствии с характером действующего раздражителя. Павлов различал такие виды безусловных рефлексов, как:

пищевые (глотание, сосание и т.п.);

половые («турнирные бои», эрекция, эякуляция и т.п.);

защитные (кашель, чихание, мигание и т.п.);

ориентировочные (настораживание, прислушивание, поворот головы к источнику звука и т.п.) и др.

Осуществление всех этих рефлексов обусловлено наличием соответствующих потребностей, которые возникают в результате временного нарушения внутреннего постоянства (гомеостаза) организма или в результате сложных взаимодействий с внешним миром.

Так, например, повышение количества гормонов в крови (изменение внутреннего постоянства организма) - приводит к проявлению половых рефлексов, а неожиданный шорох (воздействие внешнего мира) - к настораживанию и проявлению ориентировочного рефлекса.

Поэтому можно полагать, что возникновение внутренней потребности фактически является условием реализации безусловного рефлекса и в определенном смысле его началом.

Классификация Симонова:

Симонов считал, что биологическое значение безусловных рефлексов не сводится исключительно к индивидуальному и видовому самосохранению. Рассматривая прогресс исторического самодвижения живой природы П.В. Симонов развивает идею, что прогрессивное развитие безусловных рефлексов составляет филогенетическую основу совершенствования потребностей (потребностно-мотивационной сферы) животных и человека.

Потребности отражают избирательную зависимость организмов от факторов внешней 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 эволюционной точки зрения каждое существо занимает определенное пространственно-временное место в геосфере, биосфере и социосфере, а для человека и в ноосфере (интеллектуальное освоение мира), хотя филогенетические предпосылки последнего обнаруживаются лишь у высших животных. По мнению П. В. Симонова, освоению каждой сферы среды соответствуют три разных класса рефлексов:

1. Витальные безусловные рефлексы обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма. Сюда относятся пищевой, питьевой, регуляции сна, оборонительный и ориентировочный рефлекс (рефлекс «биологической осторожности»), рефлекс экономии сил и многие другие. Критериями рефлексов витальной группы являются следующие: 1) неудовлетворение соответствующей потребности ведет к физической гибели особи и 2) реализация безусловного рефлекса не требует участия другой особи того же вида.
2. 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 неизменно выступает
3. 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) и игровой, или, как их называет П.В. Симонов, рефлексы превентивной «вооруженности».

Особенностью группы безусловных рефлексов саморазвития является их самостоятельность; она не выводима из других потребностей организма и не сводится к другим мотивациям. Так, реакция преодоления преграды (или рефлекс свободы, по терминологии И.П. Павлова) осуществляется независимо от того, какая потребность первично инициировала поведение и какова цель, на пути к которой возникла преграда. Именно характер преграды (стимульно-преградная ситуация), а не первичный мотив определяет состав действий в поведении, которое способно привести к цели.

Удовлетворение самых различных потребностей оказалось бы невозможным, если бы в процессе эволюции не возникла специфическая реакция преодоления, рефлекс свободы. То, что животное сопротивляется принуждению, попыткам ограничить его двигательную активность.

Введя понятие рефлексов саморазвития, П.В. Симонову удалось выявить филогенетические связи сложнейших безусловных рефлексов (инстинктов) животных с потребностями человека (см. рис. 6). Потребности человека разделены на три основные независимые друг от друга группы: витальные, социальные и идеальные потребности познания и творчества. Основные результаты анализа взаимодействия потребностей человека и их влияние на сферу сознания представлены в сводной таблице. Таким образом, сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты) выступают как фундаментальное явление высшей нервной деятельности, как активная движущая сила поведения человека и животных.

1.3. Условные рефлексы, их общие признаки и значение для адаптации организма к окружающей среде. Отличие условных рефлексов от безусловных рефлексов.

Рефлекс – это ответная реакция организма на действия раздражителя, которое осуществляется при участии нервной системы и контролируется ею. Согласно представлениям Павлова, основным принципом работы нервной системы является рефлекторный принцип, а материальной основой рефлекса является рефлекторная дуга. Рефлексы бывают условные и безусловные.

Рефлексы бывают условные и безусловные. Безусловный рефлекс – это рефлексы, которые наследуются, передаются из поколения в поколение. У человека к моменту рождения практически рефлекторной дуги безусловных рефлексов полностью сформированы, за исключением половых рефлексов. Безусловные рефлексы видоспецифичны, то есть они свойственны особям данного вида.

Условные рефлексы (УР) это индивидуально приобретенная реакция организма на ранее индифферентный раздражитель, воспроизводящая безусловный рефлекс. УР формируются в течение жизни, связаны с накоплением жизненного опыта. Они индивидуальны для каждого человека или животного. Способны угасать, если не подкрепляются. Угашенные условные рефлексы не исчезают полностью, то есть, способны к восстановлению.

Физиологическую основу условного рефлекса составляет формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие под влиянием изменений внешней и внутренней среды. Это временные связи, которые тормозятся при отмене подкрепления, изменении ситуации.

Общие свойства условных рефлексов. Несмотря на определенные различия, условные рефлексы характеризуются следующими общими свойствами (признаками):

Все условные рефлексы представляют собой одну из форм приспособительных реакций организма к меняющимся условиям среды. УР приобретаются и отменяются в ходе индивидуальной жизни каждой конкретной особи.

Все УР образуются при участии ЦНС.

УР образуются на базе безусловных рефлексов; без подкрепления условные рефлексы со временем ослабевают и подавляются.

Все виды условно-рефлекторной деятельности носят сигнальный предупредительный характер. Т.е. предшествуют, предупреждают последующее возникновение БР. Подготавливают организм к какой-либо биологически целенаправленной деятельности. УР – это реакция на будущее событие. УР формируются благодаря пластичности НС.

Биологическая роль УР заключается в расширении диапазона приспособительных возможностей организма. УР дополняет БР и позволяет тонко и гибко приспосабливаться к самым разнообразным условиям окружающей среды.

Отличия условных рефлексов от безусловных

Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
Врожденные, отражают видовые особенности организма	Приобретаются в течение жизни, отражают индивидуальные особенности организма
Относительно постоянны в течении жизни особи	Образуются, изменяются и отменяются, когда они становятся неадекватными условиям жизни
Реализуются по анатомическим путям, определенным генетически	Реализуются по функционально-организующимся временным (замыкательным) связям
Свойственны всем уровням ЦНС и осуществляются преимущественно ее низшими отделами (спинной мозг, стволовой отдел, подкорковые ядра)	Для своего образования и реализации требуют целостности коры большого мозга, особенно у высших млекопитающих
Каждый рефлекс имеет свое специфическое рецептивное поле и специфические раздражители	Рефлексы могут образовываться с любого рецептивного поля на самые разнообразные раздражители
Реагируют на действие наличного раздражителя, которого уже нельзя избежать	Приспосабливают организм к действию стимула, которое еще предстоит испытать, то есть имеют предупредительное, сигнальное значение.

1. Безусловные реакции — это врожденные, наследственно передающиеся реакции, они формируются на основе наследственных факторов и большинство из них начинают функционировать сразу же после рождения. Условные рефлексы — приобретенные реакции в процессе индивидуальной жизни.

2. Безусловные рефлексы являются видовыми, т. е. эти рефлексы свойственны всем представителям данного вида. Условные рефлексы — индивидуальные, у одних животных могут вырабатываться одни условные рефлексы, у других — другие.

3. Безусловные рефлексы постоянны, они сохраняются в течение всей жизни организма. Условные рефлексы непостоянны, они могут возникнуть, закрепиться и исчезнуть.
4. Безусловные рефлексы осуществляются за счет низших отделов ЦНС (подкорковые ядра, ствол мозга, спинной мозг). Условные рефлексы являются преимущественно функцией высших отделов ЦНС — коры больших полушарий головного мозга.
5. Безусловные рефлексы всегда осуществляются в ответ на адекватные раздражения, действующие на определенное рецептивное поле, т. е. они структурно закреплены. Условные рефлексы могут образовываться на любые раздражители, с любого рецептивного поля.
6. Безусловные рефлексы — это реакции на непосредственные раздражения (пища, находясь в полости рта, вызывает слюноотделение). Условный рефлекс — реакция на свойства (признаки) раздражителя (запах пищи, вид пищи вызывают слюноотделение). Условные реакции всегда носят сигнальный характер. Они сигнализируют о предстоящем действии раздражителя и организм встречает воздействие безусловного раздражителя, когда уже включены все ответные реакции, обеспечивающие уравнивание организма факторами, вызывающими данный безусловный рефлекс. Так, например, пища, попадая в ротовую полость, встречает там слюну, выделившуюся условно-рефлекторно (на вид пищи, на ее запах); мышечная работа начинается, когда выработанные на нее условные рефлексы уже вызвали перераспределение крови, усиление дыхания и кровообращения и т. д. В этом проявляется высший приспособительный характер условных рефлексов.
7. Условные рефлексы вырабатываются на базе безусловных.
8. Условный рефлекс — это сложная многокомпонентная реакция.
9. Условные рефлексы могут быть выработаны в условиях жизни и в лабораторных условиях.

Условный рефлекс — это многокомпонентная приспособительная реакция, имеющая сигнальный характер, осуществляемая высшими отделами ЦНС путем образования временных связей между сигнальным раздражителем и сигнализируемой реакцией.

Условия образования условных рефлексов. Современные представления о путях замыкания временных связей.

Условно-рефлекторную деятельность Павлов изучал на собаках. Животное помещалось в специальные ляжки, подвешивали фистулу на слюнную железу. Экспериментатор сидел отдельно. Условие — абсолютная тишина. Эксперимент проводился на интактных животных, то есть не должны были подвергаться действию никаких посторонних раздражителей. Безусловный раздражитель выступал в роли подкрепления условного рефлекса. Два раздражителя: Безусловный раздражитель — пища.

Условный раздражитель (сначала индифферентный раздражитель, затем становился условным раздражителем) — свет, звук, болевой раздражитель, тактильный раздражитель и т.д.

Основным механизмом формирования условного рефлекса является установление временной связи между условным и безусловным раздражителем. Это связь между центрами головного мозга, отвечающими за безусловный стимул и центрами, связанными с условным стимулом. Условно-рефлекторная связь — это

установление импульсной активности нейронов, которая формируется между этими центрами.

Условный рефлекс – это приобретенная ответная реакция организма на раздражение при непосредственном участии высшего отдела ЦНС, т.е. коры головного мозга.

Условные рефлексы образуются при возникновении в коре полушарий головного мозга двух очагов возбуждения: один – в ответ на действие условного, а другой – на действие безусловного раздражителя. При сочетании действия этих раздражителей между возникшими очагами возбуждения устанавливается временная связь, которая от опыта к опыту становится все более прочной. Такую связь в коре полушарий мозга И.П. Павлов называл замыканием и им объяснил механизм образования условного рефлекса.

Для образования условного рефлекса необходимы следующие условия:

Нормальное (деятельное) функциональное состояние нервной системы и прежде всего ее ведущего отдела – головного мозга; т.е. необходимо деятельностное состояние коры ГМ.

Наличие условного раздражителя и безусловного подкрепления.

Условный раздражитель должен всегда несколько предшествовать безусловному подкреплению (практически одновременно), т.е. служить для человека или животного биологически значимым сигналом;

Подача безусловного раздражителя должна осуществляться в конце действия условного раздражителя, то есть мы даем свет, и в последние секунды подачи светового сигнала подается еда. Если свет давать на фоне еды, животное не будет реагировать на свет.

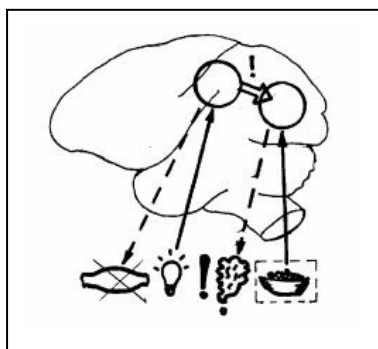
Условный раздражитель (тот, который раньше был индифферентным) должен быть физиологически более слабым, если он будет слишком сильным, то вызовет торможение, кроме того он не должен привлекать внимание. При действии условного и безусловного раздражителей возбуждение от безусловного раздражителя должно быть более сильным, чем от условного.

Многократное повторение комбинации условного и безусловного раздражителей.

Не должно быть действие посторонних раздражителей. Все посторонние раздражители отвлекают животное (человека) от выполнения того или иного рефлекса.

Условные рефлексы способны угасать со временем, если действие условного раздражителя не подкрепляется безусловным. Существует возможность спонтанного воспроизведения угашенных условных рефлексов (то есть сами собой могут восстанавливаться).

Условный рефлекс должен всегда подкрепляться действием безусловного раздражителя (подкрепление). Если этого не происходит, то временная связь нарушается, а условный рефлекс – угасает.



Индифферентный раздражитель – свет вызывает возбуждение в зрительном центре коры. Однако слюноотделительный центр является доминантным (т.к. собака голодная) и он притягивает возбуждение из зрительного центра. Между ними устанавливается связь. После многократного сочетания происходит

возбуждение слюноотделительного центра в ответ на свет. Если безусловный раздражитель будет предшествовать индифферентному УР не образуется. Если индифферентный раздражитель будет слишком сильным он вызовет торможение во всех центрах и УР не сформируется.

Физиологической основой для возникновения условных рефлексов служит образование временных связей в наиболее реактивных образованиях ЦНС — в высших ее отделах. Временная связь — это совокупность нейрофизиологических, биохимических и ультраструктурных изменений в мозге, возникающих в процессе совместного действия условного и безусловного раздражителей. Первоначально Павлов высказал предположение, что при выработке условного рефлекса происходит формирование временной нервной связи между двумя группами клеток коры — корковыми представительствами условного и подкорковым безусловного рефлексов. Затем была высказана идея о том, что условное замыкание происходит в коре больших полушарий между корковым концом анализатора сигналов и корковым звеном сложного безусловного центра. Гипотеза о корковом механизме замыкания временной связи получила дальнейшее развитие в анализе механизмов конвергенции возбуждений на отдельных нейронах коры большого мозга (П.К. Анохин).

Современные представления о путях замыкания временных связей:

1. Первый путь образования временной связи между корковыми представительствами условного и безусловного рефлексов является внутрикорткальным по типу кора-кора (центр условного — центр безусловного рефлексов).
2. При разрушении коркового представительства условного рефлекса выработанный условный рефлекс сохраняется. По-видимому, образование временной связи идет между подкорковыми центрами условного рефлекса и корковым центром безусловного рефлекса (по типу подкорка-кора).
3. При разрушении коркового представительства безусловного рефлекса условный рефлекс также сохраняется. Следовательно, выработка временной связи может идти между корковым центром условного рефлекса и подкорковым центром безусловного рефлекса (по типу кора-подкорка).
4. Разобщение корковых центров условного и безусловного рефлексов путем пересечения коры мозга не препятствует образованию условного рефлекса. Это свидетельствует о том, что временная связь может образоваться между корковым центром условного рефлекса подкорковым центром безусловного рефлекса и корковым центром безусловного рефлекса (по типу кора-подкорка-кора).
5. Дальнейшие исследования показали, что условные рефлексы сохраняются при удалении коры у животных, т. е. временная связь сохраняется на уровне подкорковых центров условного и безусловного рефлексов (по типу подкорка-подкорка).

1.4. Механизмы образования условных рефлексов.

Условные рефлексы образуются при возникновении в коре полушарий головного мозга двух очагов возбуждения: один — в ответ на действие условного, а другой — на действие безусловного раздражителя. При сочетании действия этих раздражителей между возникшими очагами возбуждения устанавливается временная связь, которая от опыта к опыту становится все более прочной. Таковую

связь в коре полушарий мозга И.П. Павлов называл замыканием и им объяснил механизм образования условного рефлекса.

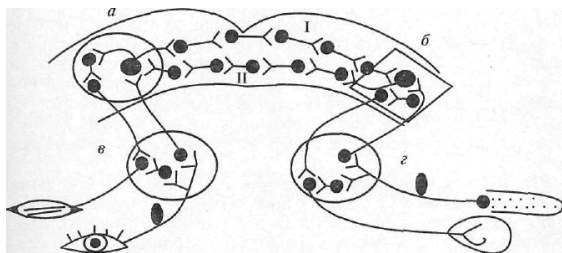


Рис. 1. Схема дуги условного рефлекса с двусторонней связью (по Э.А.Асратяну):
а — кортикальный центр мигательного рефлекса;
б — кортикальный центр пищевого рефлекса;
в, г — подкорковые центры мигательного и пищевого рефлексов соответственно;
I — прямая временная связь;
II — обратная временная связь

Образование временной связи происходит по принципу доминанты. Очаг возбуждения от безусловного раздражителя всегда сильнее, чем от условного, т. к. безусловный раздражитель всегда биологически более значим для животного. Этот очаг возбуждения является доминантным. Более сильный очаг возбуждения от безусловного раздражения притягивает к себе возбуждение от очага условного раздражения. Степень его возбуждения будет возрастать.

Доминантный очаг обладает свойством длительного, устойчивого существования. Следовательно, условное и безусловное возбуждения длительное время будут взаимодействовать между собой.

Если возбуждение прошло по каким-либо нервным центрам, то в следующий раз оно по этим путям пройдет значительно легче. В основе этого лежит во-первых, явление суммации возбуждений, а во-вторых, явление “проторения пути”, сопровождающееся:

длительным повышением возбудимости синаптических образований;
изменением белковых цепей, накоплением РНК, изменением количества медиатора в синапсах, активацией образования новых синапсов.

Следовательно, создаются структурные предпосылки к движению возбуждения по определенным путям. Теперь возбуждение из зоны коркового представительства условного рефлекса направится по проторенному пути и вызовет проявление условно-рефлекторной реакции.

Существует и другое представление о механизме формирования временной связи. В основе этого представления лежит способность нейронов отвечать на раздражения разных модальностей, т. е. явление полисенсорной конвергенции. Существование нейронов, на которых конвергируют возбуждения от разных анализаторов, позволяет думать, что процесс установления временных связей происходит не за счет объединения различных участков коры, а за счет интеграции возбуждений на уровне одного нейрона — нейроны коры могут интегрировать условное и безусловное возбуждения. Условное и безусловное возбуждения, доходя до нейронов, фиксируется в них в виде прочных химических соединений, образование которых и представляет собой механизм замыкания условно-рефлекторной связи. Такая теория механизма замыкания временной связи получила, название конвергентной теории.

Стадии и механизм условного рефлекса. Процесс формирования классического условного рефлекса проходит три основные стадии:

Стадия прегенерализации - кратковременная фаза, которая характеризуется выраженной концентрацией возбуждения в проекционных зонах коры условного и безусловного раздражителей и отсутствием условных поведенческих реакций.

Стадия генерализации, в основе которой лежит процесс «диффузного» распространения (иррадиации) возбуждения. Это феномен, который возникает на начальных этапах выработки условного рефлекса. Требуемая реакция в этом случае вызывается не только подкрепляемым стимулом, но и другими, более или менее близкими к нему. Во время стадии генерализации условные реакции возникают на сигнальные и другие раздражители (явление афферентной генерализации), а также в интервалах между предъявлениями условного стимула.

Начальная стадия образования условного рефлекса состоит в формировании временной связи не только на данный конкретный условный раздражитель, но и на все родственные ему по характеру стимулы. Нейрофизиологический механизм заключается в иррадиации возбуждения из центра проекции условного раздражителя на нервные клетки окружающих проекционных зон, близких в функциональном отношении клеткам центрального представительства условного раздражителя, на который образуется условный рефлекс. Чем дальше от начального исходного очага, вызванного основным стимулом, подкрепляемым безусловным стимулом, находится зона, охваченная иррадиацией возбуждения, тем меньше вероятность активации этой зоны. Следовательно, на начальной стадии генерализации условного возбуждения, характеризуемой обобщенной генерализованной реакцией, условно-рефлекторный ответ наблюдается на сходные, близкие по смыслу стимулы как результат распространения возбуждения из проекционной зоны основного условного стимула.

Стадия специализации. По мере подкрепления условного стимула межсигнальные реакции угасают и условный ответ возникает только на сигнальный раздражитель. Объем распространения биопотенциалов уменьшается. По мере укрепления условного рефлекса процессы иррадиации возбуждения сменяются процессами концентрации, ограничивающими очаг возбуждения только зоной представительства основного стимула. В результате наступает уточнение, специализация условного рефлекса. На конечной стадии упроченного условного рефлекса происходит концентрация условного возбуждения: условно-рефлекторная реакция наблюдается лишь на заданный стимул, на побочные близкие по смыслу раздражители — прекращается. На стадии концентрации условного возбуждения происходит локализация возбудительного процесса только в зоне центрального представительства условного стимула (реализуется реакция лишь на основной стимул), сопровождаемая торможением реакции на побочные стимулы. Внешним проявлением этой стадии является дифференцирование параметров действующего условного стимула — специализация условного рефлекса.

Скорость образования УР зависит от индивидуальных особенностей животного, от частоты раздражения, от функционального состояния самой коры и ее участков, от соотношения силы безусловных и условных раздражителей, от окружающей обстановки и происходящих в ней изменений.

Первоначально И.П.Павлов предполагал, что условный рефлекс образуется на уровне "кора - подкорковые образования". В более поздних работах он объяснял образование условно-рефлекторной связи образованием временной связи между корковым центром безусловного рефлекса и корковым центром анализатора. В качестве главных клеточных элементов механизма образования условного рефлекса в этом случае выступают вставочные и ассоциативные нейроны коры больших полушарий, а в основе замыкания временной связи лежит процесс доминантного

взаимодействия между возбужденными центрами. Данные современной нейрофизиологии указывают на возможность разных уровней замыкания: "кора-кора", "кора-подкорковые образования", "подкорковые образования-подкорковые образования". Э.А.Асратян, изучая безусловный рефлекс, высказал гипотезу о структуре условного рефлекса как процесса синтеза безусловных рефлексов.

1.5. Классификация условных рефлексов.

Условные рефлексы подразделяют по нескольким критериям

По характеру образования условные рефлексы делятся на:

Натуральные условные рефлексы образуются на основе естественных безусловных раздражителей (вид, запах пищи и т.д.); они не требуют для своего образования большого количества сочетаний, прочны, сохраняются в течение всей жизни и этим приближаются к безусловным рефлексам. Натуральные условные рефлексы образуются с первого мгновения после рождения.

Искусственные условные рефлексы вырабатываются на раздражители, не имеющие биологического значения, а также не имеющие прямого отношения к данному безусловному рефлексу, не обладающими в естественных условиях свойствами раздражителя, вызывающего данный безусловный рефлекс (например, можно выработать пищевой рефлекс на мигающий свет). Искусственные условные рефлексы вырабатываются медленнее, чем натуральные, и быстро угасают при неподкреплении.

По типу безусловного подкрепления, т. по их биологической значимости, условные рефлексы подразделяются на:

Пищевые

Оборонительные

Половые

По характеру вызываемой деятельности условные рефлексы подразделяются на:

положительные, вызывающие определённую условнорефлекторную реакцию;

отрицательные или тормозные, условнорефлекторным эффектом которых является активное прекращение условнорефлекторной деятельности.

По способам выработки и типу подкрепления выделяют:

Рефлексы первого порядка – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется безусловный рефлекс;

Рефлексы второго порядка – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется ранее выработанный прочный условный рефлекс. Соответственно, на основе этих рефлексов можно выработать условный рефлекс третьего порядка, четвёртого порядка и т.д.

Рефлексы высшего порядка – это рефлексы, в которых в качестве подкрепления используется ранее выработанный прочный условный рефлекс второго (третьего, четвёртого и т.д.) порядка. Именно такого типа условные рефлексы формируются у детей и составляют основу развития у них мыслительной деятельности. Образование рефлексов высших порядков зависит от совершенства организации нервной системы. У собак можно выработать условные рефлексы четвёртого порядка, а у обезьяны ещё более высоких порядков, у взрослых людей – до 20 порядков. Кроме того, условные рефлексы высших порядков образуются тем легче, чем более возбудима нервная система, а также чем сильнее безусловный рефлекс, на основе которого выработан рефлекс первого порядка. Условные рефлексы высших порядков нестойки, легко угасают.

По характеру и сложности условного раздражителя выделяют:

Простые условные рефлексы вырабатываются при изолированном действии одиночных раздражителей – света, звука и т.д.

Комплексные условные рефлексы – при действии комплекса раздражителей, состоящих из нескольких компонентов, действующих либо одновременно, либо последовательно, непосредственно один за другим или с небольшими интервалами.

Цепные условные рефлексы вырабатываются на цепь раздражителей, каждый компонент которой действует изолированно после предыдущего, не совпадая с ним, и вызывает собственную условно-рефлекторную реакцию.

По соотношению времени действия условного и безусловного раздражителей условные рефлексы делят на две группы:

Наличные условные рефлексы, когда условный сигнал и подкрепление совпадают во времени. При совпадающем условном рефлексе подкрепление сразу присоединяется к сигнальному раздражителю (не позднее 1-3 с), при отставленном условном рефлексе – в период до 30 с, а в случае запаздывающего рефлекса изолированное действие условного стимула продолжается 1-3 мин.

Следовые условные рефлексы, когда подкрепление предъявляют лишь после окончания условного раздражителя. Наличные рефлексы в свою очередь по величине интервала между действием раздражителей делят на совпадающие, отставленные и запаздывающие. Следовые условные рефлексы образуются тогда, когда подкрепление следует уже после окончания действия условного раздражителя и, следовательно, сочетаются лишь со следовыми процессами возбуждения, возникшего при действии условного раздражителя. Условные рефлексы на время – особая разновидность следовых условных рефлексов. Они образуются при регулярном повторении безусловного раздражителя и могут быть выработаны на различные временные интервалы – от нескольких секунд до нескольких часов и даже суток. Видимо ориентиром в отсчёте времени могут служить различные периодические процессы, происходящие в организме. Явление отсчёта времени организмом часто называют «биологическими часами».

По характеру рецепции выделяют:

Экстероцептивные условные рефлексы вырабатываются на раздражители внешней среды, адресующиеся к экстерорецепторам (зрительные, слуховые). Эти рефлексы играют роль во взаимоотношениях организма с окружающей средой, поэтому образуются относительно быстро.

Интероцептивные образуются при сочетании раздражения внутренних органов с каким-либо безусловным рефлексом. Они вырабатываются значительно медленнее и отличаются большой инертностью.

Проприоцептивные рефлексы возникают при сочетании раздражений проприорецепторов с безусловным рефлексом (например, сгибание лапы собаки, подкрепляемое пищей).

По характеру эфферентного ответа условные рефлексы делятся на два вида:

Соматодвигательные. Условнорефлекторная двигательная реакция может проявляться в форме таких движений, как мигание, жевание и др.

Вегетативные. Условные реакции вегетативных условных рефлексов проявляются в изменениях деятельности различных внутренних органов – частоты сердцебиения, дыхания, изменении просвета сосудов, уровня обмена веществ и др. Например, алкоголикам в клинике незаметно вводят вещество, вызывающее рвоту, а когда оно

начинает действовать дают понюхать водки. У них начинается рвота, и они думают что это от водки. После многочисленных повторов у них наступает рвота уже от одного вида водки без этого вещества.

К особой группе относят подражательные условные рефлексy, характерной особенностью которых является то, что они вырабатываются у животного или человека без его активного участия в процессе выработки, образуются при наблюдении за выработкой этих рефлексy у другого животного или человека. На основе подражательного рефлексy у детей образуются речедвигательные акты и многие социальные навыки.

Л.В. Крушинский выделил группу условных рефлексy, которые назвал экстраполяционными. Их особенность заключается в том, что двигательные реакции возникают не только на конкретный условный раздражитель, но и на направление его передвижения. Предвидение направления движения происходит с первого предъявления раздражителя без предварительного обучения. В настоящее время экстраполяционный рефлекс используют для изучения сложных форм поведения не только животных, но и человека. Этот методический приём нашёл широкое применение для изучения мозговой деятельности в онтогенезе человека. Использование его на близнецах даёт возможность говорить о роли генетических факторов в осуществлении поведенческих реакций.

Особое место в системе условных рефлексy занимают временные связи, замыкающиеся между индифферентными раздражителями (при сочетании, например, света и звука), называемые ассоциациями. Безусловным подкреплением в этом случае служит ориентировочная реакция. Образование этих временных связей проходит в три стадии: стадия возникновения ориентировочной реакции на оба раздражителя, стадия выработки условного ориентировочного рефлексy и стадия угасания ориентировочной реакции на оба раздражителя. После угасания связь между этими раздражителями сохраняется. Особое значение этот вид реакций имеет для человека, так как у человека множество связей образуется именно с помощью ассоциаций.

1.6. Торможение условных рефлексy: внешнее торможение, его виды, механизмы и значение для адаптации организма к окружающей среде.

Павлов выделил два вида торможения условных рефлексy внешнее и внутреннее.

Внешнее (безусловное) торможение представляет собой врожденное свойство нервной системы, связанное с ослаблением или прекращением поведенческих реакций при действии раздражителей, поступающих из внешней среды. Безусловное торможение свойственно всем отделам нервной системы, его не нужно вырабатывать, оно появляется одновременно с началом ориентировочно-исследовательского рефлексy, вызванного посторонним новым раздражителем, и проявляется в ослаблении или угнетении других рефлексy. Безусловное (врожденное) торможение УР называют еще внешним, так как причина его возникновения находится вне рефлекторной дуги тормозимого рефлексy.

Механизм внешнего торможения: посторонний сигнал сопровождается появлением в коре большого мозга нового очага возбуждения, который при средней силе раздражителя оказывает угнетающее влияние на текущую условно-рефлекторную деятельность по механизму доминанты. Внешнее торможение способствует экстренному приспособлению организма к меняющимся условиям

внешней и внутренней среды и дает возможность при необходимости переключиться на другую деятельность в соответствии с ситуацией.

Биологическое значение внешнего торможения текущей условно-рефлекторной деятельности сводится к созданию наиболее благоприятных условий для протекания в данный момент более важного для организма ориентировочно-исследовательского рефлекса, вызванного экстренным раздражителем. Создаются условия для срочной оценки нового раздражителя, для оценки его значения для организма в данный момент и в данных условиях. В этом и проявляется важнейшая координирующая, упорядочивающая приспособительная роль внешнего торможения в высшей нервной деятельности. В основе этого вида торможения лежит отрицательная индукция (возбуждение в новом центре вызывает торможение в прежнем).

Различают два основных вида безусловного торможения:

Гаснущий тормоз, он связан с тем, что условно-рефлекторные реакции тормозятся при действии посторонних стимулов, под влиянием которых возникают как условно-рефлекторные, так и безусловно-рефлекторные реакции. В большинстве случаев возникает ориентировочная реакция, которая постепенно угасает при повторном действии стимула. ПРИМЕР: Человек постоянно испытывает на себе действие гаснущего тормоза. Первый стук в дверь вызывает ориентировочную реакцию, отвлекающую работающего человека от его основного занятия. Но если повторять это несколько раз, то с каждым новым стуком в дверь его раздражающее действие ослабевает и, наконец, совсем исчезает. В жизненной ситуации школьников такой тормоз тоже встречается. Ученик в новой аудитории может на некоторое время «забыть» хорошо известный ему учебный материал. Но как только он «оглядится», ориентировочный рефлекс исчезает, и новые условия перестают быть ему помехой. Поэтому очень важно, чтобы дети, начинающие школьную жизнь или продолжающие ее в новых условиях, имели некоторое время для того, чтобы осмотреться и привыкнуть к этим условиям, чтобы новые условия (ориентировочные реакции на обстановку, на внешний вид учителя и др.) не мешали им усваивать урок.

Постоянный тормоз - это такой дополнительный раздражитель, который с повторением не теряет своего тормозящего действия. Это торможение называется индукционным, т.к. в основе его механизма лежат отрицательная индукция и доминанта, а постоянным потому, что оно проявляется всегда, не ослабевая при его повторении. Постоянный тормоз имеет значение для организма, а потому требует от человека принятия решительных мер к его устранению, поэтому условно-рефлекторная деятельность тормозится. ПРИМЕР: Боль. У человека при острой зубной боли перестает болеть небольшая рана на руке, т.е. более сильное болевой возбуждение подавляет менее сильное.

К безусловному торможению относится так же Запредельное торможение, в основе которого лежит стойкая деполяризация мембраны, приводящая к закрытию натриевых каналов. развивается при длительном нервном возбуждении организма, предохраняя нейроны от истощения, временно выключается активность нервных клеток, что создает условие для нормальной возбудимости и работоспособности. Главные признаки этого торможения: вялость, сонливость, сумеречное состояние, потеря сознания, сон, крайний вариант – состояние ступора.

Физиологическую основу указанного торможения составляют иррадиация торможения по коре головного мозга и часть последовательной индукции (самоиндукции), при которой в большинстве нервных центров процесс возбуждения сменяется торможением, причем торможение охватывает обширные участки мозга. Само запредельное торможение является физиологической основой отвлечения и второй («тормозной») фазы утомления учащихся на уроке. Для возникновения этого торможения необходимы следующие условия: 1) действие обычного раздражителя в течение продолжительного времени; 2) действие раздражителя большой силы в течение короткого времени.

Запредельное торможение развивается при длительном нервном возбуждении организма и при действии чрезвычайно сильного условного сигнала или нескольких несильных, сила которых суммируется. В этом случае нарушается "закон силы" (чем сильнее условный сигнал, тем сильнее условно-рефлекторная реакция) - условно-рефлекторная реакция с увеличением силы начинает уменьшаться. Это происходит потому, что клетки имеют определенный предел работоспособности, и раздражение выше этого предела выключает нейроны, предохраняя их тем самым от истощения.

Это торможение имеет охранительное значение, т. к. препятствует истощающему действию на нервные клетки чрезмерно сильных и продолжительных раздражений и предохраняет клетки коры мозга от истощения и разрушения. Это свойство свидетельствует о том, что клетки коры мозга обладают способностью охранять себя всегда и особенно, когда требования, предъявляемые раздражением, перестают соответствовать их работоспособности. При чрезмерном раздражении или при обычном, но длительном, в клетках мозга возникает запредельное торможение. ПРИМЕР: На тренировке, когда долго делаешь упражнение, потом его уже не можешь больше делать. Опрос учащихся после длительных и утомительных занятий приводит к тому, что постепенно каждый новый вопрос вместо активной реакции будет вызывать угнетение. В этом состоянии ребенок скоро перестает отвечать даже на те вопросы, которые в начале занятий не вызывали у него никаких трудностей. Биологическое значение такой реакции сводится к предоставлению истощающимся клеткам головного мозга необходимого отдыха для последующей активной деятельности.

Взаимодействие разных видов внутреннего торможения. Разные виды торможения взаимодействуют между собой. Два главных типа взаимодействия: растормаживание - один тормозной процесс уничтожает другой. Растормаживание заторможенного рефлекса создается посторонним для него агентом и заканчивается с прекращением его действия. Растормаживание зависит от силы внешнего тормоза. Если внешний тормоз слабый, то он оставляет УР без изменений. Если внешний тормоз очень сильный, то все УР оказываются целиком задержанными. При промежуточной силе условного тормоза существуют следующие варианты результата:

- а) так как растормаживание зависит от силы выработанного внутреннего торможения то, чем сильнее выработано внутреннее торможение УР, тем труднее его растормозить;
- б) растормаживание зависит от типа ВНД - у индивидов с преобладанием возбудительного процесса оно происходит легче.

суммация - один тормозной процесс усиливает другой. Исследователи в Павловских лабораториях показали, что при соответствующих условиях могут суммироваться не только разные виды внутреннего торможения, но и даже внешнее и внутреннее торможение. Тесное взаимодействие разных видов внутреннего торможения объясняется одним и тем же механизмом их выработки. Факты суммирования внутреннего и внешнего торможения также, по-видимому, могут указывать на то, что они имеют одинаковую физиологическую основу.

1.7. Торможение условных рефлексов: внутреннее торможение, его виды, механизмы и значение для адаптации организма к окружающей среде.

Внутреннее или условное торможение это активный нервный процесс, который требует своей выработки, как и сам рефлекс. Оно проявляется в форме задержки, угасания или устранения условно-рефлекторной реакции. Условное торможение называют еще приобретенным и индивидуальным или внутренним, так как оно локализовано в пределах нервного центра данного условного рефлекса. Условно-рефлекторное торможение является средством упорядочения и совершенствования условных рефлексов. Благодаря внутреннему торможению условные рефлексы непрерывно уточняются и совершенствуются. Взаимодействие условного и безусловного торможения обеспечивает гибкость и тонкость поведения.

Различают несколько видов условного торможения:

Угасательное торможение, оно возникает после отмены подкрепления условного стимула, скорость угашения условной связи находится в обратной зависимости от интенсивности условного стимула, силы и биологической значимости условного подкрепления. Усиление внутреннего торможения может привести не только к угнетению угашаемого рефлекса, но и всех близких с ним рефлексов.

Угасательное торможение - очень распространенное явление и имеет большое биологическое значение. Нетрудно себе представить состояние животного, у которого сохранялись бы все условные рефлексы, когда-либо образовавшиеся. От устаревших и ненужных условных рефлексов головной мозг освобождается путем их угасания.

Ряд условных рефлексов образуется в результате случайных совпадений индифферентного сигнала с безусловными рефлексами. Следовательно, они должны затормозиться. То же самое происходит и с теми существующими условными рефлексами, которые перестают выполнять свою роль.

Угасательное торможение развивается также в зависимости от возраста, состояния здоровья, типа ВНД, а также от вида и прочности условного рефлекса. Условные рефлексы у детей угасают тем скорее, чем чаще это угасание происходит. Свежеобразованные условные рефлексы угасают скорее, чем старые. У лиц слабого типа они угасают быстрее, чем у сильных, а восстанавливаются медленнее. У детей 11-12 лет рефлексы угасают легче, чем у детей 8-10 лет, потому что у последних внутреннее торможение развито слабее. Пищевые условные рефлексы у детей дошкольного и младшего школьного возраста угасают после трех-четырех неподкреплений. У детей с преобладанием возбуждения угашение наступает медленнее, чем у уравновешенных. Угасший условный рефлекс после подкрепления его безусловным восстанавливается. У здоровых детей для восстановления пищевого условного рефлекса требуется 10-15 минут, у больных – больше.

Способность обучающихся детей развивать угасательное торможение имеет большое биологическое значение. Оно освобождает их от необходимости отвечать на те раздражения, которые вызывают рефлекс, уже утратившие свой смысл в связи с переходом их в более старший возраст. Оно важно также для вытеснения из памяти тех переживаний ребенка, воспоминания о которых не только неприятны, но и направлены на срыв его нервной деятельности. Благодаря этому торможению люди имеют возможность освобождаться от тех взглядов, которые уже не соответствуют их новым жизненным условиям. Кроме того, угасательное торможение является физиологической основой забывания, избавления от ненужных умений, навыков, привычек, знаний.

Дифференцировочное торможение, это тонкое различие сигнального раздражителя, происходящее в результате неподкрепления посторонних стимулов, близких по своим параметрам к безусловному сигналу. Дифференцировочное торможение устраняет ненужные условные рефлекс. Оно развивается при неподкреплении раздражителей, близких к подкрепляемому сигналу, что позволяет мозгу "различать" положительный (подкрепляемый) сигнал и отрицательные (неподкрепляемые, или дифференцировочные) раздражители. Дифференцировочное торможение направлено на то, чтобы "не путать" сходные раздражители. По физиологическому механизму дифференцировка является отрицательным обучением - в ответ на сигнал "не выполнять реакцию". Дифференцировочное торможение в отличие от угасательного имеет дело с похожими сигналами, что обуславливает различия в их развитии. Развитие диф. торможения осуществляется в три этапа:

На фоне выработанного условного рефлекса новый раздражитель вызывает ориентировочный рефлекс, который обуславливает внешнее торможение условного ответа.

Ориентировочная реакция на сходный раздражитель исчезает, а реакция на оба стимула – выравниваются.

Гаснет реакция на неподкрепляемый дифференцировочный раздражитель.

ПРИМЕР: Мы обучаем животное реагировать на слуховой раздражитель с частотой 1000 Гц (еда, как положительное подкрепление) и не реагировать на раздражитель с частотой 1500 Гц (разряд тока). Или обучение написания ребенком «Я» и «R».

Дифференцировочное торможение развивается в зависимости от близости раздражителей: чем дифференцировка ближе по своему значению к положительному раздражителю, тем труднее ее выработать. Например, эллипс легко отдифференцировать от круга. Но если изменять форму эллипса, подгоняя ее к форме круга, то наступит такое его изменение, когда измененную форму уже будет трудно отдифференцировать, а для детей может быть и невозможно. Следовательно, чем ближе по своим качествам сигнал и дифференцировка к нему, тем должно быть более сильным торможение.

Дифференцировочное торможение делает более точными ответные реакции организма на действующие раздражители, чем способствует лучшему его приспособлению к меняющимся условиям среды. У детей младшего школьного возраста раздражители дифференцируются легче, чем у дошкольников, но хуже, чем у детей старшего школьного возраста. Дифференцировка условных раздражителей вырабатывается в эксперименте у детей 7-9 лет на 10-11 неподкрепление, у 10-12-

летних – на 4-6 неподкрепление. У возбудимых детей дифференцировка образуется труднее, чем у уравновешенных.

Дифференцировочное торможение лежит в основе широко распространенных педагогических приемов – сопоставления, сравнения, выбора. Метод сопоставления постоянно используется учителем в преподавании учебных предметов: сложение противопоставляется вычитанию, нажим в букве – прямому штриху, явление неживой природы – живому. Применение метода выбора – это часто встречающаяся необходимость в педагогической практике. Учащимся приходится усваивать множество правил, которые им не всегда и не в одинаковой степени будут в последующем нужны. Применение дифференцировки позволяет вычленять то, что нужно, активно участвовать в постоянном сохранении только необходимого фонда временных связей. Дифференцировочное торможение является также физиологической основой формирования у школьников новых понятий и способности к аналитической деятельности.

Запаздывательное торможение, оно формируется при выработке запаздывающих следовых условных рефлексов, когда условный сигнал значительно опережает подкрепление. В этом случае рефлекторная реакция может быть приурочена к моменту предъявления подкрепления и постепенно смещается все ближе и ближе к моменту предъявления подкрепления. На первый взгляд может показаться странным, что один и тот же условный раздражитель вначале действует со знаком «+» (то есть является возбуждающим), а затем со знаком «-» (тормозным). Однако во втором случае появляется новый фактор - время. Время образует с условным раздражителем одновременный комплекс. В недействительной фазе условного рефлекса время образует с положительным сигналом отрицательный комплексный раздражитель, так как в этой фазе отсутствует подкрепление. В действительной же фазе время образует с ним положительный комплексный раздражитель, который подкрепляется. В результате временных соотношений раздражителя и подкрепления УР возникает только тогда, когда подойдет срок перехода раздражителя в положительный комплекс. В свойствах торможения запаздывания отражается двойная роль условного раздражителя, который образует со временем то положительный, то отрицательный комплексный раздражитель.

У детей запаздывание развивается медленнее, чем у взрослых, причем у возбудимых лиц его выработать особенно трудно. Выработка этого вида торможения имеет важное педагогическое значение, т.к. помогает привить учащимся выдержку, терпение, умение ожидать. Способность выработки этого вида внутреннего торможения наилучшим образом обеспечивает высокую степень приспособления организма к окружающей среде. Примером такой приспособительной реакции может служить условное отделение желудочного сока. В продолжении нескольких минут действия натуральных сигналов приема пищи (запаха, вида ее) железы желудка не выделяют сока. Только после этого раздражители начинают возбуждать сокоотделение. Такое запаздывание определяется тем временем, которое необходимо для того, чтобы пища была пережевана, проглочена и поступила в желудок. Торможение запаздывания предупреждает бесполезное, а может быть даже и вредное наполнение пустого желудка кислым желудочным соком. Появляющийся «запальный» сок благодаря запаздывающему торможению вовремя и с наибольшей полнотой осуществляет

переваривание поступившей пищи. Биологическое значение этого вида торможения состоит в том, что оно предохраняет организм от преждевременной траты энергии. Условный тормоз развивается в том случае, если условный сигнал в сочетании с каким-либо агентом не подкрепляется, а изолированное действие условного стимула подкрепляется, тогда условный стимул в сочетании с этим дополнительным агентом перестает вызывать реакцию благодаря развитию условного тормоза. Любой раздражитель может быть сделан условным тормозом к любому сигналу. В зависимости от прочности условного тормоза он будет в большей или меньшей степени снижать величину условного рефлекса, вплоть до полной его задержки. Свойства условного тормоза определяются тем, что возбудительный и тормозной процессы разыгрываются на одних и тех же корковых нейронах - нейронах основного условного раздражителя. Сам по себе условный раздражитель вызывает возбуждение, а прибавочный агент — торможение.

Условный тормоз является физиологической основой дисциплинированности. С помощью условного тормоза у ученика может быть задержано любое его действие, не соответствующее правилам поведения. Биологическое значение условного тормоза так же, как и дифференцировочного торможения в том, что благодаря им животные и человек могут выделять из окружающей среды благоприятные, неблагоприятные и бесполезные сигналы, различать их и соответствующим образом на них реагировать.

Все разновидности внутреннего приобретенного (условного) торможения вместе взятые являются физиологической основой воспитания. И.П.Павлов считал, что воспитание — это постоянная тренировка разновидностей внутреннего приобретенного (условного) торможения.

Лекция 2. Безусловные рефлексы и их классификация (особенности организации безусловного рефлекса. Концепция функциональных систем П.К. Анохина.

2.1. Общая характеристика безусловных рефлексов, их классификация.

2.2. Сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты).

2.3. Компоненты безусловного и условного рефлексов.

2.4. Структура поведенческих актов по П.К. Анохину.

2.5. Функциональные системы организма

2.6. Особенности биологического отражения

2.1. Общая характеристика безусловных рефлексов, их классификация.

Безусловный рефлекс (БР) – ответная реакция организма на раздражение сенсорных рецепторов, осуществляемая с помощью НС.

БР – это врожденная видоспецифическая реакция организма, рефлекторно возникающая в ответ на специфическое воздействие раздражителя, на воздействие биологически значимого (боль, пища) стимула, адекватного для данного вида деятельности.

Безусловные рефлексы связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути.

Безусловный рефлекс – это:

- **врожденные** реакции;
- являются **видовыми** и **складываются в процессе эволюции** данного вида,
- возникают на **специфический/адекватный раздражитель**,
- воздействуют на **определенное рецепторное поле**.

Безусловные рефлексы относятся к **постоянным** и **сохраняются** в течение всей жизни. Могут сильно изменять поведение животного при изменении в окружающей среде.

Рефлекторный центр расположен на уровне СМ и нижних отделов ГМ, т.е. это рефлексы низшей нервной деятельности.

У человека формируются представления рефлексов в коре.

В механизме безусловного рефлекса большую роль играет обратная афферентация.

БР, становление которых завершается в постнатальном онтогенезе, являются генетически заданными и жестко подогнанными под определенные, соответствующие данному виду экологические условия.

Под влиянием раннего индивидуального опыта врожденные рефлексы претерпевают значительные изменения.

Попыток описания и классифицировать БР было сделано много, и при этом пользовались различными критериями:

- 1) по характеру вызывающих их раздражителей,
- 2) по их биологической роли,
- 3) по порядку их следования в данном конкретном поведенческом акте.

Конорский разделил БР по их биологической роли:

1. Сохранительные – рефлексы, обеспечивающие регуляцию постоянства внутренней среды организма (пищевой, дыхательный и т.д.);
2. Рефлексы сохранения и продолжения рода (половой и заботы о потомстве),
3. Защитные рефлекторные реакции, связанные с устранением вредных агентов, попавших на поверхность или внутрь организма (чесательный рефлекс, акт

чихания и т.д.).

4. Рефлексы активного уничтожения или нейтрализации вредных раздражителей, объектов (наступательные или агрессивные рефлексы).

5. Реакции пассивно-оборонительного поведения.

В особую группу выделены:

6. Ориентировочный рефлекс – на новизну.

7. Реакция нацеливания на стимул

8. Ориентировочно-исследовательское поведение.

Павлов разделил безусловные рефлексы на 3 группы:

1. **Простые**

2. **Сложные**

3. **Сложнейшие:**

1) индивидуальные – пищевой, активно- и пассивно- оборонительный, агрессивный, рефлекс свободы, исследовательский, рефлекс игры;

2) видовые – половой и родительский.

По мнению Симонова, *освоению каждой сферы среды* соответствуют три разных класса рефлексов:

1. Витальные БР – обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма

–пищевой,

–питьевой,

–рефлексы сна,

–оборонительный,

–ориентировочный.

Критериями рефлексов витальной группы явл-ся:

а) неудовлетворение соответствующей потребности ведет к физической гибели особи,

б) реализация БР без участия другой особи того же вида. 2. Ролевые (зоосоциальные) БР могут быть реализованы только при участии др. особи своего вида (Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, заботы о потомстве, территориального поведения). 3. БР саморазвития ориентированны на освоение новых пространственно- временных

2. Ролевые (зоосоциальные) БР – могут быть реализованы только при участии др. особи своего вида.

Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, заботы о потомстве, территориального поведения.

3. БР саморазвития – ориентированны на освоение новых пространственно-временных сред, обращены к будущему (исследовательское поведение, БР сопротивления (свободы), имитационный (подражательный), игровой).

Особенностью этой группы является их самостоятельность, она не выводима из др. потребностей организма и не сводится к другим мотивациям.

Потребности человека разделены на три основные независимые друг от друга группы:

1-витальные,

2-социальные

2-идеальные потребности познания и творчества.

2.2. Сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты)

Сложнейшие БР (инстинкты) выступают как фундаментальное явление ВНД, как активная движущая сила поведения человека и животных.

Всю совокупность безусловных и образованных на их основе условных рефлексов принято по их функциональному значению делить на ряд групп. Главными из них являются пищевые, оборонительные, половые, статокинетические и локомоторные, ориентировочные, поддерживающие гомеостаз и некоторые другие. К числу пищевых рефлексов относят рефлекторные акты глотания, жевания, сосания, слюноотделения, секретию желудочного и поджелудочного сока и др. Оборонительными рефлексами являются реакции устранения от повреждающих и болевых раздражений. В группу половых рефлексов включаются все рефлексы, связанные с осуществлением полового акта; в эту же группу можно отнести и так называемые родительские рефлексы, связанные с выкармливанием и выхаживанием потомства. Статокинетическими и локомоторными рефлексами являются рефлекторные реакции поддержания определенного положения и передвижения тела в пространстве. К рефлексам, поддерживающим сохранение гомеостаза, можно отнести рефлексы терморегуляционные, дыхательные, сердечные и те сосудистые, которые способствуют сохранению постоянства артериального давления, и некоторые другие. Особое место среди безусловных рефлексов занимает ориентировочный рефлекс.

Это - рефлекс на новизну. Он возникает в ответ на любое достаточно быстро происходящее колебание окружающей среды и выражается внешне в настораживании, прислушивании к новому звуку, обнюхивании, повороте глаз и головы, а иногда и всего тела в сторону появившегося светового раздражителя и т. п. Осуществление этого рефлекса обеспечивает лучшее восприятие действующего агента и имеет важное приспособительное значение. Реакция эта врожденная и не исчезает при полном удалении коры больших полушарий у животных; ее наблюдают и у детей с недоразвитыми большими полушариями - анэнцефалов. Отличием ориентировочного рефлекса от других безусловнорефлекторных реакций является то, что он сравнительно быстро угасает при повторных применениях одного и того же раздражителя. Эта особенность ориентировочного рефлекса зависит от влияния на него коры больших полушарий.

2.3. Компоненты безусловного и условного рефлексов

Большинство безусловных рефлексов представляет собой сложные реакции, в состав которых входит несколько компонентов. Так, например, при безусловном оборонительном рефлексе, вызываемом у собаки сильным электрокожным раздражением конечности, наряду с защитными движениями происходят также усиление и учащение дыхания, ускорение сердечной деятельности, появляются голосовые реакции (визг, лай), изменяется система крови (возникают лейкоцитоз, тромбоцитоз и др.). В пищевом рефлексе также различают его двигательный (захват пищи, жевание, глотание), секреторный, дыхательный, сердечно-сосудистый и другие компоненты. Среди компонентов условного рефлекса различают главные, специфические для данного вида рефлексов, и второстепенные, неспецифические компоненты. В оборонительном рефлексе главным является двигательный компонент, в пищевом - двигательный и секреторный. Изменения дыхания, сердечной деятельности, сосудистого тонуса, сопровождающие главные компоненты, также важны для целостной реакции животного на раздражитель, но

они играют, как говорил И. П. Павлов, «чисто служебную роль». Так, учащение и усиление дыхания, учащение сердечных сокращений, повышение сосудистого тонуса, вызываемые условным оборонительным раздражителем, способствуют усилению процессов обмена веществ в скелетной мускулатуре и тем самым создают оптимальные условия для осуществления защитных двигательных реакций. При исследовании условных рефлексов экспериментатор часто выбирает в качестве показателя какой-либо один из его главных компонентов. Поэтому и говорят об условных и безусловных двигательных или секреторных или вазомоторных рефлексах. Необходимо, однако, учитывать, что они представляют собой лишь отдельные компоненты целостной реакции организма.

2.4. Структура поведенческих актов по П.К. Анохину

Согласно П.К. Анохину физиологическая архитектура поведенческого акта строится из последовательно сменяющих друг друга следующих стадий: Стадия афферентного синтеза-головной мозг производит обширный синтез всех тех сигналов внешнего мира, которые поступают в мозг по многочисленным сенсорным каналам. И только в результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для осуществления определенного целенаправленного поведения. Какое будет осуществляться поведение будет зависеть от того, какие процессы разовьются во время стадии афферентного синтеза. Содержание же афферентного синтеза в свою очередь определяется влиянием нескольких факторов: мотивационного возбуждения, памяти, обстановочной афферентации, пусковой аффеентации. Мотивационное возбуждение появляется в цнс с возникновением у животного и человека какой-либо потребности. Специфика мотивационного возбуждения определяется особенностями, типом вызывающей его потребности. Мотивационное возбуждение играет особую роль в формировании афферентного синтеза. Любая информация, поступающая в цнс, соотносится с доминирующим в данный момент мотивационным возбуждением, которое явл. как бы фильтром, отбирающим нужное и отбрасывающим ненужное для данной мотивационной установки. Внешние стимулы с их разным функциональным смыслом по отношению к данному, конкретному организму так же вносят свой вклад в афферентный синтез. Выделяют два класса внешних воздействий с функциями пусковой афферентации и обстановочной афферентации. Условные и безусловные раздражители, ключевые стимулы служат толчком к разворачиванию определенного поведения или отдельного поведенческого акта. Этим стимула присуща пусковая функция. Однако способность пусковых стимулов инициировать поведение не является абсолютной. Она зависит от той или иной обстановки условий, в которых действуют, применяются эти стимулы. Это обстановочная афферентация. Хотя она и влияет на появление и интенсивность условно рефлекторной реакции, но сама не способна вызывать эти реакции. Обстановочная афферентация включает не только возбуждение от стационарной обстановки, но и ту последовательность афферентных возбуждений, которая ассоциируется с этой обстановкой. Афферентный синтез включает так же использование аппарата памяти. На стадии афферентного синтеза из памяти извлекаются и используются именно те фрагменты прошлого опыта, которые полезны, нужны для будущего поведения. Таким образом, на основе взаимодействия мотивационного, обстановочного возбуждения и

механизмов памяти формируется так называемая интеграция или готовность к определенному поведению. Но что бы она трансформировалась в целенаправленное поведение, необходимо воздействие со стороны пусковых раздражителей. Пусковая афферентация- последний компонент афферентного синтеза. Завершение стадии афферентного стимула сопровождается переходом в стадию принятия решения, которая и определяет тип и направленность поведения. Стадия принятия решения реализуется через важную стадию поведенческого акта-формирование аппарата акцептора результатов действия. В этом аппарате запрограммирован весь путь поиска во внешней среде соответствующих раздражителей. До того как целенаправленное поведение начнет осуществляться, развивается еще одна стадия поведенческого акта- стадия программы действия или эфферентного синтеза. На этой стадии осуществляется интеграция соматических и вегетативных возбуждений в целостный поведенческий акт. Следующая стадия- само выполнение программы поведения. Эфферентное возбуждение достигает исполнительных механизмов, и действие осуществляется. Благодаря аппарату акцептора результатов действия, в котором программируется цель и способы поведения, организм имеет возможность обратной афферентацией. Если результаты действий соответствуют свойствам акцептора действия, то поведенческий акт завершается санкционирующей стадией- удовлетворением потребности. Если нет, то процесс повторяется заново. Наиболее важным этапом, определяющим развитие поведения, является выделение цели, который представлен аппаратом акцептора результатов действия, который содержит два типа образов, регулir. поведение сами цели и способы их достижения. В структуре поведенческого акта формирование акцептора результатов действия опосредованно содержанием эмоциональных переживаний (ведущие эмоции- связаны с появлением или усилением потребностей, ситуативные эмоции- возникают в процессе действий, совершаемых относительно цели). Ведущие эмоции выделяют цель поведения и тем самым иницируют поведение. Ситуативные эмоции побуждают субъект действовать либо в прежнем направлении, либо менять поведение, его тактику, способы достижения цели. Главные характеристики в структуре поведенческого акта: его целенаправленность и активная роль субъекта в процессе построения поведения.

2.5. Функциональные системы организма

Впервые понятие системности в русской физиологии с целью исследования жизнедеятельности целого организма и в приложении к процессам высшей нервной деятельности ввел И. П. Павлов (1932): «...Человек есть, конечно система ..., как и всякая другая в природе, подчиняющаяся неизбежным и единым для всей природы законам, но система в горизонте нашего научного видения, единственная по высочайшему саморегулированию ... система в высочайшей степени саморегулирующаяся, сама себя поддерживающая, восстанавливающая...» [И. П. Павлов, 1951]. Вместе с тем, с расширением знаний о механизмах поведенческого акта, развитием и усовершенствованием методики исследований, с появлением новых фактов, вступавших в противоречие с канонами рефлексорной теории, ограниченной узкими рамками афферентно-эффektorных отношений, становилось все более ясно, что условный рефлекс, объясняющий тот или иной поведенческий акт по декартовской формуле «стимул-реакция» не может полностью объяснить приспособительный характер поведения человека и животных. Согласно

классическому рефлекторному принципу, поведение заканчивается только действием, хотя важны не столько сами действия, сколько их приспособительные результаты [П. К. Анохин, 1949; К. В. Судаков, 1987].

Интенсивный рост числа результатов различных исследований способен привести исследователя к ощущению беспомощности перед половодьем аналитических фактов. Очевидно, что только нахождение какого-то общего принципа может помочь разобраться в логических связях между отдельными фактами и позволить на ином, более высоком уровне проектировать новые исследования. Системный подход в науке позволяет осмыслить то, чего нельзя понять при элементарном анализе накопленного в исследованиях материала. Системность – тот ключ, который позволяет соединить уровень целостного и уровень частного, аналитически полученного результата, заполнить пропасть разделяющую эти уровни. Создание концепции функциональной системы – серьезнейшая задача, решение которой позволяет сформулировать принцип работы, находящийся, с одной стороны в области целостности, и носящий черты интегративного целого, а с другой – в аналитической области. Функциональная система позволяет осуществлять исследование в любом заданном участке целого с помощью любых методов. Но эти исследования находятся в тесном единстве благодаря функциональной системе, показывающей где и как ведутся данные исследования [П. К. Анохин, 1978]. «...Только физиологический анализ на уровне функциональной системы может охватить функцию целого организма в целостных актах без потери физиологического уровня трактовки ее отдельных компонентов» [П. К. Анохин, 1968].

Отмечено множество попыток создания теории систем. Более того, коллективом авторов из NASA было даже предложено выделить специальную науку о "биологических системах" ["Biologikal Systems Science", 1971]. Потребность введения целостного подхода при объяснении функций организма ощущалась большинством исследователей, но решалась ими различным образом. Одними исследователями отрицалось наличие чего-либо специфического в целостной организации и делалась попытка объяснить ее, основываясь только на свойствах элементов целостных образований, что характерно для механистического подхода в понимании целого. Другая группа ученых допускала существование некоей неорганической силы, обладающей качеством «одухотворения» и формирования организованного целого, в большей или меньшей степени отстаивая виталистические позиции [П. К. Анохин, 1978].

При всеобщем понимании необходимости системного подхода в оценке целостных и разрозненных функций живого организма («Главные проблемы биологии ... связаны с системами и их организацией во времени и пространстве» - Н. Винер, 1964; «...поиски «системы» как более высокого и общего для многих явлений принципа функционирования могут дать значительно больше, чем только одни аналитические методы при изучении частных процессов» - П. К. Анохин, 1978) до настоящего времени нет единства в трактовке определения системности у различных авторов [В. В. Парин, Р. М. Баевский, 1966; М. М. Хананашвили, 1978; О. С. Андрианов, 1983; В. А. Шидловский, 1973, 1978, 1982; Ф. З. Меерсон, М. Г. Пшенникова, 1988; В. Н. Платонов, 1988; и др.]. Более того, попытки соблюсти принципы системности приобрели различные формы, среди которых выделены:

Количественно-кибернетический «системный» подход, рассматривающий биологические системы с позиций теории управления и широко использующий математическое моделирование физиологических функций в попытках выявления общих закономерностей.

Иерархический «системный» (или «системно-структурный») подход, рассматривающий процессы взаимодействия отдельных частей в организме в плане их усложнения: от молекул - к клеткам, от клеток - к тканям, от тканей к органам и т. д.

Анатомо-физиологический «системный» подход, отражающий объединение органов по их физиологическим функциям: «сердечно-сосудистая система», «пищеварительная система», «нервная система» и проч. [П. К. Анохин, 1978; К. В. Судаков, 1987].

Едва ли есть хоть одно направление в современной науке, где так или иначе не употреблялся бы термин «система», имеющий, к тому же весьма древнее происхождение. Вместе с тем, термин «система» в большинстве случаев употребляется как характеристика чего-то собранного вместе, упорядоченного, организованного, но при этом вне упоминания или даже «подразумевания» критерия, по которому компоненты собраны, упорядочены, организованы [П. К. Анохин, 1978]. В качестве примера достаточно вспомнить широко распространенное употребление учеными и практиками в медицине и физиологии словосочетаний «сердечно-сосудистая система», «легочная система» и др., что принимается ими самими за доказательство «системности» их образа мышления при анализе имеющегося фактологического материала. Представление о системе, как о взаимодействующих компонентах и, собственно, их взаимодействие «не может сформировать систему, поскольку анализ истинных закономерностей функционирования с точки зрения функциональной системы раскрывает скорее механизм «содействия» компонентов, чем их «взаимодействие» и «...система, при своем становлении приобретает собственные и специфические принципы организации, не переводимые на принципы и свойства тех компонентов и процессов, из которых формируются целостные системы» [П. К. Анохин, 1978]. Вместе с тем, «характерной чертой системного подхода является то, что в исследовательской работе не может быть аналитического изучения какого-то частичного объекта без точной идентификации этого частного в большой системе» и «...одной из главных целей поисков системы является именно ее способность объяснить и поставить на определенное место даже тот материал, который был задуман и получен исследователем без всякого системного подхода» [П. К. Анохин, 1978].

Теория функциональной системы, была разработана П. К. Анохиным (1935) в результате проводимых им исследований компенсаторных приспособлений нарушенных функций организма. Как показали эти исследования, всякая компенсация нарушенных функций может иметь место только при мобилизации значительного числа физиологических компонентов, зачастую расположенных в различных отделах центральной нервной системы и рабочей периферии, тем не менее всегда функционально объединенных на основе получения конечного приспособительного эффекта. Такое функциональное объединение различных локализованных структур и процессов на основе получения конечного (приспособительного) эффекта и было названо «функциональной системой» [П. К.

Анохин, 1968]. При этом принцип функциональной системы используется как единица саморегуляторных приспособлений в многообразной деятельности целого организма. «Понятие функциональной системы представляет собой прежде всего динамическое понятие, в котором акцент ставится на законах формирования какого-либо функционального объединения, обязательно заканчивающегося полезным приспособительным эффектом и включающего в себя аппараты оценки этого эффекта» [П. К. Анохин, 1958]. Ядром функциональной системы является приспособительный эффект, определяющий состав, перестройку эфферентных возбуждений и неизбежное обратное афферентирование о результате промежуточного или конечного приспособительного эффекта. Понятие функциональной системы охватывает все стороны приспособительной деятельности целого организма, а не только взаимодействия или какую-либо комбинацию нервных центров («конstellация нервных центров» – А. А. Ухтомский, 1966) [П. К. Анохин, 1958].

Согласно теории функциональных систем центральным системообразующим фактором каждой функциональной системы является результат ее деятельности, определяющий в целом для организма нормальные условия течения метаболических процессов [П. К. Анохин, 1980]. Именно достаточность или недостаточность результата определяет поведение системы: в случае его достаточности организм переходит на формирование другой функциональной системы с другим полезным результатом, представляющим собой следующий этап в универсальном континууме результатов. В случае недостаточности полученного результата происходит стимулирование активирующих механизмов, возникает активный подбор новых компонентов, создается перемена степеней свободы действующих синаптических организаций и, наконец, после нескольких «проб и ошибок» находится совершенно достаточный приспособительный результат. Таким образом, системой можно назвать только комплекс таких избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношения принимают характер взаимосодействия компонентов для получения конкретного полезного результата [П. К. Анохин, 1978]. Были сформулированы основные признаки функциональной системы как интегративного образования:

Функциональная система является центрально-периферическим образованием, становясь, таким образом, конкретным аппаратом саморегуляции. Она поддерживает свое единство на основе циклической циркуляции от периферии к центрам и от центров к периферии, хотя и не является «кольцом» в полном смысле этого слова.

Существование любой функциональной системы непременно связано с получением какого-либо четко очерченного приспособительного эффекта. Именно этот конечный эффект определяет то или иное распределение возбуждений и активностей по функциональной системе в целом.

Другим абсолютным признаком функциональной системы является наличие рецепторных аппаратов, оценивающих результаты ее действия. Эти рецепторные аппараты в одних случаях могут быть врожденными, в других это могут быть обширные афферентные образования центральной нервной системы, воспринимающие афферентную сигнализацию с периферии о результатах действия. Характерной чертой такого афферентного аппарата является то, что он складывается до получения самих результатов действия.

Каждый результат действия такой функциональной системы, формирует поток обратных афферентаций, представляющих все важнейшие признаки (параметры) полученных результатов. В том случае, когда при подборе наиболее эффективного результата эта обратная афферентация закрепляет последнее наиболее эффективное действие, она становится «санкционирующей афферентацией» [П. К. Анохин, 1935]. В поведенческом смысле функциональная система имеет ряд дополнительных широко разветвленных аппаратов.

Жизненно важные функциональные системы, на основе которых строится приспособительная деятельность новорожденных животных к характерным для них экологическим факторам, обладают всеми указанными выше чертами и архитектурно оказываются созревшими точно к моменту рождения. Из этого следует, что объединение частей функциональной системы, (принцип консолидации) должно стать функционально полноценным на каком-то сроке развития плода еще до момента рождения [П. К. Анохин, 1968].

Согласно концепции П. К. Анохина (1958, 1968, 1975, 1980) обязательным фактором, обеспечивающим выживание любого организма, является требование полноценности жизненно важных функциональных систем уже к моменту его рождения. Каждая из этих систем уже к моменту рождения должна непременно включать в себя следующие, окончательно сформированные звенья: а) специфические рецепторные аппараты, воспринимающие воздействия экологических факторов, б) проводниковые аппараты, доставляющие периферическую информацию к центральной нервной системе, в) центральные межнейронные (синаптические) соотношения, определяющие наиболее ответственный участок интегрирования полноценного акта, г) совокупность периферических рабочих аппаратов с их нервными окончаниями (органные синапсы), позволяющие получить рабочий эффект системы, д) совокупность афферентных аппаратов, в сумме обеспечивающих обратную афферентацию о степени успешности данного жизненно важного приспособительного действия новорожденного. Отсутствие или тотальное нарушение функции любого из указанных звеньев приводит к нарушению в деятельности жизненно важных функциональных систем и делает невозможным дальнейшее существование организма.

Следует обратить внимание, что здесь П. К. Анохин (1968) делает акцент именно на «жизненно важных функциональных системах» («целых» – еще одно их обозначение автором теории), к которым он относит системы объединенные прежде всего по признаку требования выживаемости индивида в Среде.

Функциональная система всегда гетерогенна. Конкретным механизмом взаимодействия компонентов любой функциональной системы является освобождение их от избыточных степеней свободы, не нужных для получения данного конкретного результата, и, наоборот, сохранение всех тех степеней свободы, которые способствуют получению результата. В свою очередь, результат через характерные для него параметры и благодаря системе обратной афферентации имеет возможность реорганизовать систему, создавая такую форму взаимодействия между ее компонентами, которая является наиболее благоприятной для получения именно запрограммированного результата. Смысл системного подхода состоит в том, что элемент или компонент функционирования не должен пониматься как самостоятельное и независимое образование, он должен пониматься как элемент,

чьи оставшиеся степени свободы подчинены общему плану функционирования системы, направляемому получением полезного результата. Таким образом, результат является неотъемлемым и решающим компонентом системы, создающим упорядоченное взаимодействие между всеми другими ее компонентами.

Все ранее известные формулировки систем построены на принципе взаимодействия множества компонентов. Вместе с тем элементарные расчеты показывают, что простое взаимодействие огромного числа компонентов например человеческого организма ведет к бесконечно огромному числу степеней их свободы. Даже оценивая только число степеней свобод основных компонентов центральной нервной системы, но, принимая при этом во внимание наличие по крайней мере пяти возможных изменений в градации состояний нейрона [Т. Bullock, 1958], можно получить совершенно фантастическую цифру с числом нулей на ленте длиной более 9 км [П. К. Анохин, 1978]. То есть простое взаимодействие компонентов реально не является фактором, объединяющим их в систему. Именно поэтому в большинство формулировок систем входит термин «упорядочение». Однако, вводя этот термин, необходимо понять, что же «упорядочивает» «взаимодействие» компонентов системы, что объединяет эти компоненты в систему, что является системообразующим фактором. П. К. Анохин (1935, 1958, 1968, 1978, 1980 и др.) считает, что «таким упорядочивающим фактором является результат деятельности системы». Согласно предложенной им концепции только результат деятельности системы может через обратную связь (афферентацию) воздействовать на систему, перебирая при этом все степени свободы и оставляя только те, которые содействуют получению результата. «Традиция избегать результат действия как самостоятельную физиологическую категорию не случайна. Она отражает традиции рефлекторной теории, которая заканчивает «рефлекторную дугу» только действием, не вводя в поле зрения и не интерпретируя результат этого действия» [П. К. Анохин, 1958]. «Смещение причины с основанием и смешение действия с результатами распространено и в нашей собственно повседневной речи» [М. Bunge, 1964]. «Фактически физиология не только не сделала результаты действия предметом научно объективного анализа, но и всю терминологию, выработанную почти на протяжении 300 лет, построила на концепции дугообразного характера течения приспособительных реакций («рефлекторная дуга»)» [П. К. Анохин, 1968]. Но «результат господствует над системой, и над всем формированием системы доминирует влияние результата. Результат имеет императивное влияние на систему: если он недостаточен, то немедленно эта информация о недостаточности результата перестраивает всю систему, перебирает все степени свободы, и в конце концов каждый элемент вступает в работу теми своими степенями свободы, которые способствуют получению результата» [П. К. Анохин, 1978].

«Поведение» системы определяется прежде всего ее удовлетворенностью или неудовлетворенностью полученным результатом. В случае удовлетворенности системы полученным результатом, организм «переходит на формирование другой функциональной системы, с другим результатом, представляющим собой следующий этап в универсальном непрерывном континууме результатов» [П. К. Анохин, 1978]. Неудовлетворенность системы результатом стимулирует ее активность в поиске и подборе новых компонентов (на основе перемены степеней свободы действующих синаптических организаций – важнейшего звена функциональной системы) и достижении достаточного приспособительного

результата. Более того, одним из главнейших качеств биологической самоорганизующейся системы состоит в том, что система в процессе достижения окончательного результата непрерывно и активно производит перебор степеней свободы множества компонентов, часто даже в микроинтервалах времени, чтобы включить те из них, которые приближают организм к получению конкретного запрограммированного результата. Получение системой конкретного результата на основе степени содействия ее компонентов определяет упорядоченность во взаимодействии множества компонентов системы, а, следовательно, любой компонент может быть задействован и войти в систему только в том случае, если он вносит свою долю содействия в получение запрограммированного результата. В соответствии с этим, в отношении компонентов, входящих в систему, более пригоден термин «взаимосодействие» [П. К. Анохин, 1958, 1968 и др.], отражающий подлинную кооперацию компонентов множества отобранных ею для получения конкретного результата. «Системой можно назвать только комплекс таких избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношения принимают характер взаимосодействия компонентов для получения фокусированного полезного результата» [П. К. Анохин, 1978].

Именно потому, что в рассматриваемой концепции результат оказывает центральное организующее влияние на все этапы формирования системы, а сам результат ее функционирования является по сути функциональным феноменом, вся архитектура системы была названа функциональной системой [П. К. Анохин, 1978]. Функциональная система всегда «стремится» получить запрограммированный результат и ради получения этого результата может пойти на самые большие возмущения во взаимодействиях своих компонентов и поскольку организм живет в среде непрерывного получения результата, в подлинном континууме результатов, то после достижения определенного фазного результата начинается его «беспокойство» по поводу последующего результата [П. К. Анохин, 1978].

Оценивая роль результата, как системообразующего фактора следует иметь в виду следующее: в функциональной системе результат представляет собой ее органический фактор, оказывающий решающее влияние, как на ход ее формирования, так и на все ее последующие реорганизации.

Наличие вполне определенного результата как решающего компонента функциональной системы делает недостаточным понятие «взаимодействие» в оценке отношений компонентов системы между собой. Именно результат отбирает все адекватные для данного момента степени свободы компонентов системы и фокусирует их воздействие.

Если деятельность системы заканчивается полезным в каком-то отношении результатом, то «взаимодействие» компонентов данной системы всегда будет протекать по типу их взаимосодействия, направленного на получение результата.

Взаимосодействие компонентов системы достигается тем, что каждый из них под влиянием афферентного синтеза или обратной афферентации освобождается от избыточных степеней свободы и объединяется с другими компонентами только на основе тех степеней свободы, которые вместе содействуют получению надежного конечного результата.

Включение результата в функциональную систему исключает необходимость применять как несовершенные формулировки самой системы, так и многие другие

(«управляющая система», «управляющий объект», «биоуправление» и др.) [П. К. Анохин, 1978].

Теория функциональных систем включает приспособительный результат функционирования системы как ее органическую часть. Функциональная система, строящаяся на основании результата ее деятельности, кроме всего прочего, благодаря наличию совершенно определенной операциональной рабочей архитектоники со специфическим механизмом и специфическими свойствами (которая и допускает постановку вопроса в аналитическом плане), позволяет избежать «скачков» от целого прямо к аналитической детали. Важным следствием включения результата в систему в качестве решающего операционального фактора является то, что сразу же становятся понятными механизмы освобождения компонентов системы от избыточных степеней свободы. Кроме того, в данном случае «введение физиологических детерминистических понятий сняло видимость телеологичности целого. Целое – это есть нечто, запрограммированное в конкретных афферентных параметрах будущего результата» [П. К. Анохин, 1978]. И крайне важным является момент отмеченный П. К. Анохиным (1968): «результаты действия только тогда станут реальным фактом, допускающим их научный анализ, если в каждом отдельном случае будут перечислены максимально полно все те параметры результатов, которые вместе и определяют афферентную информацию о полученных результатах».

2.6. Особенности биологического отражения

Отражение в биологических системах. Само понятие отражения достаточно многогранно и сложно, а потому далеко не очевидно по своей природе. Наиболее полным выглядит следующее определение: «Отображение есть особый продукт действия в определенных условиях одной материальной системы на другую, воспроизведение в преобразованном виде особенностей первой из систем (отображаемой) в особенностях процессов второй системы (отображающей)». Итак, отражение — следствие, результат, причина же находится вовне, она независима от своего следствия. При этом форма отражения действительности в наших ощущениях, понятиях, теориях субъективна; следовательно, отображение зависит не только от отображаемого объекта, но и от природы отображающей системы, ее текущих состояний, ее истории.

Биологическая форма отражения реализуется благодаря взаимодействию живой системы с внешней средой ее обитания. Биологическое отражение представляет собой сплав, получающийся от соединения отражаемого и отражающего. Организмы выработали два основных типа биологического отражения: относительно постоянное — статическое, имеющее в качестве своих носителей различные морфологические образования, и динамическое, носителем которого является психическое. Последнее также бывает двух видов: кратковременные приспособительные реакции и реакции долговременного приспособления. Проблема адекватности отражения, то есть степень соотнесения наших представлений с реально существующим миром, — одна из самых древних и вместе с тем вечно новых и остро обсуждаемых проблем. От ее решения зависит сущность нашего отношения к окружающей действительности. Прежде всего, что вкладывать в понятие адекватности образа? «Познание, — пишет В. И. Ленин, — есть отражение человеком природы. Но это не простое, не непосредственное, не цельное отражение, а процесс ряда абстракций, формирования, образования

понятий, законов». Говоря об адекватности, следует отбросить вульгарно—материалистическое понимание образа, под которым подразумевается формирование в мозге точной фотографической копии воспринимаемого объекта. Контакт с внешним миром, воздействие его на организм возможны благодаря высокоспециализированным аппаратам нервной системы — рецепторам. Современная физиология располагает достаточно четкими сведениями о работе органов рецепции и высших уровней мозга, которые служат убедительной основой для постулирования положения об адекватности отражения (А. С. Батуев, Г. А. Куликов, 1983). Образный характер отражения. Под понятием «образ» мыслится такой результат познания субъектом объекта, упорядоченность элементов которого в принципе соответствует упорядоченности свойств, связей и отношений объекта (оригинала), причем эта упорядоченность (структура) функционально отделена субъектом от субстрата образа и непосредственно для носителя существует в субъективно—идеальной форме.

Живой организм поддерживает состояние устойчивого неравновесия, сохраняя ряд своих параметров в ограниченных диапазонах, то есть обеспечивая гомеостаз. Все поведенческие акты направлены в конечном счете на обеспечение относительного константного состояния организма в непрерывно меняющейся среде благодаря поступлению информации как из внешнего пространства, так и из внутренней сферы самого организма.

Однако прежде чем произойдет та или иная приспособительная реакция, осуществляется процесс восприятия сигналов. Сигнал — это некая величина, отражающая определенным образом состояние физической системы. Но живой организм заинтересован не в самих воздействиях как таковых, а в том, о чем они сигнализируют, и соответственно не в оценке их физических параметров, а в тех соотношениях, которые с их помощью передаются. Вместе с тем понятно, что отнесение сигнала к тому или иному классу, то есть его распознавание, неизбежно основано на выделении ряда физических характеристик, образующих область признаков данного класса сигналов. Всякое чувственное отображение базируется на взаимоотношении в нем знаковых и образных моментов. В отличие от образа знак — это такой компонент психического отражения, который не имеет познавательно—образного сходства с соответствующим ему элементом или свойством объекта—оригинала. Если образ воспроизводит структуру оригинала с определенной степенью адекватности, то знаки такой структуры не воспроизводят. Но они воспроизводят в самом субъекте образы объектов—оригиналов, возникших в результате предшествовавших актов отражения. Простейшим примером естественных знаков являются модальности ощущений, из которых в результате движений и предметных действий формируются образы объектов, отображающие их структуру. Основная специфика высших форм отражения, наиболее прогрессивно совершенствующаяся в ходе эволюции, — извлекать информацию для самих себя и в то же время абстрагироваться от материального носителя этой информации. В отражающей системе мозга в результате взаимодействия с отражаемым объектом извлекается упорядоченность, соответствующая источнику отражения, а ее материальный носитель функционально исключается. Эта сторона отражения выражает его активный, творческий характер.

В каждый момент времени извлекается не вся информация, а лишь та, которая необходима для отражающей системы, ибо в процессе отражения последняя

меняется, испытывает преобразования внутри себя. Эти изменения, соответствующие какой—либо стороне воспринятого объекта, функционально выделяются и используются отражающей системой в качестве фактора самоуправления для сохранения ее качественной определенности. Поэтому построение образа определяется не субстанциональными, а функциональными параметрами на основе извлечения информации как неотъемлемого свойства отражаемого объекта. Сигнальный характер биологических форм отражения заключается в том, что организм извлекает информацию в соответствии как с наследственно фиксированной программой, так и с доминирующими в данный момент потребностями.

Избирательность (активность) отражения. В избирательности биологического отражения полнее всего проявляется целесообразный характер реакций организма, его действий, его поведения. При длительном многократном воздействии фактора внешней среды в организме возникает качественно новое явление — остается определенный след. Следовые процессы долговременной памяти — важнейший компонент в системе приспособительных реакций организма. Хотя отражение всегда вторично по отношению к своему оригиналу, П. К. Анохин (1968) выдвинул идею о существовании в животном мире «опережающего отражения». Логика гипотезы П. К. Анохина в том, что в долговременную память записываются только неоднократно повторяющиеся события. Та последовательность воздействий внешних событий, которая наблюдалась ранее, может с достаточной полнотой воспроизводиться в памяти, когда восприняты еще только сигнальные признаки начальных звеньев данной последовательности. Тогда отображение одного из таких событий, сопоставляемое с прошлыми отображениями других, приобретает характер отображения не единичных объектов, а целого класса объектов. Учитывая неперенное участие прошлого жизненного опыта в любых актах биологического отражения и при формировании целей, планов, программ, следует признать опережающий характер обязательным свойством отражательной деятельности мозга, которая испытывает существенные преобразования в эволюции живых существ. Согласно распространенному представлению, образ—след записывается в долговременную память в том случае, если в прошлом вероятность встречи с этим объектом была высокой. Использование же образов—следов для опережающего отражения действительности, то есть будущих событий и их последствий, с неизбежностью должно носить вероятностный характер при оперировании субъекта в непрерывно меняющейся внешней среде. Поэтому, чтобы сохранить свое приспособительное значение, образы—следы, соответствующие элементам прошлого жизненного опыта, должны характеризоваться избыточностью по отношению к вызвавшему их объекту.

Рассматривая проблему сходства образа и отражаемого объекта, необходимо учитывать два обстоятельства: во—первых, та или иная степень адекватности достигается во времени не мгновенно, а постепенно; во—вторых, окончательная оценка адекватности производится при соотнесении нового образа с его нервной моделью, созданной ранее на основе всего комплекса воздействий и прежнего жизненного опыта, то есть долговременной памяти. Иначе говоря, критерием адекватности является опыт, практика, которые фиксируются в виде следов и в дальнейшем служат эталонами для оценки новой информации. «В мозгу человека отражается природа. Проверяя и применяя в практике своей и в технике

правильность этих отражений, человек приходит к объективной истине». И далее: «...практика человека и человечества есть проверка, критерий объективности познания». Сегодня с достоверностью установлено, что разные внешние причины могут вызывать ощущения одной и той же модальности, и одна и та же внешняя причина в различных чувствительных органах производит ощущения различных модальностей. Впервые на факт независимости модальности ощущений от природы раздражителя обратил внимание И. Мюллер, который сформулировал закон так называемой специфической энергии. Абсолютизация этого закона привела к представлениям о том, что все ощущения зависят только от природы чувствующего аппарата, а не от объективной реальности, которая таким образом объявлялась непознаваемой. Именно на такой позиции стоял ученик И. Мюллера Герман Гельмгольц, который разработал теорию «иероглифов». Согласно последней, в ощущении и восприятии признаются лишь знаки, сигналы, а поэтому ощущения якобы существуют параллельно и независимо от внешнего мира. В конце XIX—начале XX в. группа исследователей из Германии организовала научную школу гештальтпсихологов (гештальт, нем. — форма, структура), которые провозгласили новую психологическую доктрину: в сознании образуются целостные образы (гештальты), не разложимые на сенсорные первоэлементы. Гештальтам присущи собственные характеристики и законы. Гештальтисты проповедовали принцип изначальной упорядоченности сенсорно—интеллектуальных структур и их динамических преобразований. Они утверждали, что образ надо изучать как самостоятельный феномен, а не как простой эффект стимула, а потому физиология изолированных нервных элементов и путей должна быть заменена на физиологию целостных и динамических структур—гештальтов, образование которых при решении задач подчиняется механизмам инсайта — внезапного схватывания отношений.

Наряду с рациональным элементом этой теории, интерес к которой в связи с изучением таких психофизиологических феноменов, как образная память и импринтинг, существенно возрос, необходимо иметь в виду следующее. Образ у ортодоксальных гештальтистов выступал в виде сущности особого рода, подчиненной собственным внутренним законам и отделенной от действия. Такие методологические предпосылки, отъединявшие сложные психофизиологические процессы от реальной действительности, повлекли за собой критику гештальтизма. Субъективный характер отражения. Достижения современной эволюционной физиологии с убедительностью свидетельствуют, что наибольшей точностью и полнотой отражения обладают высшие животные и человек с его способностью к абстрактному мышлению. Возникает вопрос: как с физиологических позиций оценить субъективный характер образа? Преобразование информации в какой—либо сенсорной системе зависит не только от ее свойств и функционального состояния, но практически от всех влияний, воспринимаемых мозгом и запечатленных в памяти. Они накладывают свой отпечаток на характер работы сенсорной системы, меняют ее избирательность, настройку, подвижность благодаря участию обратных связей и систем межсенсорной интеграции. Пространственно—временная структура объекта кодируется в мозге в форме определенной нервной модели, изоморфной внешнему воздействию. Нервная модель есть не что иное, как физиологические основы формирующихся субъективных образов. Последние не сводятся к нервным моделям, между субъективным образом и нервной моделью

имеется как принципиальное различие, так и определенное соответствие. Образ не существует в мозге объективно в виде некоторой уменьшенной материальной копии внешнего предмета. В то же время мозговая нейродинамическая система существует в качестве объективной реальности. Но она не может быть названа образом, так как не обладает предметным характером. Она является кодом отображаемого внешнего объекта. В нервной модели, не связанной с материальным носителем информации, производится акт абстрагирования от конкретного объекта. Субъективный образ воспроизводит не качество нервных процессов, состояние рецепторов или нейронов мозга, а особенности отражаемых явлений. Иными словами, субъективный образ возникает на базе нервных моделей при декодировании информации и соотношении ее с реально существующим материальным объектом. Этот этап отражения, получивший название декодирования, является довольно сложной и далеко не очевидной операцией в динамической структуре познания мира. В содержании образа собственная качественная определенность объекта не угасает, как это имеет место в нервной модели, а демаскируется. Субъективный образ предмета не является неизменным, статичным. Это существует только в абстракции, в действительном восприятии сразу же обнаруживается необходимо присущая образу динамика. До сих пор одной из нерешенных задач остается объяснение того, как совершается превращение материальных нейродинамических процессов в идеальное, в субъективный образ. Справедливо замечание о том, что пытаться объяснить идеальное анатомо—физиологическими свойствами мозга — такая же наивная затея, как объяснить денежную форму продукта труда физико—химическими свойствами золота (Э. С. Ильенков, 1962). Только исходя из структуры акта взаимодействия, рефлексорного по своему механизму, можно раскрыть сложную динамическую связь между предметом, его образом и материальной основой последнего, ибо содержание внешнего мира отражается субъектом не в формах деятельности мозга, а в формах деятельности субъекта, которые протекают в идеальном плане. Рефлексорный характер отражения. Логика приводит к необходимости анализировать различные сложные формы рефлексорной деятельности организма. Принципиальной сущностью условно—рефлексорного акта является то, что он базируется на механизмах, в которых заложены не только элементы прошлого и настоящего, но и элементы прогнозирования будущего. В этом его главный приспособительный смысл, то есть сигнальный характер. Через сложнорефлексорную деятельность организма наиболее полно проявляется субъективный, идеальный характер отражения. При этом нельзя не учитывать, что условный рефлекс — это лишь «частный и особый пример среди аппаратов, которыми совершается в человеке отражение и отраженная действительность». В связи с интенсивным развитием таких дисциплин, как бионика и нейрокибернетика, перед теорией отражения встают новые задачи, например изучение отражательных свойств технических систем связи и управления, то есть искусственно создаваемых человеком устройств. Необходимо изучение соизмеримости отражательных свойств человека и технических устройств в сложных системах «человек—машина» для усиления интеллектуальных и практических возможностей человека.

Лекция 3. Анализ и синтез в коре больших полушарий. Динамический стереотип, его структурно-функциональная организация, общие закономерности и условия формирования. Значение динамических стереотипов в формировании определенной системы поведения.

3.1. Аналитико-синтетическая деятельность.

3.2. Динамический стереотип.

3.3. Функциональная система организма и её роль в формировании поведенческого акта.

3.1. Аналитико-синтетическая деятельность.

Процессы обучения и воспитания усложняются по мере того, как ученик взрослеет. Вместо суммарного восприятия объясняемого, связанного с иррадиацией возбуждения, появляется способность к выделению в восприятии отдельных сторон предметов и явлений с последующей оценкой его целостного состояния. Благодаря этому мыслительная деятельность школьника проходит путь от частного к общему. Физиологический механизм таких изменений обусловлен аналитико-синтетической деятельностью коры полушарий головного мозга.

Анализ (аналитическая деятельность) – это способность организма разлагать, расчленять действующие на организм раздражители (образы внешнего мира) на простейшие составляющие элементы, свойства и признаки.

Синтез (синтетическая деятельность) – это процесс, противоположный анализу, заключающийся в выделении среди разложенных при анализе простейших элементов, свойств и признаков наиболее важных, существенных в данный момент и объединении их в сложные комплексы и системы.

Единство аналитико-синтетической деятельности мозга заключается в том, что организм с помощью сенсорных систем различает (анализирует) все действующие внешние и внутренние раздражители и на основании этого анализа формирует представление о них.

ВНД представляет собой аналитико-синтетическую деятельность коры и ближайших подкорковых образований ГМ, которая проявляется в способности выделять из окружающей среды ее отдельные элементы и объединять их в комбинации, точно соответствующие биологической значимости явлений окружающего мира.

Физиологическую основу синтеза составляют концентрация возбуждения, отрицательная индукция и доминанта. В свою очередь синтетическая деятельность является физиологической основой первой стадии образования условных рефлексов (стадии обобщения условных рефлексов, их генерализации). Стадию генерализации можно проследить в эксперименте, если образовывать условный рефлекс на несколько сходных условных сигналов. Достаточно упрочить реакцию на один такой сигнал, чтобы убедиться в появлении аналогичной реакции и на другой, с ним сходный, хотя на него рефлекс еще не образовывался. Это объясняется тем, что каждый новый условный рефлекс всегда имеет обобщенный характер и позволяет человеку составить только приблизительное представление о вызванном им явлении. Следовательно, стадией генерализации называется такое состояние формирования рефлексов, при котором они проявляются не только при действии подкрепленных, но и при действии сходных неподкрепляемых условных сигналов. У человека примером генерализации может служить начальный этап формирования

новых понятий. Первые сведения об изучаемом предмете или явлении всегда отличаются обобщенным и очень поверхностным характером. Только постепенно из него возникает относительно точное и полное знание предмета. Физиологический механизм генерализации условного рефлекса заключается в образовании временных связей подкрепляющего рефлекса с условными сигналами, близкими к основному. Генерализация имеет важное биологическое значение, т.к. приводит к обобщению действий, создаваемых сходными условными сигналами. Такое обобщение полезно, потому что дает возможность оценить общее значение вновь формирующегося условного рефлекса, пока что не считаясь с его частностями, в сущности которых можно разобраться позднее.

Физиологическую основу анализа составляют иррадиация возбуждения и дифференцировочное торможение. В свою очередь аналитическая деятельность является физиологической основой второй стадии образования условных рефлексов (стадии специализации условных рефлексов).

Если продолжить образование условных рефлексов на те же сходные раздражители, с помощью которых возникала стадия генерализации, то можно заметить, что через некоторое время условные рефлексы возникают уже только на подкрепляемый сигнал и не появляются ни на какой из сходных с ним. Это означает, что условный рефлекс стал специализированным. Стадию специализации характеризует возникновение условного рефлекса только на один основной сигнал с утратой сигнального значения всех остальных сходных условных сигналов. Физиологический механизм специализации заключается в угасании всех побочных условных связей. Явление специализации лежит в основе педагогического процесса. Первые впечатления, которые создаются учителем о предмете или явлении, всегда общи и только постепенно они уточняются и детализируются. Упрочивается лишь только то, что соответствует действительности и оказывается необходимым. Специализация, следовательно, направляет на существенное уточнение знаний об изучаемом предмете или явлении.

Анализ и синтез неразрывно связаны между собой. Аналитико-синтетическая (интегративная) деятельность нервной системы является физиологической основой восприятия и мышления.

Связь организма со средой тем совершеннее, чем более развито свойство нервной системы анализировать, выделять из внешней среды сигналы, действующие на организм, и синтезировать, объединять те из них, которые совпадают с какой-либо его деятельностью. Анализу и синтезу подвергается также и обильная информация, поступающая из внутренней среды организма.

На примере ощущения и восприятия человеком частей предмета и всего предмета в целом еще И.М.Сеченов доказывал единство механизмов аналитической и синтетической деятельности. Ребенок, например, видит на картине изображение человека, всю его фигуру и одновременно замечает, что человек состоит из головы, шеи, рук и т.д. Это достигается благодаря его способности «...ощущать каждую точку видимого предмета отдельно от других и вместе с тем все разом».

В каждой анализаторной системе осуществляются три уровня анализа и синтеза раздражений:

- 1) в рецепторах – простейшая форма выделения из внешней и внутренней среды организма сигналов, кодирование их в нервные импульсы и посылка в вышележащие отделы;

2) в подкорковых структурах – более сложная форма выделения и объединения раздражителей различного рода безусловных рефлексов и сигналов условных рефлексов, реализующихся в механизмах взаимоотношения выше- и нижележащих отделов ЦНС, т.е. анализ и синтез, начавшиеся в рецепторах органов чувств, продолжают в таламусе, гипоталамусе, ретикулярной формации и других подкорковых структурах. Так, на уровне среднего мозга будет оценена новизна этих раздражений (анализ) и возникнет целый ряд приспособительных реакций: поворот головы в сторону звука, прислушивание и пр. (синтез – чувствующие возбуждения будут объединены с двигательными);

3) в коре мозга – высшая форма анализа и синтеза сигналов, поступающих со всех анализаторов, в результате чего создаются системы временных связей, составляющие основу ВНД, формируются образы, понятия, смысловое различение слов и т.д.

Анализ и синтез осуществляются по определенной программе, закрепленной как врожденными, так и приобретенными нервными механизмами.

Для понимания механизмов аналитико-синтетической деятельности мозга имеют большое значение представления И.П.Павлова о коре головного мозга как о мозаике из тормозных и возбуждательных пунктов и в то же время как о динамической системе (стереотипе) этих пунктов, а также о корковой системности в виде процесса объединения «пунктов» возбуждения и торможения в систему. Системность работы мозга выражает его способность к высшему синтезу. Физиологический механизм такой способности обеспечивается следующими тремя свойствами ВНД:

- а) взаимодействием комплексных рефлексов по законам иррадиации и индукции;
- б) сохранением следов сигналов, создающих преемственность между отдельными компонентами системы;
- в) закреплении складывающихся связей в виде новых условных рефлексов на комплексы. Системность создает целостность восприятия.

Наконец, к известным общим механизмам аналитико-синтетической деятельности относится «переключение» условных рефлексов, впервые описанное Э.А.Асратяном.

Условно-рефлекторное переключение – это форма изменчивости условно-рефлекторной деятельности, при которой один и тот же раздражитель от изменения обстановки меняет свое сигнальное значение. Это означает, что под влиянием обстановки происходит смена одной условно-рефлекторной деятельности на другую. Переключение является более сложным видом аналитико-синтетической деятельности коры мозга по сравнению с динамическим стереотипом, цепным условным рефлексом и настройкой.

Физиологический механизм условно-рефлекторного переключения еще не установлен. Возможно, что в его основе лежат сложные процессы синтеза различных условных рефлексов. Допустимо также, что временная связь первоначально формируется между корковым пунктом условного сигнала и корковым представителем безусловного подкрепления, а затем между ним и переключающим агентом, и уже наконец между корковыми пунктами условного и подкрепляющего сигналов.

В деятельности человека процесс переключения очень важен. В педагогической деятельности особенно часто с ним приходится встречаться

учителю, работающему с младшими школьниками. Ученикам этих классов часто бывает трудно перейти как от одних операций к другим в русле одной деятельности, так и от одного урока к другому (например, от чтения к письму, от письма к арифметике). Недостаточную переключаемость учащихся учителя нередко квалифицируют как проявление невнимательности, рассеянности, отвлекаемости. Вместе с тем, это не всегда бывает так. Нарушение переключения очень нежелательно, потому что оно вызывает отставание ученика от изложения учителем содержания урока, в связи с чем в дальнейшем возникает ослабление внимания. Поэтому переключаемость как проявление гибкости и лабильности мышления следует у учащихся воспитывать и развивать.

У ребенка аналитическая и синтетическая деятельность мозга обычно развита недостаточно. Маленькие дети сравнительно быстро выучиваются говорить, но они совершенно не в состоянии выделить части слов, например, разбить слоги на звуки (слабость анализа). С еще большим трудом им удастся составить из букв отдельные слова или хотя бы слоги (слабость синтеза). Эти обстоятельства важно учитывать при обучении детей письму. Обычно обращают внимание на развитие синтетической деятельности мозга. Детям дают кубики с изображением букв, заставляют из них складывать слоги и слова. Однако обучение продвигается медленно, потому что не принимается во внимание аналитическая деятельность мозга детей. Для взрослого человека ничего не стоит решить, из каких звуков состоят слоги «да», «ра», «му», а для ребенка это большой труд. Он не может оторвать гласную от согласной. Поэтому в начале обучения рекомендуется разбивать слова на отдельные слоги, а затем слоги на звуки.

Таким образом, принцип анализа и синтеза охватывает всю ВНД и, следовательно, все психические явления. Анализ и синтез протекают у человека сложно в связи с наличием у него словесного мышления. Основной компонент человеческого анализа и синтеза – это речедвигательный анализ и синтез. Любой вид анализа раздражителей происходит при активном участии ориентировочного рефлекса.

Анализ и синтез, происходящие в коре мозга, делятся на низший и высший. Низший анализ и синтез присущ первой сигнальной системе. Высший анализ и синтез – это анализ и синтез, осуществляющийся совместной деятельностью первой и второй сигнальных систем при обязательном осознании человеком предметных отношений действительности.

Любой процесс анализа и синтеза обязательно включает в себя в качестве составной части свою завершающую фазу – результаты действия. Мозговым анализом и синтезом порождаются психические явления.

3.2. Динамический стереотип.

Динамический стереотип – это система условных и безусловных рефлексов, представляющая собою единый функциональный комплекс. Иначе говоря, динамический стереотип – это относительно устойчивая и продолжительная система временных связей, образующаяся в коре мозга в ответ на осуществление одних и тех же видов деятельности в одно и то же время, в одной и той же последовательности изо дня в день, т.е. это серия автоматических действий или серия условных рефлексов, доведенных до автоматического состояния. ДС может существовать долгое время без какого-либо подкрепления.

Физиологическую основу формирования начального этапа динамического стереотипа составляют условные рефлексы на время. А вот механизмы динамического стереотипа глубоко еще не изучены.

ДС играет важную роль в обучении и воспитании детей. Если ребенок ежедневно в одно и то же время ложится спать и просыпается, завтракает и обедает, выполняет утреннюю гимнастику, проводит закаливающие процедуры и т.д., то у ребенка вырабатывается рефлекс на время. Последовательная повторяемость этих действий формирует у ребенка динамический стереотип нервных процессов в коре головного мозга.

Можно считать, что причина того, что называется перегрузкой учащихся, имеет функциональную природу и вызвана не только дозированием и трудностью учебных заданий, но и негативным отношением учителей к динамическому стереотипу, как важнейшей физиологической основе обучения. Учителям не всегда удается построить урок так, чтобы он представлял систему динамического стереотипа. Если бы содержание каждого нового урока органически связывалось с предыдущим и последующим в единую подвижную систему, позволявшую, при необходимости, вносить в нее изменения, как в динамический стереотип, а не как простое дополнение, то труд учащихся был бы настолько облегчен, что он уже не вызывал бы перегрузки.

Упрочение динамического стереотипа является физиологической основой склонностей человека, получивших в психологии обозначение привычек. Привычки приобретаются человеком различно, но, как правило, без достаточных побуждений и часто совершенно стихийно. Однако по механизму динамического стереотипа формируются не только такие, но и целенаправленные привычки. К их числу можно отнести вырабатываемый школьником режим дня.

Каждая привычка вырабатывается и укрепляется путем тренировки по принципу условного рефлекса. При этом пусковыми сигналами для них служат внешние и внутренние раздражения. Например, мы делаем утреннюю зарядку не только потому, что привыкли к этому, но и потому, что видим спортивные снаряды, которые в нашем сознании связаны с утренней зарядкой. Подкреплением этой привычки служит как сама утренняя зарядка, так и чувство удовлетворения, наступающее после нее.

С физиологической точки зрения навыки представляют собой динамические стереотипы, иными словами, цепи условных рефлексов. Хорошо выработанный навык утрачивает связь со второй сигнальной системой, которая является физиологической основой сознания лишь в том случае, если совершена ошибка, т.е. осуществлено движение, не достигающее нужного результата, появляется ориентировочный рефлекс. Возникающие при этом возбуждения растормаживают заторможенные связи автоматического навыка, и он снова осуществляется под контролем второй сигнальной системы, или, говоря психологическим языком, сознания. Теперь ошибка исправляется и осуществляется нужное условно-рефлекторное движение.

Динамический стереотип человека включает не только большое количество разнообразных двигательных навыков и привычек, но и привычный образ мыслей, убеждений, представлений об окружающих событиях.

Современность требует переделки привычных взглядов, а случается, – и прочных убеждений, т.е. создается ситуация, когда от одного динамического

стереотипа надо переходить к другому. А это сопряжено с появлением соответствующих неприятных чувств. В этом случае наша нервная система не всегда легко справляется с жизненной задачей. Трудность заключается в том, что прежде чем выработать новое отношение к действительности (новый жизненный стереотип), требуется разрушить старое отношение к ней. Поэтому некоторым людям довольно трудно дается перестройка любого элемента жизненного стереотипа, не говоря уже о перестройке представлений и убеждений. Трудна переделка стереотипов и в детском возрасте.

И.П.Павлов пришел к выводу, что эмоциональные состояния могут зависеть от того, поддерживается ли динамический стереотип или нет. При поддержании динамического стереотипа обычно проявляются положительные эмоции, а при изменении стереотипа – отрицательные.

Следует отметить, что в осуществлении сложных стереотипов важное значение принадлежит настройке, т.е. такому состоянию готовности к деятельности, которое образовано по механизму временной связи. Возникновение условнорефлекторной настройки можно заметить у учеников, делящих учебные предметы на любимые и нелюбимые. На урок к преподавателю, преподающему любимый предмет, школьник идет с желанием, и это можно видеть по его хорошему настроению. На урок к преподавателю нелюбимого предмета, а может быть, и к нелюбимому преподавателю, ученик идет часто с плохим, иногда даже с подавленным настроением. Причина такого поведения школьника лежит в условно-рефлекторной настройке от комплекса обстановки классов, сущности учебного предмета, поведения учителя. Несходная обстановка вызывает и разную настройку.

3.3. Функциональная система организма и её роль в формировании поведенческого акта.

Поведенческий акт – это взаимодействие с окружающим миром, опосредованное внешней (двигательной) и внутренней (психофизиологической) активностью, направленное на достижение конкретного результата. Принцип интегрирования частных механизмов был назван П.К.Анохиным принципом «функциональной системы».

Функциональная система – это динамическая совокупность различных органов и систем, формирующаяся с целью достижения приспособительного (полезного) для организма результата.

Выделяют два типа функциональных систем:

Ф.С. первого типа обеспечивают постоянство определённых констант внутренней среды за счёт системы саморегуляции, звенья которой не выходят за пределы самого организма. Примером является функциональная система поддержания постоянства биологических констант: артериального давления, температуры тела, осмотического давления и т.д.

Ф.С. второго типа используют внешнее звено саморегуляции. Они обеспечивают приспособительный эффект благодаря выходу за пределы организма через связь с окружающей средой, через изменение поведения. Именно Ф.С. второго типа лежат в основе различных поведенческих актов, различных типов поведения.

Согласно П. К. Анохину, физиологическая архитектура поведенческого акта строится из последовательно сменяющих друг друга стадий: афферентного синтеза, принятия решения, акцептора результатов действия, эфферентного синтеза,

формирования самого действия и оценки достигнутого результата. Поведенческий акт любой степени сложности начинается со стадии афферентного синтеза.

Афферентный синтез – это процесс сопоставления, отбора и синтеза разнообразных афферентных сигналов, на основе которого строится всё последующее поведение. Важность А.С. состоит в том, что этот этап определяет всё последующее поведение. Благодаря А.С. организм из множества раздражителей отбирает главное и создаёт цель поведения. Возбуждение, вызванное внешним стимулом, действует не изолированно. Оно непременно вступает во взаимодействие с другими афферентными возбуждениями, имеющими другой функциональный смысл. Головной мозг производит обширный синтез всех сигналов внешнего мира, которые поступают в мозг по многочисленным сенсорным каналам. И только в результате синтеза этих афферентных возбуждений создаются условия для осуществления определённого целенаправленного поведения.

Содержание же А.С. в свою очередь определяется влиянием нескольких компонентов: мотивационного возбуждения, памяти, обстановочной афферентации, пускового стимула.

Мотивационное возбуждение появляется в ЦНС с возникновением какой-либо потребности, оно имеет доминирующий характер, т.е. подавляет остальные мотивации и направляет поведение организма на достижение полезного результата, который удовлетворяет имеющуюся потребность. Мотивационное возбуждение, возникающее в лобных долях больших полушарий (идеальные потребности) или в рецепторах внутренней среды организма (физиологические потребности), направляется в лимбическую систему и ретикулярную формацию. В результате осуществляется неспецифическая активация мозга, без которой была бы невозможна любая деятельность организма. Активирующее влияние РФ даёт возможность мозгу изучить окружающую обстановку и выбрать удобный момент для осуществления наиболее целесообразной в данной ситуации реакции.

Обстановочная афферентация – это, по мнению П.К.Анохина, тип афферентных воздействий, включающий в себя не только стационарную обстановку, в которой предпринимается тот или иной поведенческий акт, но и ряд последовательных афферентных воздействий, приводящих в конечном итоге к созданию общей ситуации поведенческого акта. На основе обстановочных раздражителей организм оценивает возможность реализации доминирующей потребности. В одних случаях обстановочная афферентация может способствовать, а в других – препятствовать реализации мотивации (например, приём пищи человеком в раной обстановке).

Мотивационное возбуждение и обстановочная афферентация, активируя мозг, обеспечивают извлечение из блоков памяти информации, необходимой для будущего поведения. П.К.Анохин в кн. «Узловые вопросы теории функциональных систем» писал: «Если бы совокупность обстановочных и пусковых раздражений не была бы тесно связана с прошлым опытом, отложенным в аппаратах памяти», афферентный синтез был бы невозможен. На основе взаимодействия мотивационного возбуждения, обстановочной афферентации и механизмов памяти формируется готовность к определённому поведению. Но для того чтобы она трансформировалась в целенаправленное поведение, необходимо воздействие со стороны пусковых раздражителей.

Пусковая афферентация связана с действием сигнала, который является непосредственным стимулом для запуска той или иной реакции. Пусковыми могут быть как условно-рефлекторные раздражители, так и новые, необычные для данной ситуации (например, крадущийся по крыше котёнок при резком звуке отпрыгивает от края. Или: звонок, извещающий об окончании урока ускоряет движения дописывающего работу ученика). Иногда целенаправленное поведение начинается и при отсутствии явного пускового стимула (например, реакции на время: сон, приём пищи и т.д.).

Завершение стадии афферентного синтеза сопровождается переходом в стадию принятия решения, под которой понимают избирательное возбуждение комплекса нейронов, обеспечивающее возникновение единственной реакции, направленной на удовлетворение доминирующей потребности. Организм обладает множеством степеней свободы в выборе реакции. При принятии решения выбирается какая-то одна поведенческая реакция, все остальные степени свободы тормозятся. Именно стадия принятия решения формирует физиологический аппарат предвидения результатов, удовлетворяющих доминирующую потребность организма – акцептор результатов действия (АРД). В нём формируется модель будущего действия и складывается его программа. Кроме того, акцептор результатов действия обеспечивает постоянное сопоставление и оценку результатов действия с составленной ранее программой. Именно этот аппарат даёт организму единственную возможность исправить ошибки поведения или довести несовершенные поведенческие акты до совершенных (например, когда человек чинит карандаш, то его действия будут продолжаться до тех пор, пока реальный итог не согласуется с моделью очиненного карандаша, сформированной в АРД). Предполагают, что АРД представлен сетью вставочных нейронов, охваченных кольцевым взаимодействием. Возбуждение, попав в эту сеть, длительное время продолжает в ней циркулировать. Благодаря этому механизму и достигается продолжительное удержание цели как основного регулятора поведения. В структуру АРД включается также и эмоциональный компонент. Если реальные данные о ходе выполнения действия согласуются с моделью, находящейся в АРД, то человек испытывает положительные эмоции. Если получаемые сведения не согласуются с моделью действия, то человек испытывает отрицательные эмоции, которые мобилизуют резервы его организма на достижение поставленной цели.

Но до того как целенаправленное поведение начнёт осуществляться, развивается ещё одна стадия – стадия эфферентного синтеза, на которой осуществляется динамическое объединение вегетативных и соматических функций в целостный поведенческий акт. Эта стадия характеризуется тем, что действие уже сформировано как центральный процесс, но внешне ещё не реализуется.

Стадия целенаправленного действия осуществляется под влиянием эфферентного возбуждения, достигающего исполнительных механизмов.

Ведущим компонентом функциональной системы является результат. Стадия оценки достигнутого результата реализуется с помощью обратной афферентации, под которой понимается информация о конечных результатах действия. Через звено обратной афферентации осуществляется постоянная оценка реально достигнутого результата с тем, который был запрограммирован в АРД. Результат этой оценки и определяет дальнейшее поведение. Если результат соответствует прогнозируемому, то организм переходит к формированию другого

поведенческого акта. При несоответствии результата прогнозу в АД возникает рассогласование, являющееся стимулом для новой цепи реакций. В этом случае возникает ориентировочно-исследовательская реакция, в результате которой перестраивается афферентный синтез, принимается новое решение, создаётся новый акцептор результатов действия и строится новая программа действий. Это происходит до тех пор, пока результаты поведения не станут соответствовать свойствам нового акцептора действия.

Согласно теории функциональной системы, хотя поведение и строится на рефлекторном принципе, но оно не может быть определено как последовательность или цепь рефлексов. Поведение отличается от совокупности рефлексов наличием особой структуры, включающей в качестве обязательного элемента программирование, которое выполняет функцию опережающего отражения действительности. Постоянное сравнение результатов поведения с этими программирующими механизмами и обуславливают целенаправленность поведения. Таким образом, в рассмотренной структуре (архитектонике) поведенческого акта отчётливо представлены главные характеристики поведения: его целенаправленность и активная роль субъекта в процессе построения поведения.

Лекция 4. «Механизмы ассоциативного обучения, памяти и индивидуальных различий, потребностей, мотивации и эмоций»

4.1. Память, её виды. Биологическое значение памяти.

4.2. Физиологические механизмы мгновенной и кратковременной памяти.

4.3. Долговременная память, её основные компоненты и механизмы.

4.1. Память, её виды. Биологическое значение памяти.

Память — одно из основных свойств ЦНС, выражающееся в способности на короткое или длительное время сохранять информацию (отпечатки, следы) о событиях внешнего мира и реакциях организма. Память как единый процесс складывается из трех взаимосвязанных этапов: запоминания, хранения опыта и воспроизведение опыта. Память - собирательный термин, обозначающий совокупность процессов запоминания, сохранения и восстановления опыта (воспринятого, пережитого или сделанного).

Согласно гипотезе А. Н. Леонтьева о происхождении психики, именно память, понятая как способность к элементарному научению, является критерием возникновения психики в филогенезе. Эта способность делает возможным приобретение тех способов поведения, которые не были запрограммированы генетически. Важнейшая особенность психики человека состоит в том, что отражение внешних воздействий человек использует в будущем. Психическое развитие человека возможно потому, что он сохраняет приобретенный опыт и знания.

Важнейшая особенность психики состоит в том, что отражение внешних воздействий человек использует в будущем. Формирование опыта было бы невозможно, если бы накопленный индивидуальный опыт исчезал бесследно. Информация, полученная в прошлом, сохраняется и воспроизводится индивидом в тех случаях, когда ему это необходимо. Это и есть наша память.

Функции памяти.

Функция приобретения, сохранения и использования личного опыта (развитие и научение);

Присвоение, сохранение, использование и передачи общественно-исторического опыта;

Память, как условие единства личного сознания или тождества личности.

Научение. Память позволяет человеку накапливать, сохранять и впоследствии использовать личный жизненный опыт, в ней хранятся знания и навыки. Память лежит в основе способностей человека, является условием научения, приобретения знаний, формирования умений и навыков. Без памяти невозможно нормальное функционирование ни личности, ни общества. Она позволяет ему накапливать, сохранять и впоследствии использовать личный жизненный опыт. Все закрепление знаний и навыков относится к работе памяти.

Развитие. Разнообразные инстинкты, врожденные и приобретенные механизмы поведения - это приобретённый или запечатленный в процессе индивидуальной жизни опыт, передаваемый по наследству. Без постоянного обновления такого опыта, его воспроизводства в подходящих условиях живые организмы не смогли бы адаптироваться к текущим быстро меняющимся событиям жизни. Не помня о том, что с ним было, организм просто не смог бы совершенствоваться дальше, так как то, что он приобретает, не с чем было бы

сравнивать и оно бы безвозвратно утрачивалось. Благодаря своей памяти, ее совершенствованию человек выделился из животного царства и достиг тех высот, на которых он сейчас находится.

Виды памяти. Различают память наследуемую (генетическую) и ненаследуемую (индивидуальную). Кроме того, выделяют и такие виды памяти, как образная (которая воспроизводит образ жизненно важного объекта, эмоциональную (когда аналогичная ситуация вызывает эмоции, характерные для происходивших ранее в этой ситуации событий), словесно-логическую (она обусловлена развитием речи и свойственна только человеку). По времени сохранения информации различают: непосредственный отпечаток сенсорной информации (сенсорная память), кратковременную и долговременную память.

Биологическая память – это способность живых существ воспринимая воздействие из вне закреплять, сохранять, а в последствии и воспроизводить, вызываемые этими воздействиями изменения функционального состояния и структуры.

Различают три формы биологической памяти:

Генетическая память. Представляет собой память биологического вида, носителем которой являются нуклеиновые кислоты, то есть ДНК и РНК, которые способны обеспечить стабильность хранения информации. Это та форма памяти, в которой локализована наследственная память клетки. Появляется первой в эволюционном развитии.

Иммунологическая память. Она связана с генетической и состоит в способности иммунной системы после первой встречи с генетически чужеродными телами (антигенами), узнавать их при повторной встрече.

Нейрологическая память. Или нервная память. Она возникает в процессе эволюции в связи с дифференцировкой нервной системы и оказывается наиболее сложно организованной. Нейрологическая память – это совокупность следов пройденного, определяющее поведение в наступающем настоящем. Эта память заключается в изменениях нервной системы, которые сохраняются в течение некоторого времени и влияют на протекание будущих рефлекторных реакций. Комплекс таких структурно-функциональных изменений, включающих запечатление не только определенной внешней ситуации, но и субъективное отношение организма к ней, называется энграммой. Энграмма оказывается избыточной, поскольку используется весь приобретенный опыт и энграмма опирается на факторы, которые уже отсутствуют в настоящем времени, благодаря этому энграмма служит основой активности организма и реалистического прогнозирования им будущих ситуаций.

Память организована во времени и пространстве. Формирование и воспроизведение энграмм возможно при их временном свертывании на основе существования собственного времени мозга, в результате создается внутренний хронотип, то есть внутренний пространственно временной образ внешнего мира. В зависимости от механизмов, длительности хранения информации различают разные виды памяти.

Временная организация памяти:

Стим → Сенсорная → Первичная → Вторичная → Третичная
ул память память память память

(менее секунды) ↓	(несколько сек) ↓	(минуты- годы) ↓	↓
Забывание	Забывание при замене старой информации на новую (интерференц ия)	Забывание использова нии при длительном	Забывание не происходит
Мгновенная	Краткосрочна я	Долгосрочная	

Сенсорная память – это первичные следовые процессы, которые длятся менее секунды, затем происходит забывание. Сенсорная память человека не зависит от его воли и не может быть подвергнута сознательному контролю. Этот вид памяти зависит от функционального состояния организма и обладает индивидуальными особенностями. Время сохранения образа внешнего мира неодинаково для различных органов чувств. Наиболее длительно сохраняются зрительные образы. Непосредственный отпечаток сенсорной информации не воспроизводим.

Разновидностью сенсорной памяти является эйдетическая память – это такой вид памяти, при котором период сохранения зрительного образа составляет десятки минут.

Краткосрочная память забывание происходит при замене старой информации на новую, а если этого не происходит она переходит в долгосрочную память, то есть информация будет храниться в нервной системе уже длительное время.

Кратковременная память формируется на базе непосредственного отпечатка сенсорной информации. Обеспечивает удержание ограниченной части поступающих сигналов из внешней среды, позволяет воспроизводить какую-то часть предъявляемого материала и тем самым некоторое время использовать определенное количество информации.

Долговременная память обеспечивает сохранение информации неограниченное время. В системе долговременной памяти, объем которой практически не ограничен, сохраняется огромное количество информации без ее искажения. Информация при необходимости может легко воспроизводиться. При переходе от краткосрочной к долгосрочной памяти происходит консолидация (упрочнение) энграммы и краткосрочная и долгосрочная память представляют собой единые звенья одного процесса.

Механизмы памяти:

Реверберационная теория базировалась на существовании в структурах мозга замкнутых нейронных цепей. Известно, что аксоны нервных клеток соприкасаются не только с дендритами других клеток, но могут и возвращаться обратно к телу своей же клетки. Благодаря такой структуре нервных контактов, появляется возможность циркуляции нервного импульса по реверберирующим (постепенно затухающим) кругам возбуждения разной сложности. В результате возникающий в клетке разряд возвращается к ней либо сразу, либо через промежуточную цепь

нейронов и поддерживает в ней возбуждение. Эти стойкие круги реверберирующего возбуждения не выходят за пределы определенной совокупности нервных клеток и рассматриваются как физиологический субстрат сохранения энграмм. Именно в реверберационном круге возбуждения происходит переход из кратковременной в долговременную память. Однако реверберационная теория не дает ответа на ряд вопросов. В частности, она не объясняет причину возврата памяти после электрошоковых воздействий, когда, согласно этой теории, в подобных случаях возврата памяти не должно быть.

Биохимические исследования памяти опирались на предположение, что все этапы формирования, удержания и воспроизведения энграмм можно представить в виде последовательности биохимических процессов. Опыты Г. Хидена показали, что образование следов памяти сопровождается изменениями свойств РНК и белка в нейронах. Было установлено, что РНК играет важную роль в механизмах формирования и сохранения следов памяти. Однако в более поздних работах было показано, что в консолидации энграмм памяти ведущую роль играет ДНК, которая может служить хранилищем не только генетической, но и приобретенной информации, а РНК обеспечивает передачу специфического информационного кода. Высказывалось даже предположение, что неспособность зрелых нейронов делиться имеет своей целью предотвратить разрушение приобретенной информации, хранящейся в ДНК нейрона.

4.2. Физиологические механизмы мгновенной и кратковременной памяти.

Память как основа процессов обучения и мышления включает в себя четыре тесно связанных между собой процесса: запоминание, хранение, узнавание, воспроизведение. На протяжении жизни человека его память становится вместительным огромного количества информации.

Не все, что воспринимается, переживается или делается человеком, сохраняется в памяти, значительная часть воспринятой информации со временем забывается. Забывание проявляется в невозможности узнать, припомнить что-либо или в виде ошибочного узнавания, припоминания. Причиной забывания могут стать разные факторы, связанные как с самим материалом, его восприятием, так и с отрицательными влияниями других раздражителей, действующих непосредственно вслед за заучиванием (феномен ретроактивного торможения, угнетения памяти). Процесс забывания в значительной мере зависит от биологического значения воспринимаемой информации, вида и характера памяти.

Виды памяти классифицируют по форме проявления (образная, эмоциональная, логическая, или словесно-логическая), по временной характеристике, или продолжительности (мгновенная, кратковременная, долговременная).

Образная память проявляется формированием, хранением и воспроизведением ранее воспринятого образа реального сигнала, его нервной модели. Под эмоциональной памятью понимают воспроизведение некоторого пережитого ранее эмоционального состояния при повторном предъявлении сигнала, вызвавшем первичное возникновение такого эмоционального состояния. Эмоциональная память характеризуется высокой скоростью и прочностью. В этом, очевидно, главная причина более легкого и устойчивого запоминания человеком эмоционально окрашенных сигналов, раздражителей. Напротив, серая, скучная информация запоминается намного труднее и быстро стирается в памяти.

Логическая (словесно-логическая, семантическая) память — память на словесные сигналы, обозначающие как внешние объекты и события, так и вызванные ими ощущения и представления.

Мгновенная (иконическая) память заключается в образовании мгновенного отпечатка, следа действующего стимула в рецепторной структуре. Этот отпечаток, или соответствующая физико-химическая энграмма внешнего стимула, отличается высокой информативностью, полнотой признаков, свойств (отсюда и название «иконическая память», т. е. четко проработанное в деталях отражение) действующего сигнала, но и высокой скоростью угасания (хранится не более 100—150 мс, если не подкрепляется, не усиливается повторным или продолжающимся стимулом).

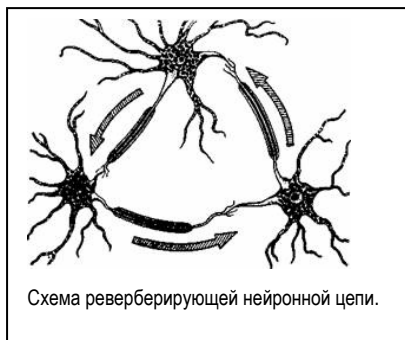
Нейрофизиологический механизм иконической памяти заключается в процессах рецепции действующего стимула и ближайшего последствия (когда реальный стимул уже не действует), выражаемого в следовых потенциалах, формирующихся на базе рецепторного электрического потенциала. Продолжительность и выраженность этих следовых потенциалов определяется как силой действующего стимула, так и функциональным состоянием, чувствительностью и лабильностью воспринимающих мембран рецепторных структур. Стирание следа памяти происходит за 100—150 мс.

Биологическое значение иконической памяти заключается в обеспечении анализаторных структур мозга возможностью выделения отдельных признаков и свойств сенсорного сигнала, распознавания образа. Иконическая память хранит в себе не только информацию, необходимую для четкого представления о сенсорных сигналах, поступающих в течение долей секунды, но и содержит несравненно больший объем информации, чем может быть использовано и реально используется на последующих этапах восприятия, фиксации и воспроизведения сигналов. При достаточной силе действующего стимула иконическая память переходит в категорию краткосрочной (кратковременной) памяти.

Кратковременная память — оперативная память, обеспечивающая выполнение текущих поведенческих и мыслительных операций. В основе кратковременной памяти лежит повторная многократная циркуляция импульсных разрядов по круговым замкнутым цепям нервных клеток.

Реверберационная гипотеза природы кратковременной памяти. Кольцевые структуры могут быть образованы и в пределах одного и того же нейрона путем возвратных сигналов, образуемых концевыми (или боковыми, латеральными) разветвлениями аксонного отростка на дендритах этого же нейрона. В результате многократного прохождения импульсов по этим кольцевым структурам в последних постепенно образуются стойкие изменения, закладывающие основу последующего формирования долгосрочной памяти. В этих кольцевых структурах могут участвовать не только возбуждающие, но и тормозящие нейроны. Продолжительность кратковременной памяти составляет секунды, минуты после непосредственного действия соответствующего сообщения, явления, предмета. Согласно этой теории, субстратом, хранящим поступающую информацию, является так называемая нейронная ловушка, образуемая из цепи нейронов, что обеспечивает длительную циркуляцию возбуждения по таким кольцевым связям. Если импульсация, подобная той, которая сформировала реверберационную цепочку, будет повторно поступать к тому же нейрону, то возникает закрепление

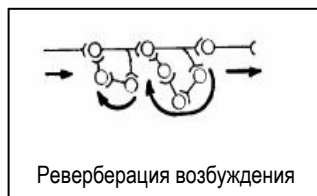
следов этих процессов в памяти. Отсутствие повторной импульсации или приход тормозного импульса к одному из нейронов цепочки реверберации, приводит к прекращению реверберации, забыванию.



Эта теория допускает наличие замкнутых кругов циркуляции импульсного возбуждения как внутри коры большого мозга, так и между корой и подкорковыми образованиями (в частности, таламокортикальные нервные круги), содержащими как сенсорные, так и гностические (обучаемые, распознающие) нервные клетки. Внутрикоровые и таламокортикальные реверберационные круги как структурная основа нейрофизиологического механизма краткосрочной

памяти образованы корковыми пирамидными клетками V—VI слоев преимущественно лобных и теменных областей коры большого мозга.

Участие структур гиппокампа и лимбической системы мозга в краткосрочной памяти связано с реализацией этими нервными образованиями функции различения новизны сигналов и считывания поступающей афферентной информации на входе бодрствующего мозга (О. С. Реализация феномена краткосрочной требует и реально не связана с химическими и структурными и синапсах, так как для



Виноградова). памяти практически не существенными изменениями в нейронах соответствующих

изменений в синтезе матричных (информационных) РНК требуется большее время. Таким образом, основой КП является возникновение непродолжительных обратимых изменений физико-химических свойств мембраны, а также динамики медиаторов в синапсах. Ионные токи через мембрану в сочетании с кратковременными метаболическими сдвигами во время активации синапсов могут привести к изменению эффективности синаптической передачи, длящейся несколько секунд.

Электротоническая теория памяти основана на том, что кратковременная память может быть объяснена специфическими явлениями, развивающимися при прохождении нервных импульсов через синапсы и развитии в них электротонических потенциалов, которые регистрируются в течение нескольких минут и даже часов и способны облегчить прохождение импульсов через строго определенные синапсы. Сильное раздражение нейронов любого уровня ЦНС часто приводит к явлению посттетанической потенциации, которая выражается в нарастании возбудимости этого нейрона и развитии длительной импульсной активности после прекращения раздражения.

4.3. Долговременная память, её основные компоненты и механизмы.

Физиологические механизмы долговременной памяти. Этот вид памяти не может базироваться только на циркуляции импульсов или изменениях электрофизиологических характеристик отдельных нейронов. При различных воздействиях на организм (гипоксия, наркоз, охлаждение, сон) могут разрушаться кольцевые реверберационные связи и снижаться возбудимость нейронов. При этом огромное количество информации сохраняется в долговременной памяти в неизменном виде.

Биохимическая теория развивает представление об активировании ферментативных процессов при образовании медиаторов или перестройке мембраны нейронов. Было обнаружено, что при активации нейрональных процессов в них происходит интенсификация белкового обмена. Исследованиями показано, что в хранении и воспроизведении следов информации необходимы специфические белки. Кроме того показано, что торможение синтеза белка приводит к нарушению или прекращению консолидации следов в долговременной памяти. Уже можно с уверенностью сказать, что в механизмах долговременной памяти перестройка структур молекул ДНК и РНК в нейронах головного мозга играет первостепенную роль.

Превращение краткосрочной памяти в долговременную обусловлено наступлением стойких изменений синаптической проводимости как результат повторного возбуждения нервных клеток. Переход кратковременной памяти в долгосрочную (консолидация памяти) обусловлен химическими и структурными изменениями в соответствующих нервных образованиях.

По одной из гипотез, получивших широкий резонанс, ввод информации в мозг сопровождается возникновением энграммы. В результате процесса научения возникают физические, химические и морфологические изменения в нервных структурах, которые сохраняются некоторое время и оказывают существенное влияние на осуществляемые организмом рефлекторные реакции. Совокупность таких структурно-функциональных изменений в нервных образованиях, известная под названием «энграмма» (след) действующих раздражителей становится важным фактором, определяющим все разнообразие приспособительного адаптивного поведения организма.

Эта энграмма сама по себе недолговечна и закрепляется лишь при достаточной интенсивности модулирующих процессов, вызванных воздействием сопутствующих неспецифических реакций (ориентировочных, эмоциональных). Закрепление осуществляется параллельно через соответствующие структурно-биохимические изменения на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях. С точки зрения этой гипотезы кратковременная память участвует в закреплении энграммы за счет преобразования синапсов (избирательное повышение эффективности синаптической передачи), а также повышении возбудимости постсинаптических нейронов, задействованных данной информацией.

Одной из распространенных химических теорий памяти является гипотеза Хидена о белковой природе долговременной памяти. По мнению автора, информация, лежащая в основе долговременной памяти, кодируется, записывается в структуре молекулы РНК. Т.е. в основе долгосрочной памяти лежат изменения белкового синтеза.

Разная структура импульсных потенциалов, в которых закодирована определенная сенсорная информация в афферентных нервных проводниках, приводит к разной перестройке молекулы, к специфическим для каждого сигнала перемещениям нуклеотидов в их цепи. Таким образом происходит фиксация каждого сигнала в виде специфического отпечатка в структуре молекулы РНК. Процесс фиксации информации в нервной клетке находит отражение в синтезе белка, в молекулу которого вводится соответствующий следовой отпечаток изменений в молекуле РНК. При этом молекула белка становится чувствительной к тем специфическим изменениям, которые произошли в РНК, тем самым она как бы

узнает тот афферентный сигнал, который закодирован в этом импульсном паттерне. В результате происходит освобождение медиатора в соответствующем синапсе, приводящее к передаче информации с одной нервной клетки на другую в системе нейронов, ответственных за фиксацию, хранение и воспроизведение информации.

Глиальная теория основывается на изменениях глиальных клеток, которые окружают нейроны и могут синтезировать особые вещества, облегчающие синаптическую передачу или повышающие возбудимость соответствующих нейронов. Предполагается следующий механизм участия глиальных клеток в осуществлении условно-рефлекторного механизма научения. На стадии образования и упрочения условного рефлекса в прилегающих к нервной клетке глиальных клетках усиливается синтез миелина, и тем самым облегчается проведение по ним нервных импульсов, в результате чего повышается эффективность синаптической передачи возбуждения. В свою очередь стимуляция образования миелина происходит в результате деполяризации мембраны олигодендроцита (глиальной клетки) под влиянием поступающего нервного импульса. Таким образом, в основе долговременной памяти могут лежать сопряженные изменения в нервно-глиальном комплексе центральных нервных образований.

Возможность избирательного выключения кратковременной памяти без нарушения долговременной и избирательного воздействия на долговременную память в отсутствие каких-либо нарушений краткосрочной памяти обычно рассматривается как свидетельство разной природы лежащих в их основе нейрофизиологических механизмов. Косвенным доказательством наличия определенных различий в механизмах кратковременной и долговременной памяти являются особенности расстройств памяти при повреждении структур мозга. Так, при некоторых очаговых поражениях мозга (поражения височных зон коры, структур гиппокампа) при его сотрясении наступают расстройства памяти, выражающиеся в потере способности запоминать текущие события или события недавнего прошлого (произошедшие незадолго до воздействия, вызвавшего данную патологию) при сохранении памяти на прежние, давно случившиеся события.

Однако, с другой стороны, имеется ряд других воздействий оказывает однотипное влияние и на кратковременную, и на долговременную память. По-видимому, несмотря на некоторые заметные различия физиологических и биохимических механизмов, ответственных за формирование и проявление кратковременной и долговременной памяти, в их природе намного больше общего, чем различного; их можно рассматривать как последовательные этапы единого механизма фиксации и упрочения следовых процессов, протекающих в нервных структурах под влиянием повторяющихся или постоянно действующих сигналов.

Лекция 5. «Научение, его формы и физиологическая сущность. Классификация форм научения»

5.1. Научение, его формы и физиологическая сущность.

5.2. Особенности высшей нервной деятельности человека. Учение И.П. Павлова о сигнальных системах.

5.1. Научение, его формы и физиологическая сущность.

Научение – это выработка в процессе онтогенеза приспособительных форм поведения. Научение обеспечивает постоянное пополнение и изменение наших знаний, а также приобретение новых навыков и умений. Для научения необходима память, т.к. она представляет механизм, с помощью которого накапливается прошлый опыт, который может стать источником адаптивного поведения. Научение требует определённого времени и реализуется с помощью нейрофизиологических механизмов разного уровня: межклеточного, внутриклеточного, молекулярного. Существует несколько классификаций научения. Все виды научения делят на две группы: неассоциативное и ассоциативное, кроме того, выделяют простое и сложное научение. По критерию активности животного или человека в ходе научения выделяют 4 группы научения:

1. Пассивное (реактивное) научение имеет место во всех случаях, когда организм, не прилагая целенаправленных усилий реагирует на какие-то внешние факторы и когда в нервной системе формируются новые следы памяти. Формами пассивного научения являются: привыкание, сенситизация, импринтинг и классические условные рефлексы.

А) Привыкание (габитуация) - выражается в ослаблении поведенческой реакции при повторных предъявлениях стимула. Примером поведенческого привыкания является угасание ориентировочного рефлекса в случае многократно повторяющегося раздражителя, не имеющего значения для организма. Благодаря привыканию мы можем игнорировать раздражители, не несущие никакой новизны и не имеющие для нас значения, сосредоточивая внимание на более важных явлениях. Привыкание - это особый приспособительный нервный процесс, его не следует путать с утомлением и адаптацией анализаторов, т.к. его можно вызвать изменением стимула.

Б) Сенситизация – усиление реакции организма на повторяющийся стимул, если он вызывает каждый раз неприятные ощущения (например, жужжание мухи, писк комара). В данном случае научение носит негативный характер. В основе механизма этого вида научения лежит механизм синаптического облегчения (посттетанической потенциации), которое улучшает проведение в синапсах после короткого раздражения афферентных путей.

В) Импринтинг – запечатление в памяти новорождённого окружающей действительности. Это особая форма научения, основанная на врождённой предрасположенности к определённым сочетаниям раздражителей и возникающих ответных реакциях в ранний период развития организма. В отличие от ассоциативного или инструментального обучения импринтинг может реализоваться только в определённый период онтогенеза, так называемый сенситивный (чувствительный) период. Первые данные о наличии чувствительных периодов в раннем онтогенезе, при которых происходит запечатление, были получены

Конрадом Лоренцом на выводковых птицах. Учёный назвал такой тип обучения импринтингом. Различают несколько форм проявления импринтинга:

Запечатление образов и объектов: родителей, братьев, сестёр, вида пищи т.д.

Усвоение поведенческих актов (дети повторяют действия родителей). Это так называемое имитационное поведение, разновидностью этого импринтинга является половой импринтинг – половое поведение особей внутри своего вида.

Реакция следования – автоматическое следование новорождённого за родителями. Реакция следования происходит не только за запечатлённым объектом, но и за близкими ему по форме. При этом запечатлеться может любой предмет.

Считают, что двигательным эквивалентом реакции следования животных у ребёнка является улыбка, смена мимики, реакция оживления уже на втором месяце жизни.

Импринтинг имеет сходство, как с безусловными, так и условными рефлексами:

также как и безусловные рефлексы, эти реакции сохраняются, как правило, в течение всей жизни. Являются врождёнными, однако для их проявления требуются определённые условия. Например, реакция следования является врождённой, но в процессе жизни превращается в приобретённую (если изолировать детёныша от родителей сразу после рождения на определённый промежуток времени, то реакция следования не формируется, т.е. конкретная реакция по наследству не передаётся, имеется только готовность к её выполнению у новорождённого).

Импринтинг отличается и от безусловных, и от условных рефлексов:

он проявляется в определённые критические (сенситивные) периоды.

запечатление происходит очень быстро, иногда с первого раза.

Открытие сенситивных периодов в развитии головного мозга и поведения птиц явилось стимулом для проведения исследований на млекопитающих. Наблюдение за развитием детей свидетельствует о том, что важную роль в нервно-психическом развитии ребёнка имеет импринтинг, влияющий на будущее поведение, предопределяя его на долгие годы. По-видимому, в развитии детей имеются критические периоды, но они сдвинуты на более поздние сроки, чем у животных. В частности, существует мнение, что возраст от 6 недель до 6 месяцев является критическим для формирования отношений ребёнка с матерью.

Классические условные рефлексы по И.П.Павлову – положительные и отрицательные.

II. Оперантное научение (от лат. operatio – действие) – это научение, в ходе которого организм добивается полезного результата с помощью активного поведения. Имеется три вида оперантного научения – метод проб и ошибок, инструментальный условный рефлекс и самораздражение.

А) Метод проб и ошибок. Амер. Уч. Э.Торндайк (один из основоположников бихевиоризма, от англ. behavior – поведение) помещал кошек в проблемные клетки, которые открывались в том случае, если кошка предпринимала какие-либо действия. Когда кошка выходила из клетки, она получала пищу. По мере повторения этой процедуры (увеличения числа проб и ошибок) скорость выполнения задачи возрастала.

Б) Инструментальный условный рефлекс – научение действию с помощью вознаграждения (подкрепления). Этот вид оперантного научения происходит по сигналу в отличие от научения методом проб и ошибок, который осуществляется

без сигнала. Например, животное по световому сигналу нажимает на рычаг и выключает электрический ток, чтобы избежать раздражения, т.е. использует какой-то инструмент, отсюда и название этого вида научения.

В) Самораздражение структур мозга для получения удовольствия, положительных эмоций. Если крысе вживить раздражающий электрод в латеральную область гипоталамуса, поместить её в камеру Скиннера и предоставить ей возможность осуществлять самораздражение, нажимая на рычаг, крыса будет осуществлять самораздражение настолько интенсивно, что возникает опасность её гибели от истощения.

III. Когнитивное научение (рассудочное) основано на формировании функциональной структуры среды, т.е. на извлечении законов связей между её отдельными компонентами. К когнитивному научению относится: научение путём наблюдения, рассудочная деятельность, психонервная деятельность. Некоторые исследователи к этой форме научения относят вероятностное прогнозирование.

А) Научение путём наблюдения, в результате которого выполняются действия путём непосредственного наблюдения за действием других. Различают два вида этого научения: простое подражание и викарное научение.

Простое подражание. Например, обезьяна в общении с исследователями научилась мыть банан перед едой, не понимая, зачем она это делает.

Викарное научение. Осуществляется также с помощью наблюдения, но при этом результат действия оценивается. Такое научение свойственно только человеку. Особенно часто используют научение путём наблюдения дети, причем в раннем детстве оно является преимущественно подражательным. С возрастом начинает преобладать викарное научение.

Б) Рассудочная деятельность. Представление о рассудочной деятельности животных ввёл в научный оборот в 1960 г. Л.В.Крушинский. Наиболее характерное свойство элементарной рассудочной деятельности животных заключается в их способности улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и возможность оперировать этими законами при построении программ поведения в новых ситуациях. Рассудочная деятельность отличается от любых форм обучения тем, что она осуществляется при первой же встрече организма с необычной ситуацией, создавшейся в среде его обитания. Наблюдения за поведением животных привели Л.В.Крушинского к заключению о том, что их способность к экстраполяции направления движения раздражителя можно рассматривать как одно из элементарных проявлений рассудочной деятельности. Под экстраполяцией понималась способность животных определять направление дальнейшего перемещения значимого для него раздражителя.

Для исследования способности животных к экстраполяции (экстраполяционным рефлексам) в лаборатории Л.В.Крушинского проводился эксперимент, сущность которого заключалась в следующем: перед животным помещалась ширма с щелью. За ширмой располагали две кормушки, одна из которых пустая, а другая с пищей. После того, как животное в течение нескольких секунд подкармливалось через щель, кормушки раздвигались в разные стороны. Животное должно было определить направление движения кормушки с кормом и, оббежав ширму, достичь её.

При исследовании способности к экстраполяции разных представителей животного мира, оказалось, что первое место среди млекопитающих занимали

волки и красные лисицы. У птиц самая высокая способность к экстраполяции наблюдается в семействе врановых птиц. Рептилии, в частности, ящерицы и крокодилы, решали задачу уже при первых её предъявлениях, тогда как рыбы и амфибии с ней не справлялись.

В лаборатории Л.В.Крушинского исследовался также вопрос о соотношении обучаемости и элементарной рассудочной деятельности. Результаты показали, что доля правильных решений задачи при многократном её предъявлении уменьшается у тех видов животных, для которых был характерен высокий показатель при первом предъявлении, и наоборот – постепенное увеличение доли правильных решений у плохо экстраполирующих животных. Таким образом был установлен парадоксальный результат: у животных с высоким уровнем рассудочной деятельности многократное предъявление экстраполяционной задачи ухудшает её решение. По мнению Л.В.Крушинского, это объясняется тем, что правильное решение вызывает резкое возбуждение головного мозга, что приводит при следующих предъявлениях к ухудшению решения задачи. А у животных с невысоким уровнем рассудочной деятельности нарушений деятельности мозга не происходит, в результате обучения правильному решению задачи проходит успешно. Следовательно, степень развития рассудочной деятельности обуславливает тот исходный фон, с которого начинается формирование поведения при участии индивидуального опыта. Чем выше уровень элементарной рассудочной деятельности, тем пластичнее и адаптивнее поведение.

Таким образом, сложное приспособительное поведение животных, с точки зрения Л.В.Крушинского, строится из трёх основных компонентов ВНД: инстинктов, условных рефлексов и рассудочной деятельности, благодаря которой организм сразу вырабатывает программу адаптивного поведения в новых условиях, внезапно сложившихся ситуациях и способен выбрать наиболее адекватную тактику поведения в новой обстановке, прогнозируя развитие событий.

В) Психонервная деятельность (или образное поведение, или образная память). Психонервная деятельность исследовалась И.С. Бериташвили в 1926 г. Суть психонервной деятельности состоит в том, что у высших позвоночных животных при первом же восприятии конкретных явлений окружающей действительности (пищи, врага и т.д.) возникает определённый образ. Этот образ сохраняется, и, каждый раз, когда он воспроизводится при восприятии данной среды или какого-либо его компонента, животное ведёт себя точно так же, как и при непосредственном восприятии. И.С. Бериташвили считал, что нервным субстратом психонервной деятельности является неокортекс. В отличие от условнорефлекторной деятельности психонервный образ

не требует повторяемости, а формируется сразу; быстро перестаёт вызывать определённое поведение, если не сопровождается удовлетворением биологической потребности; требует обязательного участия коры головного мозга, прежде всего её лобных отделов;

психонервная деятельность определяет включение и выключение условных и безусловных рефлексов, а также последовательность их протекания.

Индивидуальное поведение, первично направляемое психонервным образом, при повторной тренировке автоматизируется и осуществляется по всем закономерностям условнорефлекторной деятельности.

Г) Вероятностное прогнозирование, под которым понимается предвосхищение будущего, основанное на вероятностной структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации. Оба эти фактора являются основой для создания гипотез о предстоящем будущем. В соответствии с таким прогнозом осуществляется подготовка к действиям в предстоящей ситуации, приводящим к наибольшей вероятности достижения цели. Высшие позвоночные и человек в своей деятельности постоянно опираются на вероятностное прогнозирование. Например, когда человек переходит улицу, он прогнозирует ситуацию на проезжей части и интервал времени для безопасного пересечения дороги.

IV. Научение путём инсайта (озарения) – это внезапное нестандартное правильное решение задачи. Этот вид научения является следствием объединения опыта, накопленного в памяти, с той информацией, которой располагает индивид при решении проблемы.

В заключение необходимо отметить, что в конкретных ситуациях для достижения приспособительного результата индивид чаще всего использует не один, а несколько видов научения.

5.2. Особенности высшей нервной деятельности человека. Учение И.П. Павлова о сигнальных системах.

Особенности ВНД человека. Закономерности условнорефлекторной деятельности, установленные для животных, свойственны и человеку. Однако поведение человека настолько сильно отличается от поведения животных, что у него должны существовать дополнительные нейрофизические механизмы, которые определяют особенности его внд. Павлов считал, что специфика внд человека возникла в результате нового способа взаимодействия с внешним миром, который стал возможен в результате деятельности людей и который выразился в речи.

Основа высшей нервной деятельности — условные рефлексы, возникающие в процессе жизнедеятельности организма, и позволяющих ему целесообразно реагировать на внешние раздражители и тем самым приспособляться к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды. Выработанные ранее УР способны затухать и исчезать благодаря торможению при изменении среды.

Раздражителями для образования условных рефлексов у человека являются не только факторы внешней среды (тепло, холод, свет, запахи), но и слова, обозначающие тот или иной предмет, явление. Исключительная способность человека (в отличие от животных) воспринимать смысл слова, свойства предметов, явления, человеческие переживания, обобщенно мыслить, общаться друг с другом с помощью речи. Вне общества человек не может научиться говорить, воспринимать письменную и устную речь, изучать опыт, накопленный за долгие годы существования человечества, и передавать его потомкам.

Особенностью высшей нервной деятельности человека является высокое развитие рассудочной деятельности и ее проявление в виде мышления. Уровень рассудочной деятельности напрямую зависит от уровня развития нервной системы. Человек обладает самой развитой НС. Особенностью внд человека является осознанность многих внутренних процессов его жизни. Сознание – функция человеческого мозга.

ДВЕ СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Высшая нервная деятельность человека существенно отличается от высшей нервной деятельности животных. У человека в процессе его общественно-трудовой

деятельности возникает и достигает высокого уровня развития принципиально новая сигнальная система.

Первая сигнальная система действительности —это система наших непосредственных ощущений, восприятий, впечатлений от конкретных предметов и явлений окружающего мира. Слово (речь) —это вторая сигнальная система (сигнал сигналов). Она возникла и развивалась на основе первой сигнальной системы и имеет значение лишь в тесной взаимосвязи с ней.

Благодаря второй сигнальной системе (слову) у человека более быстро, чем у животных, образуются временные связи, ибо слово несет в себе общественно выработанное значение предмета. Временные нервные связи человека более устойчивы и сохраняются без подкрепления в течение многих лет.

Слово является средством познания окружающей действительности, обобщенного и опосредованного отражения существенных ее свойств. Со словом “вводится новый принцип нервной деятельности —отвлечение и вместе с тем обобщение бесчисленных сигналов —принцип, обуславливающий безграничную ориентировку в окружающем мире и создающий высшее приспособление человека —науку”.

Действие слова в качестве условного раздражителя может иметь такую же силу, как непосредственный первосигнальный раздражитель. Под влиянием слова находятся не только психические, но и физиологические процессы (это лежит в основе внушения и самовнушения).

Вторая сигнальная система имеет две функции —коммуникативную (она обеспечивает общение между людьми) и функцию отражения объективных закономерностей. Слово не только дает наименование предмету, но и содержит в себе обобщение.

Ко второй сигнальной системе относится слово слышимое, видимое (написанное) и произносимое.

Под первой сигнальной системой понимают работу мозга, обуславливающую превращение непосредственных раздражителей в сигналы различных видов деятельности организма. Второй сигнальной системой обозначают функцию мозга человека, которая имеет дело со словесными символами.

I СС является физиологической основой конкретного (предметного) мышления и ощущений; а II ССД – основой абстрактного (отвлеченного) мышления. Совместная деятельность сигнальных систем у человека является физиологической основой умственной деятельности, основой общественно-исторического уровня отражения как сущности психики и преобразования образов и сигналов в представления.

II СС является высшим регулятором человеческого поведения. II СС, взаимодействуя с I СС, служит физиологической основой специфически человеческих форм отражения действительности – сознательного отражения, регулирующего целенаправленную планомерную деятельность человека не просто как организма, а как субъекта общественно-исторической деятельности.

С точки зрения сигнальных систем ВНД человека имеет три уровня своего механизма:

первый уровень – бессознательный, его основу составляют безусловные рефлексы;

второй уровень – подсознательный, его основу составляет I СС;

третий уровень – сознательный, его основу составляет II СС.

Речь значительно повысила способность мозга человека отражать действительность. Она обеспечила высшие формы анализа и синтеза.

Сигнализируя о том или ином предмете, слово выделяет его из группы других. Это аналитическая функция слова. В то же время слово как раздражитель имеет для человека и обобщающее значение. Это проявление его синтетической функции.

Физиологический механизм приобретенных сложных форм обобщения заложен у человека в свойствах слова как сигнала сигналов. Слово в этом качестве формируется благодаря его участию и образованию большого количества временных связей. Степень обобщения нельзя рассматривать как постоянную, устойчивую категорию, потому что она меняется, и, что особенно важно, в зависимости от условий формирования временных связей у учащихся в процессе их обучения. В физиологическом отношении в основе обобщения и отвлечения выступают два принципа:

- а) образование системности в коре мозга;
- б) постепенное сокращение сигнального образа.

Исходя из этих представлений о сущности механизма процесса обобщения, оказывается более понятным и представление об основах формирования новых понятий. В этом случае превращение слов в интеграторы различных ступеней следует рассматривать как развитие у школьников более широких понятий. Такие изменения приводят к построению все более сложной системности и к более широкому развитию объема интеграции. Угасание условных связей, входящих в эту систему, суживает объем интеграции и, следовательно, затрудняет формирование новых понятий. Отсюда следует вывод, что формирование понятий в физиологическом смысле имеет рефлекторную природу, т.е. его основу составляет формирование временных связей на речевой условный сигнал с адекватным ему безусловно-рефлекторным подкреплением.

У ребенка младшего школьного возраста в связи с недостаточным развитием второй сигнальной системы преобладает наглядное мышление, поэтому и память его имеет преимущественно наглядно-образный характер. Однако вместе с развитием второй сигнальной системы у ребенка зарождается начало теоретического, отвлеченного мышления.

Взаимодействие сигнальных систем является наиболее важным фактором в формировании конкретного и абстрактного. В процессе установления взаимоотношений между сигнальными системами возможно появление помех преимущественно за счет наиболее ранней второй сигнальной системы. Так, например, при отсутствии стимулов, способствующих развитию второй сигнальной системы, мыслительная деятельность ребенка задерживается, а преобладающей оценочной системой его взаимоотношения с окружающей средой остается первая сигнальная система (образное, конкретное мышление). Вместе с тем желание воспитателя как можно раньше заставить проявиться абстрактным способностям ребенка, не соизмеряя это с достигнутым ребенком уровнем умственного развития, тоже может привести к нарушению проявлений второй сигнальной системы. В этом случае первая сигнальная система выходит из под контроля второй сигнальной системы, что легко можно заметить по поведенческим реакциям ребенка: у него нарушается способность к обдумыванию, спор приобретает не логический, а конфликтный, эмоционально окрашенный характер. У таких детей быстро

развиваются срывы в поведении, появляются обидчивость, плаксивость, агрессивность.

Нарушение взаимоотношений между сигнальными системами можно устранить педагогическими приемами. Примером этого могут быть средства и методы, применявшиеся А.С.Макаренко. Воздействуя словом (через вторую сигнальную систему) и подкрепляя действием (через первую сигнальную систему), ему удавалось нормализовать поведение даже у очень «трудных» детей. А.С.Макаренко считал, что главное в развитии ребенка – умелая организация его разнообразной активной деятельности (познавательной, трудовой, игровой и др.). Взаимодействие сигнальных систем способствует формированию такой деятельности и, очевидно, что этим обеспечивается, кроме того, и необходимое развитие нравственного воспитания.

Вторая сигнальная система легче подвергается утомлению и торможению. Поэтому в начальных классах занятия должны быть построены так, чтобы уроки, требующие преобладающей деятельности второй сигнальной системы (например, математика), чередовались с уроками, в которых преобладала бы деятельность первой сигнальной системы (например, естествознание).

Учение о сигнальных системах имеет важное значение для педагогики еще и потому, что предоставляет учителю большие возможности для установления необходимого взаимодействия между словесным объяснением и наглядностью в процессе обучения, для воспитания у учащихся умения правильно соотносить конкретное с абстрактным. «Живое слово» учителя уже является средством наглядности. Искусство владеть словом заключается, прежде всего, в умении вызвать у учащихся яркое представление, «живой образ» того, о чем рассказывает учитель. Без этого рассказ учителя всегда скучен, неинтересен и плохо сохраняется в памяти учащихся. Важно в практике учителя также и умелое сочетание слова с наглядностью. В школьной методической практике установилось прочное убеждение в несомненной пользе наглядного обучения, что относится преимущественно к обучению в начальных классах. Действительно, в учебном процессе предметная наглядность выступает и как объект изучения, и как источник знаний, усваиваемых учащимися в процессе обучения. Наглядность обучения является средством организации разнообразной деятельности учащихся и используется учителем для того, чтобы обучение было наиболее результативным, доступным и способствовало развитию детей. Совместное действие слов и средств наглядности способствует появлению внимания учащихся, поддерживает их интерес к изучаемому вопросу.

Сочетание слова с наглядностью принимает одну из наиболее употребительных форм: слово выступает как условный сигнал для деятельности учащегося, например, как сигнал для начала изучения им программного вопроса, а наглядность служит средством восприятия. Причем, сущность явления воспринимается учащимися из словесного объяснения, а наглядность лишь служит средством, подтверждающим правильность объясняемого, и создает убежденность в этом. Учитель может применять каждый метод в отдельности или оба вместе, но всегда следует помнить, что в физиологическом плане они не однозначны. Если при первом способе применения наглядности у учащихся преобладающим оказывается развитие первой сигнальной системы, что выражается в формировании конкретного представления об изучаемом предмете или явлении, то во втором, напротив,

преобладающее развитие получает вторая сигнальная система, что выражается в формировании абстрактного представления, которое играет здесь большую роль, т.к. наглядное только подтверждает абстрактное представление. При правильном применении каждого из этих методов можно добиться необходимого взаимоотношения между первой и второй сигнальными системами, не делая ни одну из них чрезмерно преобладающей. В противном случае у учащегося окажется более развитой или способность воспринимать только конкретное, и тогда он будет в трудном положении каждый раз, когда необходимость заставит его применить способности к абстрагированию, или, может быть, наоборот, - способность воспринимать только абстрактное будет ставить учащегося в трудное положение каждый раз, когда он должен будет обратиться к конкретному материалу. Следовательно, сочетание словесного объяснения с наглядностью может служить педагогике и оказаться эффективным только в том случае, если учитель найдет средства к установлению необходимой взаимосвязи между первой и второй сигнальными системами действительности, выражающими у людей конкретное и абстрактное представления об окружающей среде.

Лекция 6. Речь, её функции и физиологические механизмы. Речевые нарушения при повреждении различных зон мозга.

6.1. Речь, её функции и физиологические механизмы.

6.2. Функциональная межполушарная асимметрия мозга.

6.1. Речь, её функции и физиологические механизмы.

Восприятие (анализ и синтез) непосредственных, конкретных сигналов предметов и явлений окружающего мира и сигналов из внутренней среды организма, приходящих от зрительных, слуховых и других рецепторов составляет первую сигнальную систему, которая имеется у животных и человека. Вместе с тем, у человека в процессе трудовой деятельности и социальной жизни развивается “чрезвычайная прибавка” так называемая вторая сигнальная система, связанная со словесными сигналами, речью. Эта система сигнализации состоит в восприятии слов — слышимых, произносимых (вслух или про себя) и видимых (при чтении и письме).

Язык и речь представляют собой систему условных символов, с помощью которых передаются сочетания звуков, имеющих для людей определенное значение и смысл.

В физиологии (НЕ в психологии!) принято считать, что способность понимать, а потом и произносить слова развивается у ребенка в результате ассоциации определенных звуков (слов) со зрительными, тактильными и другими впечатлениями о внешних объектах.

Функции речи

Коммуникативная функция речи заключается в том, что речь рассматривается как средство общения. Понятийная функция речи заключается в том, что речь является орудием понятийного, абстрактного мышления. С помощью речи осуществляется не только анализ и обобщение поступающей информации, но и формулируются суждения и выводы.

Регуляторная функция речи выражается в осуществлении регуляции деятельности различных органов и систем организма с помощью слова. Словесные раздражители изменяют функцию внутренних органов, интенсивность обменных процессов, они также воздействуют на мышечную систему и на сенсорные системы. Слово, как физиологически активный фактор, оказывает влияние своим непосредственным содержанием. Действие слова определяется его смысловым значением.

Формы речевой деятельности.

Речь, связанная со словесным обозначением объектов, может проявляться в трех формах: акустической, оптической и кинестетической.

Акустическая форма речи представлена в виде звуковых сигналов, восприятие которых происходит в результате дробления речевого потока на участки. Такое дробление обеспечивает восприятие фоном. Вместе с тем происходит и интеграция отдельных элементов в речевой поток. Акустическая форма речи является основой для осуществления коммуникативной функции речи.

Оптическая форма речи обеспечивает анализ и интеграцию отдельных речевых (буквенных) раздражений и реализует символическую функцию речи. При поражении зрительных отделов коры головного мозга нарушается не только возможность различения букв, но и часто нарушается символическая функция.

Кинестезическая форма речи проявляется в работе мышечного аппарата, артикулирующих органов, с помощью которых происходит реализация звукового выражения речи. Мышечное напряжение органов артикуляции даже при отсутствии звукового речевого выражения достаточно высокое. Физиологически это проявляется в работе речевых органов в процессе мышления.

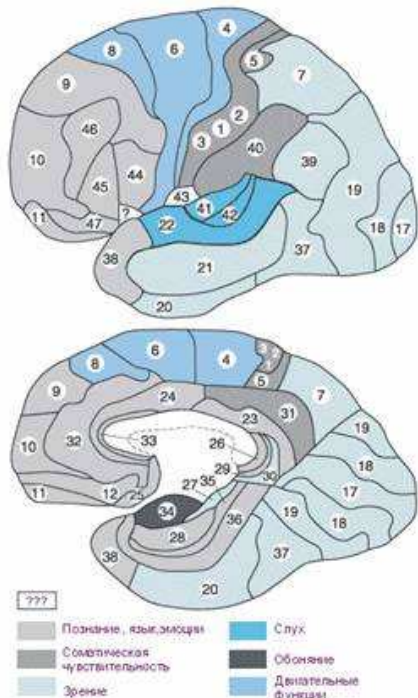
Физиологические основы речи

Физиологическую основу речи составляет вторая сигнальная система, условными раздражителями которой являются слова в их звуковой (устная речь) или зрительной форме (письменная речь). Звуки и начертания слов, будучи вначале для отдельного человека нейтральными раздражителями, становятся условными речевыми раздражителями в процессе повторного сочетания их с первосигнальными раздражителями, вызывающими восприятия и ощущения предметов и их свойств.

В результате они приобретают смысловое значение, становятся сигналами непосредственных раздражителей, с которыми сочетались. Образовавшиеся при этом временные нервные связи в дальнейшем укрепляются путем постоянных речевых подкреплений, делаются прочными и приобретают двусторонний характер: вид предмета немедленно вызывает реакцию его названия, и, наоборот, слышимое или видимое слово сейчас же вызывает представление обозначаемого этим словом предмета.

Системы, обеспечивающие речь, могут быть разделены на две группы: периферические и центральные. К центральным относятся определенные структуры головного мозга, а к периферическим — голосовой аппарат и органы слуха.

Все речевые анализаторы закладываются в обоих полушариях, но развиваться только с одной стороны (у правой — слева, у левой — справа). Эта зона состоит из 3-х отделов.



Речедвигательный центр Брока - расположен в нижней части лобных извилин (поле 44) - это двигательный центр мышц языка. При поражении моторного центра речи развивается моторная афазия - в этом случае человек понимает речь, но сам, увы, говорить не может.

Сенсорный центр Вернике - расположен в височной зоне в задних отделах верхней височной извилины (поля 22, 37, 42 левого полушария) - связан с восприятием устной речи. Задача этого центра - распознавание и хранение устной речи, как собственной, так и чужой. При поражении возникает сенсорная афазия - человек не воспринимает устную речь, страдает произношение, так как нарушается восприятие собственной речи. Человек может говорить, излагать устно свои мысли, но не понимает чужой речи, и хотя слух и сохранен - человек не узнает слов.

Такое вот состояние называется сенсорной слуховой афазией. Такой человек часто много говорит (логорея), но речь его неправильная (аграмматизм), при этом наблюдается замена слогов и слов (парафазии).

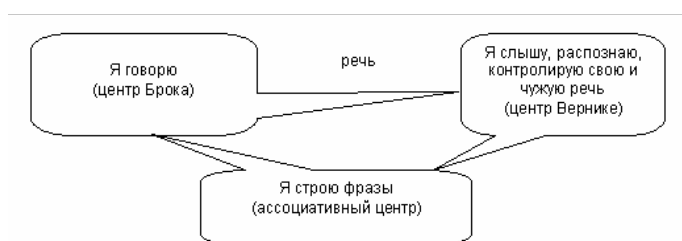
Поле 37, отвечает за запоминание слов. Люди с поражениями этого поля не помнят названия предметов. При этом они очень напоминают забывчивых людей,

которым постоянно приходится подсказывать нужные слова. Такой человек, забыв название предмета, четко помнит его назначение и свойства, поэтому долго описывает его качества, объясняет, что делают с этим предметом, но назвать его, хоть убей, не может. Ну, например, вместо слова «галстук» человек, глядя на него, говорит примерно следующее: «это то, что надевают на шею и завязывают специальным узлом, чтобы было красиво, когда идут в гости».

Центр восприятия письменной речи – располагается в зрительной зоне коры головного мозга.

На границе височной, теменной и затылочной долей (поле 39) находится центр чтения письменной речи, обеспечивающий распознавание и хранение образов письменной речи. Понятно, что поражения этого центра приводят к невозможности чтения и письма.

При повреждении этого центра зрение сохранится, но тут же наступит расстройство узнавания – так называемая зрительная агнозия. Такой человек, будучи абсолютно грамотным, не сможет прочесть написанное, и будет в состоянии признать знакомого человека только после того, как тот заговорит.



Таким образом, речевой процесс есть круговой процесс.

Речевой круг образуют три мозговых речевых центра.

центр Брока производит речь, управляя речевой мускулатурой,

центр Вернике распознает собственную речь и речь других людей (слуховой

центр речи),

ассоциативный центр создает структуру фраз и предложений.

Разрыв речевого круга в любой точке разрушает речевой процесс. Примеры:

1. Глухота блокирует центр Вернике. Попытка восстановить речевой круг заставляет говорить громко. Абсолютная глухота делает человека немым (глухонемым) вследствие полного разрыва речевого круга на уровне центра Вернике. В неврологии данное состояние определяется как сенсорная афазия.

2. Центр Брока поражается при детском церебральном параличе. Тяжелая форма этого заболевания также резко нарушает или делает невозможным речевой процесс вследствие полного разрыва речевого круга на уровне центра Брока. В неврологии данное состояние определяется как моторная афазия.

3. Ассоциативный центр поражается при некоторых неврологических заболеваниях, травмах головного мозга. При этом нарушается способность составления фраз. Однако, данные нарушения наблюдаются не часто, т.к. ассоциативный центр менее жестко структурирован.

4. Заикание есть периодический разрыв речевого круга (не стабильная работа речевого круга).

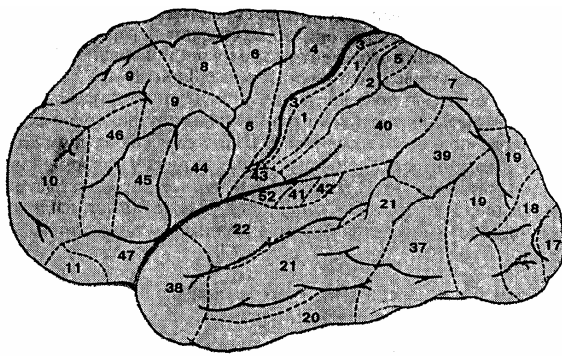


Рис. 91. Цитоархитектонические поля коры больших полушарий (по К. Бродману).

Сенсомоторная кора: поля 4, 6	Корковый центр двигательного анализатора
Лобная доля: поля 8 44 11	Центр письменной речи Речедвигательный центр Корковый конец обонятельного анализатора
Соматосенсорная кора: поля 1, 2, 3	Корковый центр кожного анализатора
Затылочная доля: поле 17	Корковый центр зрительного анализатора
Височная доля: поля 41, 52 28	Корковый центр слухового анализатора Корковый центр обонятельного анализатора
Лобная доля: поля 45 9	Речедвигательный центр Построение алгоритмов движений
Соматосенсорная кора: поле 43	Корковый центр вкусового анализатора
Теменная доля: поля 5, 7	Стереогноз
Височная доля: поля 20, 21	Корковый центр анализатора гравитации
Лобная доля: поля 10, 46	Построение алгоритмов индивидуальных движений; регуляции эмоционального поведения
Теменная доля: поля 37 39 40 42	Опознавание зрительно-слуховых образов Зрительный центр письменной речи Центр праксии и письменной речи Слуховой центр речи
Височная доля: поле 22	Слуховой центр речи
Затылочная доля: поля 18, 19	Опознавание зрительных образов; зрительная память

6.2. Функциональная межполушарная асимметрия мозга.

Под функциональной межполушарной асимметрией понимают неравнозначность функциональных структур правого и левого полушарий мозга, выраженная в их специализации, т.е. доминировании в осуществлении какой-либо функции.

Функциональная асимметрия полушарий является важнейшим психофизиологическим свойством головного мозга человека. Выделяют психическую, сенсорную и моторную межполушарную асимметрии мозга.

При исследовании речи было показано, что словесный информационный канал контролируется левым полушарием, а несловесный сигнал (голос, интонация) – правым. Абстрактное мышление и сознание связаны преимущественно с левым полушарием. При выработке условного рефлекса в начальной фазе доминирует правое полушарие, а во время упрочения рефлекса – левое. Правое полушарие реализует цели, осуществляет обработку информации одновременно, синтетически, по принципу дедукции, лучше воспринимаются пространственные сигналы и относительные признаки предметов. Левое полушарие определяет цели, производит переработку информации последовательно, аналитически, по принципу индукции, лучше воспринимает абсолютные признаки предметов и временные отношения.

В эмоциональной сфере правое полушарие обуславливает преимущественно более древние, отрицательные эмоции, контролирует проявление сильных эмоций, в

целом оно более «эмоционально». Левое полушарие обуславливает в основном положительные эмоции, контролирует проявление более слабых эмоций.

В сенсорной сфере роль правого и левого полушарий лучше всего проявляется при зрительном восприятии. Правое полушарие воспринимает зрительный образ целостно, сразу во всех подробностях, легче решает задачу различения предметов и опознания визуальных образов предметов, которые трудно описать словами, создаёт предпосылки конкретно-чувственного мышления. Левое полушарие оценивает зрительный образ расчленено, аналитически, при этом каждый признак (форма, величина и др.) анализируются отдельно. Легче опознаются знакомые предметы и решаются задачи сходства предметов, зрительные образы лишены конкретных подробностей и имеют высокую степень абстракции; создаются предпосылки логического мышления.

Моторная асимметрия связана с тем, что мышцы конечностей и туловища одной стороны тела контролируются моторной корой противоположного полушария (некоторые мышцы лица контролируются обоими полушариями).

Однако участие правого и левого полушарий в осуществлении различных функций носит не глобальный, а парциальный характер. Установлено, что каждый вид функциональной асимметрии подразделяется на множество парциальных асимметрий. В частности, различные моторные функции (движение конечностей, глаз, мимических мышц и т.д.) могут осуществляться с доминирующим участием как правой, так и левой части тела. Более того, у одного человека могут быть различные варианты сочетаний доминирования, например, руки в различных действиях (пишет правой рукой, рисует левой), или ноги (правая толчковая, левая маховая). Аналогично сенсорная латерализация функций выражается в том, что один из парных органов чувств лучше воспринимает стимулы, например, доминантный глаз лучше видит, доминантное ухо лучше слышит и т.д. Высшие психические функции также латерализованы и это выражается в особенностях приёма, переработки и хранения информации, выбора стратегий поведения. «Левополушарные» люди рациональны, последовательны, логичны. «Правополушарные» отличаются непоследовательностью принятия решений, оценивают ситуацию целостно, не дробя её на отдельные фрагменты, не анализируя. От медлительных «левополушарных» людей «правополушарных» отличает мгновенность принятия решения, которое не всегда оказывается верным. У «левополушарных» людей лучше выражены процессы долговременной памяти, лучше запоминается вербальная информация, тогда как у «правополушарных» память образная, «фотографическая», и непосредственное запоминание выражено лучше, чем отсроченное.

Присущее субъекту сочетание различных видов асимметрии называется индивидуальным профилем асимметрии (синонимы: латеральный фенотип, латеральная конституция, латеральный профиль). Предполагают, что профиль межполушарной асимметрии является одним из важных механизмов сохранения как общевидовых, так и индивидуальных свойств организма и его поведения, сохраняя его уникальность. В разнообразии латеральных фенотипов отражается биологическая устойчивость человека как вида.

Латеральный профиль асимметрии передаётся по наследству, однако, чем выше уровень организации функций, тем дольше период её созревания, тем сильнее её латеральность подвержена средовым и социальным воздействиям. В онтогенезе

сенсомоторных функций наблюдается некоторые усиления правосторонней латерализации с возрастом; у маленьких детей чаще отмечают леворукость, левоноготь, левоглазость и левоухость.

Существуют данные о половых отличиях в скорости созревания полушарий мозга: у мальчиков к моменту рождения более зрелое правое полушарие, а у девочек – левое. Связывают это с гормональной регуляцией межполушарных асимметрий. Андрогены оказывают преимущественно тормозное влияние на высшие отделы центральной нервной системы. В основном это влияние рецептируется левым полушарием. Эстрогены, возможно, и прогестерон, оказывают преимущественно активизирующее действие как на левое, так и на правое полушарие. Поэтому девочки раньше начинают говорить, а также лучше читают, чем мальчики. Результаты исследований свидетельствуют о том, что мозг мужчин организован более асимметрично, чем мозг женщин и доминирование левого полушария над правым встречается чаще. Клинические данные показывают, что афазия при поражении левого полушария возникает у мужчин в 3 раза чаще, чем у женщин. Эти данные подтверждают представления о том, что у женщин речевые и пространственные способности представлены в большей степени билатерально, а у мужчин более выражена латерализация. Морфологически это может быть обусловлено тем, что величина задней области мозолистого тела у женщин больше, чем у мужчин, что способствует более интенсивному межполушарному взаимодействию. В то же время у большинства женщин выше уровень лабильности нервных процессов. Считается, что тип полушарного доминирования у мужчин является устойчивым и сохраняется в различных жизненных ситуациях. У женщин повышенная лабильность обеспечивает лёгкость перехода из доминирующего правого полушария на левое. Возможно, эта функциональная особенность позволяет женщинам успешно использовать различные способы восприятия и мышления и обеспечивает большую приспособленность к различным жизненным ситуациям. Приобретая большую стабильность в процессе эволюции, мозг женщин теряет в уровне большей дифференцированности полушарий, свойственной мужскому мозгу, а значит и связанной с ней более высокой степенью возможности развития высших психических функций.

С позиций функциональной асимметрии мозга в настоящее время рассматривается учение И.П.Павлова о сигнальных системах действительности. Установленное И.П.Павловым существование людей с преобладанием второй сигнальной системы над первой с хорошо выраженным логическим мышлением, для которых характерно оперирование цифрами, математическими формулами и другими знаковыми системами, – это лица с активным левым полушарием. Те, у которых преобладает первая сигнальная система над второй, – лица с образным типом мышления, для которых характерно использование ощущений, догадок, предчувствий, наглядных жизненных примеров, – доминирует левое полушарие. Однако, как показали исследования, функциональная специализация полушарий лишь условно даёт право разделять их на доминантное и субдоминантное. Порядку функций у большинства взрослых людей специализировано левое полушарие, за другие отвечает правое, но в реализации психической деятельности оба полушария тесно взаимодействуют.

Лекция 7. «Механизмы потребностей, мотиваций»

7.1. Потребность как основная и движущая сила поведения человека.

7.2. Мотивации как фактор организации поведения. Физиологические теории мотиваций.

7.3. Физиологические теории мотиваций.

7.4. Теория функциональных систем и мотивация.

7.1. Потребность как основная и движущая сила поведения человека.

Классификация потребностей.

Детерминанты потребностей. Потребности представляют тот фундамент, на котором строится все поведение и вся психическая деятельность человека. В процессе эволюции происходит совершенствование и развитие живых существ. Этот процесс трудно объяснить только приспособлением к изменениям среды. «Уравновешивание со средой» обеспечивает лишь самосохранение индивида и вида. Оно – необходимое условие для развития, но не его направляющая тенденция.

Несомненно, что существует самостоятельный процесс эволюции, который выражается в росте и усложнении центральной нервной системы организма и в освоении им среды обитания в пространственно-временных масштабах. Движущей силой этого процесса являются потребности. Их динамика, преобразование и определяют направление развития живых существ.

Активность поведения обусловлена наличием потребностей. Потребность – это понятие, обозначающее детерминанты психического состояния индивида, отражающие испытываемую им нужду в объектах, необходимых для его существования и развития, и выступающие источником его активности.

Актуализация любой потребности связана с возникновением определенных изменений во внутренней среде организма. Известно, что появление потребности в пище наиболее часто возникает за счет нехватки глюкозы. На дефицит глюкозы организм, прежде всего, реагирует включением гомеостатического механизма саморегуляции, который компенсирует нарушение за счет своих резервов. В случае голода в кровь выбрасываются адреналин и глюкагон, которые превращают гликоген в глюкозу. Высвобожденная глюкоза поступает с током крови к органам и тканям. Однако, если недостаток глюкозы в крови не удастся компенсировать за счет внутренних резервов организма, то возникает «пищевое поведение».

Для возникновения такого поведения необходимо, чтобы отклонение констант внутренней среды достигло бы некоторых пороговых значений. Те отклонения во внутренней среде, которые достигают или превосходят порог инициации поискового пищевого поведения, называют пищевой (биологической) потребностью. Отклонения во внутренней среде, которые компенсируются с помощью гомеостатических механизмов управления, не могут быть названы биологической потребностью. То есть биологическая потребность – это та физиологическая нужда организма, которая достигает определенной пороговой величины и которую организм устраняет через поведение.

Классификация потребностей. У человека выделяют три группы первичных потребностей: витальные, социальные и идеальные потребности познания и творчества. У животных им соответствуют сходные три группы потребностей, которые реализуются в соответствующих формах врожденного поведения.

Биологические потребности животных направлены на сохранение целостности индивида и вида (витальная функция). Они определяют пищевое, оборонительное поведение.

Зоосоциальные потребности животных реализуются через взаимодействие с другими особями своего вида во время полового, родительского, территориального поведения.

Идеальные потребности животных создают основу для саморазвития индивида. К ним относят потребность в новизне, получении новой информации, которая реализуется в ориентировочно-исследовательском поведении. К этой группе П.В.Симонов относит и потребность преодоления, основу которой составляет специфическая реакция, открытая И.П.Павловым и названная им рефлексом свободы. В частности, она проявляется в сопротивлении животного попыткам ограничить его двигательную активность. Некоторые исследователи выделяют у животных также специфическую потребность в компетенции – в стремлении и без специального подкрепления повторять одни и те же действия, что приводит к совершенствованию двигательных навыков. Данная потребность реализуется в подражательном и игровом поведении.

У человека в норме отсутствуют реализации чисто биологических потребностей, так как их удовлетворение всегда опосредовано влиянием социальной среды.

Социальные потребности человека включают стремление принадлежать к определенной социальной группе и занимать в ней определенное место в соответствии с субъективными представлениями субъекта об иерархии данной группы. Среди социальных потребностей особо должна быть выделена потребность человека следовать поведенческим, нравственным, эстетическим нормам, принятым в том обществе, к которому он принадлежит. Без этой социальной потребности существование социальных сообществ было бы невозможным. Считается, что социальные потребности, возникая в общении, формируются независимо от витальных. Первые признаки социализации ребенка (его положительная реакция на общение с взрослым – появление улыбки, движений) возникают в результате удовлетворения потребности в привязанности. При этом ребенок обычно привязывается к тому человеку, который с ним больше общается, причем даже в том случае, если его кормит другой.

К идеальным потребностям человека относится его потребность познания окружающего мира и своего места в нем, познание смысла и назначения своего существования. Ее основу составляет потребность в новой информации, которая уже у животных обнаруживает себя в ориентировочно-исследовательском поведении.

Выделяют две группы детерминант ориентировочно-исследовательского поведения. С одной стороны, это дефицит активации в организме, который побуждает к поиску стимулов, способных изменить его активность. Этим свойством обладают стимулы, характеризующиеся новизной, сложностью, изменением, неопределенностью. С другой стороны, исследовательская деятельность побуждается недостатком, неопределенностью полученной информации. Человек с трудом переносит неопределенность, загадочность. Для устранения этого состояния существует особая форма ориентировочно-исследовательской деятельности в виде

направленной любознательности. Ее цель – получить недостающие, уточняющие сведения и тем самым снизить неопределенность.

Говоря о развитии высших потребностей, А.Н.Леонтьев отмечает, что у человека открывается новая возможность: разорвать связь формирования потребностей с «потребностными состояниями организма». К ним относят высшие человеческие потребности, которые возникают за счет сдвига потребности на содержание деятельности. Это – функциональные потребности, которые отличны от биологических функциональных потребностей, в частности, от таких как потребность во сне или тратах мышечной силы. К новым типам потребностей – «предметно-функциональным» - относятся потребность в труде, художественном творчестве.

В каждой из трех групп потребностей (витальных, социальных, идеальных) П.В.Симонов предлагает различать потребности сохранения и развития. Дифференцирующим признаком данных потребностей является их отношение к общественно-исторической норме удовлетворения. Потребности сохранения удовлетворяются в пределах норм, потребности развития превышают их. Так, идеальная потребность сохранения удовлетворяется овладением достигнутого к настоящему моменту уровня знания, потребность развития побуждает стремиться к непознанному, ранее никем не изведенному.

Потребности и воспитание. Свое представление о нормах общественной жизни человек формирует на основе потребности следовать тем или иным эталонам поведения. При этом важная роль в усвоении ребенком норм поведения принадлежит его стремлению имитировать поведение взрослого. Поэтому в формировании этических, идеологических, нравственных принципов ребенка огромная роль принадлежит личному примеру. Ребенок стремится подражать взрослым и тем самым практически усваивает принципы, которым они руководствуются, а не те правила поведения, которые стараются привить ему, обращаясь к его сознанию. Особенно пагубно для воспитания молодого человека расхождение личного примера и декларации высоконравственных норм поведения, что ведет к формированию цинизма.

Особое значение для обучения имеет стремление человека к компетентности, его потребность в вооруженности. Только на базе этой потребности формируется высокий уровень профессионализма, мастерство. Удовлетворение этой потребности порождает радость по поводу своего умения. За счет этих положительных эмоций даже самая рутинная деятельность приобретает привлекательность. В школе радость познания, узнавания нового должна постоянно дополняться радостью уметь и мочь. Это делает учение успешным и интересным. Удовлетворение потребности в компетентности положительно влияет на формирование характера человека. Высокий уровень компетентности делает его уравновешенным, уверенным, спокойным, самостоятельным, независимым.

Огромное значение для развития и воспитания ребенка имеет раннее детство. Многие черты поведения закладываются именно в этот период. Это явление связывают с существованием на ранних этапах онтогенеза периодов с повышенной чувствительностью (критические периоды). В функциональном развитии мозга имеется множество критических периодов. Понятие критического периода введено по аналогии с периодом наилучшего проявления импринтинга. Особенности

влияния внешней среды, состояния организма в критический период накладывают неизгладимый след на всю дальнейшую судьбу индивида.

Исследования показали, что если в критический период произошла депривация каких-либо потребностей, например, сенсорная депривация, то развиваются дефекты, которые не компенсируются. Сенсорная депривация – продолжительное, более или менее полное лишение человека сенсорных впечатлений. В условиях сенсорной депривации у человека актуализируется потребность в ощущениях и аффективных переживаниях, что осознается в форме сенсорного и эмоционального голода. Сенсорная депривация в раннем возрасте ведет к нарушению интегративных функций мозга, к ухудшению обучения.

Если же в критический период онтогенеза индивида подвергать не депривации, а наоборот, усиленным воздействиям, то развивается способность противостоять не только отрицательным воздействиям, но и многим другим стрессорам, то есть развивается довольно сильная стрессоустойчивость.

Критический период на ранних этапах онтогенеза имеет важное значение и для первичной социализации. Социализация – процесс и результат усвоения и активного воспроизводства индивидом социального опыта, осуществляемый в общении и деятельности. Для детей в возрасте между 5 и 12 месяцами характерно нарастание страха перед незнакомцами, что позволяет предположить, что у человека период первичной социализации завершается в возрасте около 5 месяцев.

Таким образом, наличие периодов повышенной чувствительности характерно человека. Протяженность критических периодов у человека может варьировать от нескольких месяцев до нескольких лет. Периоды повышенной чувствительности имеют важное значение как для формирования индивидуальных особенностей, способностей, так и потребностей индивида.

7.2. Мотивации как фактор организации поведения. Физиологические теории мотиваций.

Источником активности животного и человека являются потребности.

Мотивация – это нервные процессы, побуждающие и направляющие организм к осуществлению целостного поведенческого акта и осуществляющие контроль готовности организма к его выполнению.

Мотивы – это побуждения к деятельности, связанные с удовлетворением потребностей субъекта; совокупность внешних или внутренних условий, вызывающих активность субъекта и определяющих ее направленность.

Потребность, перерастая в мотивацию, активизирует ЦНС и другие системы организма. При этом она выступает как энергетический фактор, побуждающий организм к определенному поведению.

Мотивационное возбуждение можно рассматривать как особое, интегрированное состояние мозга, при котором на основе влияния подкорковых структур осуществляется вовлечение в деятельность коры больших полушарий. В результате живое существо начинает целенаправленно искать пути и объекты удовлетворения соответствующей потребности.

Мотивации делят на три основные группы:

- биологические мотивации, которые свойственны человеку и животным;
- социальные мотивации, свойственные человеку и частично животным;
- духовные (идеальные), свойственные только человеку.

Основной причиной возникновения биологических мотиваций является отклонение основных констант внутренней среды организма (нарушение гомеостаза), т. е. биологические мотивации формируются на основе биологических потребностей — голода, жажды, полового чувства и др.

Рецепторы внутренней среды (интерорецепторы) обеспечивают непрерывное наблюдение за состоянием внутренней среды организма. Их возбуждение включает гомеостатический механизм, автоматически компенсирующий возникший во внутренней среде сдвиг. Так, при перегревании активируется вегетативная нервная система, в результате усиливается потоотделение, выделение слюны, расширяются периферические сосуды. Одновременно с помощью адреналина и глюкогона из резервов организма в кровь выделяется глюкоза. Работа этих механизмов направлена на согревание организма за счет имеющихся ресурсов и изменения режимов функционирования различных его систем.

Если же отклонения во внутренней среде достигают таких величин, которые не могут быть скомпенсированы гомеостатической саморегуляцией, то включается второй механизм в виде специализированного поведения. Сдвиги во внутренней среде, инициирующие поведение, отражают появление потребности. А поведение, направленное на ее удовлетворение, называют мотивированным поведением. Оно направлено на устранение нежелательных сдвигов во внутренней среде через взаимодействие с определенными объектами внешнего мира.

Так, например, формируется мотивация голода. При снижении в крови уровня питательных веществ, возбуждаются глюкорецепторы, информация от которых поступает в латеральные ядра гипоталамуса, в которых локализуется подкорковый центр голода. Эти ядра могут раздражаться и непосредственно “голодной кровью” (кровь, в которой снижено содержание питательных веществ). Возбуждение от ядер гипоталамуса передается в кору головного мозга — возникает субъективное чувство голода. Это мотивационное возбуждение постепенно захватывает все большие и большие участки коры, т. е. в активное состояние приходят большие территории мозга, что обеспечивает формирование деятельности организма на удовлетворение возникшей мотивации.

Социальные мотивации свойственны человеку и отчасти животным, у которых сложные виды деятельности связаны с системой мотиваций действий и поступков в социальной среде, сообществе. Эмоциональные проявления познавательных потребностей человека называются интересами, они характеризуются положительными эмоциональными состояниями и различаются по содержанию, цели, широте и устойчивости.

Духовные (идеальные) мотивации свойственны только человеку и связаны с потребностями, возникающими в интеллектуальной сфере: потребность творчества, просветительской деятельности и др.

Общие свойства различных видов мотивации. Состояние организма при мотивациях характеризуется рядом общих черт:

Во время любой мотивации наблюдается активация моторной системы.

Повышается тонус симпатoadреналовой системы, выражающийся в росте частоты сокращений сердца, артериального давления, расширения сосудов скелетных мышц, что обеспечивает увеличение притока питательных веществ и кислорода к ним.

Наблюдается активация сенсорных систем. Усиление ориентировочных реакций, десинхронизация в ЭЭГ как отражение усиления активирующих влияний – все это позволяет организму с большей легкостью выявлять биологически значимые и сигнальные раздражители в окружающей среде. Далее наблюдается возрастание поисковой активности, которая носит целенаправленный характер.

Воспоминание предыдущего опыта, что необходимо для реализации поискового целенаправленного поведения и достижения результата.

Возникновение эмоций, как правило, отрицательных стенических, мобилизующих ресурсы организма; реже – отрицательных астенических или положительных, обычно при стремлении к творчеству, проявлению любознательности.

7.3. Физиологические теории мотиваций.

Теория гуморальных факторов мотиваций или теория «голодной крови», согласно которой, формирование мотиваций связано с накоплением веществ в крови или их отсутствием. Предполагалось, что недостаток глюкозы в крови приводит к "голодным" сокращениям желудка. Мотивация жажды также оценивалась как следствие изменения осмотического давления плазмы крови или снижения внеклеточной воды в тканях. Половое влечение ставилось в прямую зависимость от уровня половых гормонов в крови.

Однако наблюдения Алексеевой на сиамских близнецах (Маша и Даша Кривошляповы), она пронаблюдала, что кормление одной девочки не приводило к насыщению другой, это означает, что только гуморальными факторам объяснить природу мотиваций нельзя.

Стеллар выдвинул гипоталамическую теорию мотиваций, согласно которой центральным вместилищем мотивационного состояния, является гипоталамус.

Так, например, введение в гипоталамус раствора соли, способствовало употреблению воды сверх нормы, а его повреждение приводило к нарушению водного баланса. Было показано, что существуют пищевые автоматизмы, так центры насыщения и питания находятся в реципрокных отношениях (торможение одного центра вызывает возбуждение другого и наоборот). Регуляция всех этих гипоталамических центров осуществляется на уровне лимбической коры.

Экспериментальным путем, например, было установлено, что в латеральном гипоталамусе располагается центр голода, побуждающий организм к поискам и приему пищи, а в медиальном гипоталамусе — центр насыщения, ограничивающий прием пищи. Двухстороннее разрушение латеральных ядер у подопытных животных приводит к отказу от пищи, а их стимуляция через вживленные электроды — к усиленному потреблению пищи. Разрушение некоторых участков медиального таламуса влечет за собой ожирение и повышенное потребление пищи.

Однако гипоталамические структуры не могут рассматриваться в качестве единственных центров, регулирующих мотивационное возбуждение. Первая инстанция, куда адресуется возбуждение любого мотивационного центра гипоталамуса, — лимбическая система мозга. При усилении гипоталамического возбуждения оно начинает широко распространяться, охватывая кору больших полушарий и ретикулярную формацию. Последняя оказывает на кору головного мозга генерализованное активирующее влияние. Фронтальная кора выполняет функции построения программ поведения, направленных на удовлетворение потребностей. Именно эти влияния и составляют энергетическую основу

формирования целенаправленного поведения для удовлетворения насущных потребностей.

7.4. Теория функциональных систем и мотивация.

Наиболее полное психофизиологическое описание поведения дает теория функциональных систем П.К. Анохина. Согласно теории ФС, немотивированного поведения не существует.

Мотивация активизирует работу ФС, в первую очередь афферентный синтез и акцептор результатов действия. Соответственно активируются афферентные системы (снижаются сенсорные пороги, усиливаются ориентировочные реакции) и активизируется память (актуализируются необходимые для поисковой активности образы-энграммы памяти).

Мотивация создает особое состояние ФС — "предпусковую интеграцию", которая обеспечивает готовность организма к выполнению соответствующей деятельности. Для этого состояния характерен целый ряд изменений.

Во-первых, активируется двигательная система (хотя разные формы мотивации реализуются в разных вариантах поведенческих реакций, при любых видах мотивационного напряжения возрастает уровень двигательной активности).

Во-вторых, повышается тонус симпатической нервной системы, усиливаются вегетативные реакции (возрастает ЧСС, артериальное давление, сосудистые реакции, меняется проводимость кожи). В результате возрастает собственно поисковая активность, имеющая целенаправленный характер.

Кроме того, возникают субъективные эмоциональные переживания (эти переживания имеют преимущественно негативный оттенок, во всяком случае до тех пор, пока не будет удовлетворена соответствующая потребность). Все перечисленное создает условия для оптимального выполнения предстоящего поведенческого акта.

Мотивация сохраняется на протяжении всего поведенческого акта, определяя не только начальную стадию поведения (афферентный синтез), но и все последующие: предвидение будущих результатов, принятие решения, его коррекцию на основе акцептора результатов действия и изменившейся обстановочной афферентации. Именно доминирующая мотивация "вытягивает" в аппарате акцептора результатов действия весь накопленный и врожденный поведенческий опыт, создавая тем самым определенную программу поведения. С этой точки зрения акцептор результата действия представляет доминирующую потребность организма, преобразованную мотивацией в форму опережающего возбуждения мозга.

Таким образом, мотивация оказывается существенным компонентом функциональной системы поведения. Она представляет собой особое состояние организма, которое, сохраняясь на протяжении всего времени — от начала поведенческого акта до получения полезных результатов, — определяет целенаправленную поведенческую деятельность организма и характер его реагирования на внешние раздражители.

Теория редукции драйва, предложенная К. Халлом (Hull, 1943), еще в середине XX в., утверждала, что динамика поведения при наличии мотивационного состояния (драйва) непосредственно обусловлена стремлением к минимальному уровню активации, которое обеспечивает организму снятие напряжения и

ощущение покоя. Согласно этой теории, организм стремится уменьшить избыточное напряжение, вызванное мотивационным драйвом.

Однако, как показали дальнейшие исследования, организм стремится не к покою, а к некоторому оптимальному уровню активации, который позволяет ему функционировать наиболее эффективным образом. В тех случаях, когда напряжение слишком сильно, это будет поведение, направленное на снятие избыточного напряжения, в других, когда уровень активации очень низок, поведение будет направлено на поиск дополнительной стимуляции, обеспечивающей потребный уровень активации. Вышесказанное хорошо согласуется с представлениями Г. Айзенка, согласно которым индивидуальные различия по такой черте личности, как экстраверсия — интроверсия, зависят от особенностей функционирования восходящей ретикулярной активирующей системы. Эта структура контролирует уровень активации коры больших полушарий. Предполагается, что умеренная степень кортикальной активации переживается как состояние удовольствия, в то время как очень высокий или очень низкий уровни ее переживаются как неприятное состояние. Ретикулярная формация у интровертов и экстравертов обеспечивает разные уровни активации кортикальных структур, причем у интровертов уровень активации существенно выше, чем у экстравертов.

Айзенк утверждает, что в тишине (например, при работе в библиотеке) экстраверты, у которых в норме структуры коры не слишком высоко активированы, могут испытывать неприятные ощущения, поскольку их уровень кортикальной активации оказывается значительно ниже той точки, при возбуждении которой переживается чувство психического комфорта. Поэтому у них возникает потребность что-то сделать (разговаривать с другими, слушать музыку в наушниках, делать перерывы). Поскольку интроверты, напротив, высоко активированы, любое дальнейшее увеличение уровня активации для них неприятно. Другими словами, экстраверты нуждаются в постоянном средовом "шуме", чтобы довести уровень возбуждения коры до состояния, приносящего удовлетворение. В то же время интроверты такой потребности не испытывают, и действительно будут считать такую стимуляцию сверхвозбуждающей и потому неприятной. Эмпирические данные показывают, что у интровертов большая активированность, чем экстравертов констатируется в 22 из 38 исследований, тем самым теория Айзенка, скорее, подтверждается.

Таким образом, теория Айзенка свидетельствует в пользу того, что поведение выступает как инструмент, модулирующий уровень активации, увеличивая или уменьшая последний, в зависимости от нужд человека.

Лекция 8. «Механизмы эмоций»

8.1. Эмоции, их функции и виды. Теории эмоций. Роль эмоций в организации поведения.

8.2. Нейроанатомические основы эмоций.

8.3. Стресс, его виды, стадии и механизмы. Влияние стресса на эффективность деятельности, когнитивные и интегративные процессы.

8.4. Влияние стресса на поведение и деятельность человека

8.1. Эмоции, их функции и виды. Теории эмоций. Роль эмоций в организации поведения.

Одним из проявлений ВНД являются эмоции. Они представляют собой реакции организма на воздействия внешних и внутренних раздражителей, имеющие ярко выраженную субъективную окраску. С помощью эмоций определяется личностное отношение человека к окружающему миру и к самому себе. Эмоции — один из ведущих механизмов регуляции адаптивной и психической деятельности организма. Эмоциональные состояния реализуются в определенных поведенческих реакциях.

Эмоции возникают на этапе оценки вероятности удовлетворения или неудовлетворения возникших потребностей, а также при удовлетворении этих потребностей.

Биологическое значение эмоций состоит в выполнении ими сигнальной и регуляторной функций.

Сигнальная функция эмоций заключается в том, что они сигнализируют о полезности или вредности данного воздействия, успешности или неуспешности выполняемого действия. Приспособительная роль этого механизма заключается в немедленной реакции на внезапное воздействие внешнего раздражения, поскольку эмоциональное состояние мгновенно вызывает ярко выраженные переживания определенной окраски. Это приводит к быстрой мобилизации всех систем организма к осуществлению ответной реакции, характер которой зависит от того, сигналом полезного или вредного воздействия на организм служит данный раздражитель. Таким образом, воздействия, исходящие как из внешней среды, так и от самого организма, приводят к возникновению эмоциональных переживаний, дающих общую качественную характеристику воздействующему фактору, опережая его более полное, детальное восприятие.

Регуляторная функция эмоций проявляется в формировании активности, направленной на удовлетворение возникших потребностей, также на усиление или прекращение действия раздражителей, т. е. в реализации механизмов адаптации организма к непрерывно меняющимся условиям среды. Неудовлетворенные потребности организма обычно сопровождаются эмоцией, носящей неприятный характер. Удовлетворение исходной потребности, как правило, сопровождается приятным эмоциональным переживанием. Возникновение положительных эмоций при удовлетворении потребности характеризует успех поиска для достижения цели, что ведет к прекращению дальнейшей поисковой деятельности. С другой стороны, неоднократное удовлетворение тех или иных потребностей, сопровождающееся субъективно приятными эмоциональными переживаниями, приводит к тому, что в дальнейшем организм стимулируется к целенаправленной деятельности представлением о будущей положительной эмоции. Этот второй стимулирующий

момент целенаправленного мотивационного поведения — результат общения и поэтому приобретает особое значение в дальнейшем поведении человека и животного.

ВИДЫ ЭМОЦИЙ

Эмоции делят на положительные и отрицательные. Положительные эмоции определяют такое состояние организма, которое характеризуется активными усилиями животного и человека, направленными на сохранение и усиление этого состояния. Отрицательные эмоции проявляются в усилиях, направленных на устранение неблагоприятного состояния организма, вызванного неудовлетворением потребности или воздействиями вредоносного фактора. Положительные и отрицательные эмоции играют существенную роль в приспособительном поведении.

Эмоции делят также на низшие и высшие. Низшие эмоции более элементарны, связаны с органическими потребностями животных и человека и подразделяются на два вида:

гомеостатические, направленные на поддержание гомеостаза организма и носящие всегда отрицательный характер;

инстинктивные, связанные с половым инстинктом, инстинктом сохранения рода и другими поведенческими реакциями.

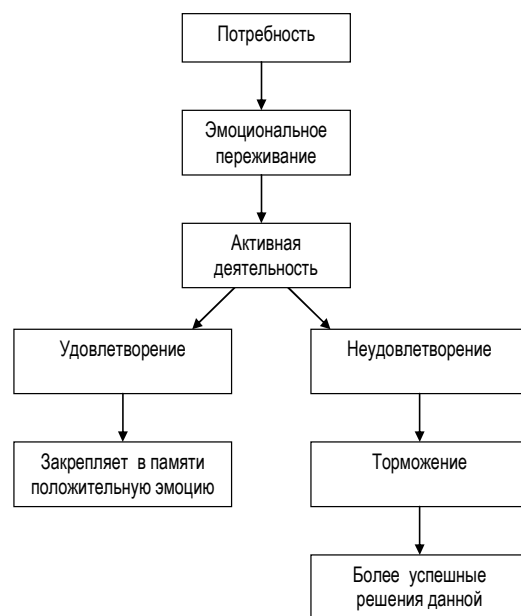
Высшие эмоции возникают только у человека в связи с удовлетворением социальных и идеальных потребностей (интеллектуальных, моральных, эстетических и др.). Эти более сложные эмоции развивались на базе сознания и оказывают контролирующее и тормозящее влияние на низшие эмоции.

Различают эмоции стенические — вызывающие активную деятельность и астенические — снижающие активность. По длительности и степени выраженности различают эмоции настроения, страсти, аффекта.

ТЕОРИИ ЭМОЦИЙ

Биологическая теория эмоций (П.К.Анохин). В основу этой теории эмоций положена концепция функциональной системы: эмоция связана с появлением потребности, которая может сопровождаться отрицательной эмоцией и устранением ее, в результате чего возникает положительная эмоция, то есть входит в состав афферентного синтеза, а также имеет место в структуре акцептора результата действия.

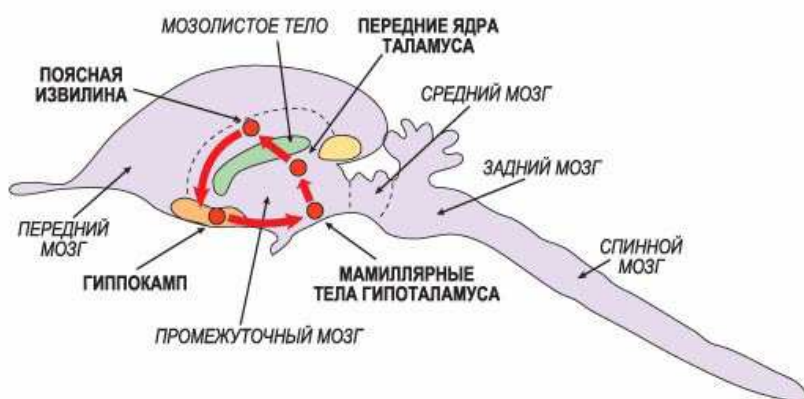
Суть этой теории заключается в том, что положительные эмоции при удовлетворении какой-либо потребности возникают только в том случае, когда параметры реально полученного результата точнее образом совпадают с параметрами предполагаемого результата, запрограммированного в акцепторе результатов действия. В таком случае возникает реакция согласования, которая субъективно сопровождается чувством удовлетворения, положительными эмоциями. Если параметры реально полученного результата не совпадают с запрограммированными в акцепторе результатов действия, это сопровождается чувством неудовлетворения, беспокойства — отрицательными эмоциями. Это



приводит к формированию ориентировочно-исследовательской реакции и к формированию новой комбинации эффекторных возбуждений, необходимых для организации нового полноценного периферического акта, который обеспечит получение результата, параметры которого совпадают с запрограммированными в акцепторе результатов действия.

Потребностно-информационная теория эмоций (П.В.Симонов), согласно которой в основе появления эмоции лежат потребность и информация, необходимая для ее достижения. Для понимания их соотношения он предложил формулу $\mathcal{E} = \text{П}(\text{Ин}-\text{Ис})$, где \mathcal{E} – эмоция, ее степень, качество и знак, П – сила и качество потребности, Ин – информация о средствах, необходимых для удовлетворения потребности, Ис – информация о существующих средствах, которыми реально располагает субъект. Если объем информации недостаточен для удовлетворения потребности, возникает отрицательная эмоция, если достаточен – возникает положительная эмоция в результате удовлетворения потребности.

Представление, выдвинутое Г.И.Косицким о том, что для достижения цели (удовлетворения потребности) необходима определенная информация (Ин), энергия (Эн) и время (Вн): если, существующие у организма, информация (Ис), энергия (Эс) и время (Вс) меньше, чем необходимо, то возникает состояние напряжения (Сн), которое можно выразить эмпирической формулой: $\text{Сн} = f\text{С}(\text{Ин} * \text{Эн} * \text{Вн} - \text{Ис} * \text{Эс} * \text{Вс})$, где Ц – цель, fС – функция цели.



В соответствии с теорией И. Пейпеца возникновение эмоций обуславливается лимбической системой. Кортикальные эмоциональные процессы возникают в гиппокампе, оттуда импульсы идут в мамиллярные тела, затем в передние ядра гипоталамуса и в поясную извилину (круг Пейпеца). Эмоциональная окраска

психических процессов создается распространением этих импульсов на другие области коры. Рецептивной областью эмоциональных переживаний является поясная извилина. Целостность этой цепи представляет собой механизм, организующий переживание и выражение эмоций. Эмоции возникают либо сначала в коре, откуда импульсы поступают в “круг” через гиппокамп, либо в результате возбуждения гипоталамуса, и тогда кору поясной извилины следует рассматривать как воспринимающую область для эмоциональных ощущений в результате приходящих из гипоталамуса импульсов. Лимбическую систему рассматривают как “висцеральный мозг”. Считают, что именно здесь происходит интеграция воспринимаемой информации, получаемой от всех структур тела, в том числе от скелетной мускулатуры и внутренних органов, и формирование определенных эмоциональных состояний.

В настоящее время принято считать, что нервным субстратом эмоций является лимбико-гипоталамический комплекс. Включение гипоталамуса в эту систему обусловлено тем, что множественные связи гипоталамуса с различными

структурами головного мозга создают физиологическую и анатомическую основу для возникновения эмоций.

Новая кора на основе взаимодействия с другими структурами, особенно гипоталамусом, лимбической и ретикулярной системами, а также между различными областями самой новой коры, несомненно, играет важную роль в субъективной оценке эмоциональных состояний.

Эмоциональные состояния являются важной формой адаптационных реакций организма, и играют огромную роль в создании условий для более широкого и более совершенного приспособления животных и человека к окружающим условиям.

8.2. Нейроанатомические основы эмоций.

Эти сведения появились благодаря деятельности американского невропатолога Джеймса Пепеца, который изучая больных с поражениями гиппокампа и поясной извилины, выдвинул гипотезу существования целой системы, обеспечивающей эмоции, которая была названа «лимбической системой». Она включает в себя:

- поясную извилину
- гиппокамп
- гипоталамус
- таламус
- прозрачную перегородку (между полушариями)

Вместе они образуют замкнутую систему или лимбический круг, благодаря взаимосвязям между собой. сточником возбуждения этой системы является гипоталамус, сигналы от которого следуют в нижележащие отделы, активизируя вегетативные и моторные компоненты эмоциональной реакции. От него возбуждение передается на поясную извилину через таламус.

Поясная извилина является субстратом эмоциональных переживаний, имеет специальные входы для эмоциональных стимулов, похожие на то, что имеет сенсорная кора. Сигнал от поясной извилины через гиппокамп направляется в сосцевидные тела гипоталамуса, оттуда на прозрачную перегородку, а затем опять на поясную извилину. Таким образом, существует некая замкнутая система взаимосвязей.

Помимо этих структур, эмоциогенные свойства обнаруживают височная кора и миндалина. Так удаление миндалины приводит к изменению эмоционального состояния. В экспериментах, проведенных Прибрамом на макаках-резус, при удалении миндалины у самца-вожака, наблюдалась полная утрата агрессивности, в результате чего этот самец полностью потерял свое место в зоосоциальной иерархии и превратился в запуганное, покорное животное.

Электрическое раздражение миндалины вызывает эмоции страха, гнева, ярости, редко удовольствия. По мнению ряда исследователей, эмоциональные функции миндалины реализуются на сравнительно более поздних этапах осуществления поведенческого акта. После того, как актуализировались потребности и уже трансформировались в определенное эмоциональное состояние. В этом случае миндалина способна выбрать из конкурирующих эмоций ту, которая значима, если таковые есть.

Серьезные эмоциональные нарушения возникают в связи с повреждением лобных отделов коры головного мозга, в частности развивается эмоциональная

тупость, растормаживание низших эмоций и влечений. Удаление (двухстороннее) височных полюсов у обезьян приводит к развитию чувства страха.

Лимбическая кора контролирует эмоциональную выразительность, интонацию речи. Важную роль в обеспечении эмоций играет полушарная асимметрия. Так, например, временное отключение левого полушария электросудорожным ударом, вызывает в эмоциональной сфере правополушарного человека сдвиг в сторону отрицательных эмоций.

Брагина и Доброхотова установили, что больные с поражением левого полушария более тревожны и озабочены, а правого полушария – более легкомысленны и беспечны.

Физиологическое выражение эмоций. Эмоции выражаются не только в двигательных реакциях, но и на уровне тонического напряжения мышц. Лица, страдающие от различных конфликтов и, особенно с невротическими отклонениями, характеризуются большей скованностью движений, чем другие. Многие психотерапевтические приемы связаны со снятием этой напряженности, например, методы релаксации и аутогенной тренировки. Они учат расслабляться, в результате чего уменьшается раздражительность, тревожность и связанные с ними нарушения. Важным компонентом эмоций являются изменения активности вегетативной нервной системы: изменение сопротивления кожи, гормональный и химический состав крови.

Особую группу эмоциональных реакций составляют изменение биотоков головного мозга. Эмоциональные состояния человека находят отражение в ЭЭГ в изменении соотношения ритмов: α , β , θ и δ . Изменение ЭЭГ, характерные для эмоций, наиболее отчетливо возникают в лобных областях.

8.3. Стресс, его виды, стадии и механизмы. Влияние стресса на эффективность деятельности, когнитивные и интегративные процессы.

Стресс — неспецифическая (общая) реакция организма на физическое или психологическое воздействие, нарушающее его гомеостаз, а также соответствующее состояние нервной системы организма или организма в целом.

Стресс – особое функциональное состояние, которым организм реагирует на экстремальное воздействие. Впервые стресс описан Гансом Селье как общий адаптационный синдром. Термин стресс был предложен им позднее.

В медицине, физиологии, психологии выделяют положительную (эустресс) и отрицательную (дистресс) формы стресса.

Эустресс. Понятие имеет два значения — «стресс, вызванный положительными эмоциями» и «несильный стресс, мобилизующий организм».

Дистресс. Негативный тип стресса, с которым организм человека не в силах справиться. Он разрушает моральное здоровье человека и даже может привести к тяжелым психическим заболеваниям.

В результате стресса возникает депрессия. От стресса страдает иммунная система. В стрессовом состоянии люди чаще оказываются жертвами инфекции, поскольку продукция иммунных клеток заметно падает в период физического или психического стресса.

Экстремальные ситуации делят на кратковременные, когда актуализируются программы реагирования, которые в человеке всегда “наготове”, и на длительные, которые требуют адаптационной перестройки функциональных систем человека, иногда субъективно крайне неприятной, а подчас неблагоприятной для его здоровья.

Различают физиологические и психологические стрессоры. Физиологические стрессоры оказывают непосредственное действие на ткани организма. К ним относятся: болевые воздействия, холод, высокая температура, чрезмерная физическая нагрузка. Психологические стрессоры – это стимулы, которые сигнализируют о биологической или социальной значимости событий (сигналы тревоги, опасности, обиды и т.д.). В соответствии с двумя видами стрессоров различают физиологический и психологический стресс. Последний подразделяется на информационный и эмоциональный.

Информационный стресс возникает в результате информационных перегрузок, когда человек не справляется с задачей, не успевает принимать решения в заданном темпе. Если информационная нагрузка превосходит возможности человека при его высокой заинтересованности, говорят об информационной перегрузке.

Эмоциональный стресс вызывается сигнальными раздражителями. Он проявляется в ситуации угрозы, обиды, в условиях конфликтных ситуаций. Универсальными психологическими стрессорами являются словесные раздражители.

Особое значение для человека имеет психологический стресс, так как многие события приводят к возникновению стресса у человека не из-за их объективных особенностей, а потому что конкретный человек воспринимает событие как источник стресса. Отсюда вытекает важный принцип преодоления психологических стрессов: проще изменить представление человека о мире, чем сам мир.

Биологическая функция стресса – адаптация. Он предназначен для защиты организма от угрожающих, разрушающих воздействий самого разного толка: физических, психических. Поэтому появление стресса означает, что человек включается в определенный тип деятельности, направленный на противостояние опасным воздействиям, которым он подвергается. Этому типу деятельности соответствует особое функциональное состояние и комплекс различных физиологических и психологических реакций.

Г.Селье выделил три фазы стресса:

1. Стадия тревоги состоит в мобилизации адаптационных возможностей организма, при которой сопротивляемость стрессу падает ниже нормы. Она выражается в реакциях надпочечников, иммунной системы и желудочно-кишечного тракта. Если стрессор сильный, (тяжелые ожоги, крайне высокая или низкая температура), из-за ограниченности резервов может наступить смерть.
2. Стадия сопротивления возникает, если действие совместимо с возможностями адаптации. При этом признаки тревоги практически исчезают, а уровень сопротивляемости выше обычного. При большинстве болезней или травм к пораженному участку направляются антитела. При психологических стрессах симпатическая нервная система готовит организм к борьбе или бегству.
3. Стадия истощения. Каждый человек проходит через выше перечисленные стадии множество раз. Когда сопротивление оказывается успешным, организм возвращается к нормальному состоянию. Но если стрессор продолжает действовать, ресурсы организма могут истощиться. Тогда наступает стадия истощения, при которой возникают признаки реакции тревоги, но теперь они необратимы и индивид погибает. В случае психологического стресса истощение принимает форму нервного срыва.

Влияние стрессовых состояний на деятельность в целом и на отдельные ее процессы неоднозначно. Различия обусловлены существованием трех основных фаз развития стресса, по-разному влияющих на деятельность.

Фаза мобилизации. Первые этапы развития стрессового состояния характеризуются тем, что общая эмоциональная напряженность еще не достигает своего максимума. Поэтому она оказывает преимущественно положительное (стеническое) воздействие и на психические процессы, и на общую организацию деятельности. Здесь эмоциональная активация повышает продуктивность выполнения основных управленческих функций. Внешние стрессоры выступают в роли своеобразных стимулов для интенсификации психических процессов и для полного вовлечения потенциала личности в деятельность. Данная фаза обозначается понятием продуктивного стресса или «эвстресса» (эвстресс – сложносокращенное слово от сочетания «эвристический стресс»). Возрастает объем восприятия и внимания, повышается гибкость и лабильность оперативной памяти. В состоянии «повышенной готовности» переводится информация прошлого опыта; увеличивается оригинальность, продуктивность и креативность мышления (феномен гиперактивации мышления). Возрастает способность к формулировке альтернатив и их анализу, что повышает эффективность процессов принятия решения. Способы и методы организации деятельности становятся также более адекватными, разнообразными, эффективными. В целом эту фазу следует рассматривать как адекватную – мобилизующую реакцию психики и организма в целом на усложнение внешней ситуации.

Фаза расстройства. В силу объективно присущих психической и физиологической организации человека ограничений существует некий предел сопротивления интенсивности стрессовых воздействий. До тех пор пока он не достигнут, происходит мобилизация имеющихся возможностей. Однако затем психика «начинает давать сбой»; эмоции из положительного (мобилизующе-энергетического) фактора трансформируются в преимущественно отрицательный – деструктивный фактор. В первую очередь изменения возникают в когнитивной сфере. Сужается объем восприятия, снижается объем и качество оперативной памяти, затрудняется актуализация информации из долговременной памяти (феномен блокады прошлого опыта). Особо значительные изменения характерны для мышления. Возрастает его стереотипность, резко снижается продуктивность и способность к адекватной переработке информации. Поиск решения подменяется попыткой вспомнить решения, встречавшиеся ранее (репродуктивизация мышления); снижается оригинальность мышления (феномен уплощения мышления).

Для деятельности в целом характерными становятся попытки ее организации не по типу создания адекватной ситуации способа, а по типу подыскания в прошлом опыте нормативного способа (явление заалгоритмизированности деятельности). В процессах принятия управленческих решений возникает феномен глобальных реакций. Он состоит в тенденции к выбору слишком общих и неточных вариантов действия; решения утрачивают конкретность и реализуемость; кроме того, они становятся либо импульсивными, либо чрезмерно затянутыми – инертными. Возникающие и нарастающие на этой фазе явления характеризуют, таким образом, непродуктивный стресс, обозначаемый понятием дистресса (дистресс – сложносокращенное слово от словосочетания «дисфункциональный стресс»).

Фаза деструкции характеризуется максимальной дистрессовостью – полным распадом организации деятельности и значительными нарушениями психических процессов, обеспечивающих ее. Может иметь место феномен блокады восприятия, памяти, мышления (явления типа «ничего не вижу», «потемнело в глазах», явление «белой пелены», а также провалов в памяти, «отключения мышления», «интеллектуального ступора» и др.). Основной закономерностью фазы деструкции в плане общей организации деятельности и поведения является то, что они приобретают одну из двух основных форм: деструкция по типу гипервозбуждения и деструкция по типу гиперторможения. В первом случае поведение становится полностью хаотичным, строится как беспорядочная последовательность неорганизованных действий, поступков, импульсивных реакций – человек «не находит себе места». Во втором случае, наоборот, имеет место блокада деятельности и поведенческой активности; возникает состояние заторможенности и оцепенения, «выключенности» из ситуации. Фаза деструкции характеризуется уже не просто снижением показателей эффективности деятельности, а ее общим срывом.

Три отмеченные фазы имеют общий характер. Однако наряду с ними имеют место и достаточно выраженные индивидуальные различия реагирования на стрессовые воздействия. Они выражаются в сравнительной длительности указанных фаз; в их общей динамике; в зависимости показателей деятельности от силы стрессовых воздействий. Для обозначения «меры сопротивляемости» человека стрессовым воздействиям используется понятие стрессоустойчивости личности. Это – способность сохранять высокие показатели психического функционирования и деятельности при возрастающих стрессовых нагрузках. Важной стороной стрессоустойчивости является способность не только сохранять, но и повышать показатели эффективности, продуктивности деятельности при стрессовом усложнении условий. Иначе говоря, эта способность зависит от того, насколько сильно у человека представлена первая фаза развития стресса – фаза мобилизации.

В зависимости от степени стрессоустойчивости, а также от способности выдерживать стресс в течение длительного времени выделяют три основных типа личностей. Они различаются по тому, как долго личность может сохранять стрессоустойчивость (резистентность) к временному давлению хронических стрессовых условий, характеризуют ее индивидуальный порог стрессоустойчивости. Одни руководители могут выдерживать стрессовые нагрузки длительное время, адаптируясь к стрессу. Другие даже при относительно краткосрочных стрессовых воздействиях уже дают сбой. Третьи – вообще только и могут эффективно работать в условиях стресса. Соответственно эти три типа обозначаются как «стресс вола», «стресс кролика» и «стресс льва».

Основные механизмы стресса — гормональные. Главным морфологическим признаком сформировавшегося ОАС является так называемая классическая триада: разрастание коры надпочечников, уменьшение вилочковой железы и изъязвление желудка.

Селье считал, что стрессоры вызывают стереотипный, автоматизированный ответ, начиная с активации гипоталамуса, повышения активности гипофиза и надпочечников с одновременным включением симпатического отдела вегетативной нервной системы.

Относительно того, как стрессовый фактор достигает гипоталамуса, нет единой точки зрения. Некоторые авторы считают, что стрессор через

соответствующие анализаторные структуры воздействует на кору головного мозга. Далее через таламус сигнал поступает к гипоталамусу и параллельно - в ретикулярную формацию, которая является "связующим звеном" между сознанием и телом. В таком случае физический по природе стрессор, так же как и психологический стрессор, может влиять на когнитивные процессы, запуская одни и те же психофизиологические механизмы, независимо от природы стрессора. В то же время, существуют данные о том, что информация о стрессорах, воспринимаемых зрением, поступает прямо к гипоталамусу по специальному зрительному тракту. В любом случае ни у кого не возникает сомнения, что ретикулярная формация, гипоталамус и лимбические структуры принимают непосредственное участие в развитии стрессовой реакции; в осознании стрессора и формировании необходимой адекватной реакции принимает участие весь мозг, включая и вегетативную нервную систему. Всегда необходимо помнить о понимании мозга как части целостной нейроэндокринной системы, управляющей нашей психикой и поведением. Во многих современных работах развиваются новые представления о гормональных механизмах и пептидной регуляции дистрессовых состояний, вплоть до молекулярных механизмов стресса, включенности тех или иных медиаторных систем.

Итак, по-видимому, под влиянием Селье, недооценивавшим роль ЦНС, основной акцент в изучении стресса делался на исследованиях механизмов дистресса, вегетативной и гормональной регуляции. В тоже время, роль ЦНС в возникновении стрессовой реакции или недооценивалась, или вообще игнорировалась.

После работ У. Кеннона, в 20 годы XX столетия, постепенно пришло понимание, что управляющим органом является нейроэндокринная система, в которой некоторые нейроны ЦНС выполняют нейроэндокринные функции. Анохин П.К., Симонов П.В., Судаков К.В. и многие другие исследователи стали обращать внимание на важную роль ЦНС в развитии как стресса, так и дистрессовых состояний и связанных с ними психосоматических заболеваний.

Основные структуры мозга, участвующие в возникновении стресса: лобная кора; лимбические структуры; вегетативный компонент, реализуемый через гипоталамус и центры продолговатого мозга. В работах Симонова подчеркивается роль передних отделов коры, гиппокампа, миндалины и гипоталамуса в возникновении эмоций. Такое сходство структур, участвующих в генезе разных по функции стресса и эмоций не должно смущать. Все эти структуры чрезвычайно гетерогенны и полифункциональны. Если функциональной единицей мозга является распределенная система, тогда тесно связанные функции могут обеспечиваться разной системой модулей через взаимодействующие интегративные зоны в одних и тех же структурах. Так, функции гипоталамуса не ограничиваются регуляцией деятельности эндокринной системы. Являясь основным подкорковым центром управления вегетативной нервной системой, гипоталамус принимает участие в регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы, терморегуляции, обмена веществ, управляет функциями сна и бодрствования, стрессовых и эмоциональных систем.

Но остановимся на механизмах, которые хорошо изучены. Когда индивид сталкивается со стрессором, гипоталамус активирует эндокринную систему и вегетативную нервную систему. Эта активация может осуществляться как через

нервные пути, так и гуморальным путем. От передней доли гипоталамуса по прямому нервному пути происходит активация гипофиза, который вырабатывает окситоцин и вазопрессин. Кроме того, эта доля гипоталамуса вырабатывает тиреотропный релизинг-гормон. Этот гормон, в свою очередь, действует на гипофиз таким образом, что там начинается выработка тиреотропного гормона. Последний гуморально активирует щитовидную железу, которая начинает производить тироксин, выбрасываемый в кровь.

Задняя доля гипоталамуса через симпатический отдел вегетативной нервной системы активирует мозговое вещество надпочечников, которые начинают вырабатывать большие дозы адреналина и норадреналина, поступающие в кровь. Последние гормоны объединяются в группу метаболитических гормонов, так как непосредственно активируют клеточный метаболизм.

Передняя доля гипоталамуса при продолжении действия стрессора, помимо нервного пути воздействия, оказывает на гипофиз и гуморальное воздействие - производит кортикотропный релизинг-гормон, который действует на гипофиз, заставляя его производить аденотропный гормон. Он, в свою очередь, действуя на кору надпочечников, приводит к выбросу кортикоидных гормонов, одним из представителей которых является кортизол - "гормон стресса" и альдостерон. Основная функция кортизола - повышение уровня сахара в крови - резко усиливает клеточный метаболизм, подготавливая нас к борьбе со стрессором. Альдостерон поднимает артериальное давление, обеспечивая быстрее поступление кислорода и питательных веществ к активным структурам организма.

Исследования последних лет позволили выделить анатомически самостоятельные структуры системы стресса, к которым отнесено голубое пятно в заднем мозге. Эта зона богата нейронами, вырабатывающими норадреналин. Вторая структура - паравентрикулярное ядро гипоталамуса (основной производитель кортиколиберина). Нейроны гипоталамуса, вырабатывающие кортиколиберин, регулируются в основном нейронами, которые содержат норадреналин и находятся в заднем мозге. Эти кортиколибериновые и норадреналиновые системы нейронов являются "узловыми станциями" системы стресса. Они соединяются с большим мозгом посредством связей, включающих нейроны, выделяющие дофамин, и проецируются в мезо-лимбический дофаминовый тракт, что позволяет им участвовать в регуляции мозговых систем мотивации и подкрепления. Обнаруженная связь нейронов, выделяющих кортиколиберин, с миндалинами и гиппокампом, важна для извлечения из памяти и эмоционального анализа информации о тех внешних событиях, которые вызвали изменения стрессового уровня.

8.4. Влияние стресса на поведение и деятельность человека

Мы уже отмечали, что объективными признаками, по которым можно судить о стрессе, являются его физиологические проявления (повышение кровяного давления, изменение сердечно-сосудистой деятельности, мускульное напряжение, изменение ритма дыхания и пр.) и психологические (переживание тревоги, раздражительность, ощущение беспокойства, усталость и пр.). Но главным признаком стресса является изменение функционального уровня деятельности, что проявляется в ее напряжении.

Стресс дезорганизует деятельность человека, его поведение, приводит к разнообразным психоэмоциональным нарушениям (тревожность, депрессия,

невроты, эмоциональная неустойчивость, упадок настроения, или, наоборот, перевозбуждение, гнев, нарушения памяти, бессонница, повышенная утомляемость и др.). В результате человек может мобилизовать свои силы или наоборот, функциональный уровень понижается, и это может способствовать дезорганизации деятельности в целом.

При демобилизующем стрессе (дистрессе) деформируются вся мотивационная сфера личности и ее адаптивно-поведенческие навыки, нарушается целесообразность действий, ухудшаются речевые возможности. Но в ряде случаев стресс мобилизует адаптивные возможности личности (такая разновидность стресса называется австрессом).

Для юридической оценки поведения человека в состоянии стресса следует иметь в виду, что в состоянии австресса сознание человека может и не сужаться – человек может быть способным предельно мобилизовать свои физические и психические возможности для преодоления экстремального воздействия разумными способами.

Человеческое поведение при стрессе не низводится полностью на бессознательный уровень. Его действия по устранению стрессора, выбор орудий и способов действия, речевых средств сохраняют социальную обусловленность. Сужение сознания при аффекте и стрессе не означает его полного расстройства.

Лекция 9. «Поведенческие реакции организма: свойства нервных процессов, определяющих индивидуальные особенности поведения»

9.1. Свойства нервной системы.

9.2. Типы высшей нервной деятельности (общие и специфические).

9.3. Типологические особенности высшей нервной деятельности детей.

9.4. Нарушения высшей нервной деятельности. Неврозы, механизм их развития.

9.1. Свойства нервной системы.

Свойства нервной системы - основные, преимущественно генетически детерминированные особенности функционирования нервной системы, определяющие различия в поведении и в отношении к одним и тем же воздействиям физической и социальной среды. Не предопределяя его социальную ценность, не обуславливая непосредственно содержательную сторону психики, С. н. с. являются физиологической основой формально-динамической стороны поведения, образуя почву, на которой легче формируются одни формы поведения, труднее — другие. Павлов предполагал существование 3 основных свойств нервных процессов.

сила нервных процессов;

уравновешенность нервных процессов;

подвижность нервных процессов.

Сила нервных процессов - способность к возникновению адекватной реакции на сильный и сверхсильный раздражитель. Сила - способность нервных клеток сохранять нормальную работоспособность при значительном напряжении возбуждательных и тормозных процессов. В основе - выраженность в центральной нервной системе процессов возбуждения и торможения. Нервные процессы подразделяются (по силе) на сильные (преобладание в центральной нервной системе процессов возбуждения) и слабые (преобладание в центральной нервной системе процессов торможения). Считается, что лица с более сильной н. с. выносливее и стрессоустойчивее.

Уравновешенность нервных процессов - сбалансированность процессов возбуждения и торможения. Уравновешенность означает одинаковую выраженность нервных процессов. Люди с более уравновешенной н. с. характеризуются и более уравновешенным поведением

Сильные нервные процессы (по уравновешенности) подразделяются на: уравновешенные (процесс возбуждения уравновешен тормозными процессами); неуравновешенные (резкое преобладание процессов возбуждения, они не компенсируются торможением - "безудержный тип").

Подвижность нервных процессов - возможность быстрой смены процессов возбуждения и торможения. Подвижность н. с. выражается в способности быстрого перехода от одного процесса к др. Лица с более подвижной н. с. отличаются гибкостью поведения, быстрее приспосабливаются к новым условиям.

Сильные уравновешенные нервные процессы (по подвижности) подразделяются на:

подвижные (возбуждение и торможение легко сменяют друг друга)

неподвижные (инертные: процессы сменяются с трудом).

В дальнейшем, в связи с новыми методами исследования С. н. с., в особенности в работах Б. М. Теплова, В. Д. Небылицина и их учеников, были существенно уточнены как структура основных С. н. с., так и их

нейрофизиологическое содержание. К тому же стали известны еще несколько новых свойств.

Динамичность - способность мозговых структур быстро генерировать возбуждательные и тормозные процессы в ходе формирования условных реакций. Данное свойство лежит в основе обучаемости.

Лабильность выражается в скорости возникновения и прекращения нервных процессов. Более «лабильные» люди, напр., значительно быстрее совершают моторные акты в единицу времени.

Активированность характеризует индивидуальный уровень реакции активации процессов возбуждения и торможения, что является основой мнемических способностей.

В исследованиях В. С. Мерлина и его сотрудников были установлены многочисленные связи между свойствами нервной системы и свойствами темперамента. Практически не оказалось ни одного свойства темперамента, которое бы не было бы связано с каким-либо свойством нервной системы. При этом одно и то же свойство темперамента может быть связано как с отдельным свойством нервной системы, так и с несколькими. Таким образом, каждое свойство темперамента находится в зависимости от нескольких свойств нервной системы. Сочетание свойств нервной системы обуславливают не только тот или иной тип темперамента. Установлены зависимости между отдельными свойствами нервной системы и свойствами личности.

Так, сила возбуждательного процесса лежит в основе работоспособности, выносливости, храбрости, смелости, мужества, способности преодолевать трудности, самостоятельности, активности, настойчивости, энергичности, инициативности, решительности, горячности, склонности к риску.

Сила тормозного процесса лежит в основе осторожности, самообладания, терпения, скрытности, сдержанности, хладнокровия.

Неуравновешенность за счет преобладания возбуждения над торможением обуславливает возбудимость, склонность к риску, горячность, нетерпимость, преобладание настойчивости над уступчивостью. Такому человеку присущи действия, чем ожидание и терпение.

Неуравновешенность за счет преобладания торможения над возбуждением обуславливает осторожность, сдержанность и выдержку в поведении, исключается азарт и риск. На первом месте спокойствие и осторожность.

Уравновешенность (баланс) торможения и возбуждения предполагает умеренность, соразмерность деятельности, степенность.

Подвижность возбуждательного процесса связана со способностью быстро прервать начатое дело, остановиться на полпути, быстро успокоиться. При этом трудно вырабатывается упорство в деятельности.

Подвижность тормозного процесса связана с быстротой речевых реакций, живостью мимики, общительностью, инициативностью, отзывчивостью, ловкостью, выносливостью. Такому человеку трудно быть скрытным, привязанным и постоянным.

Нередко наблюдается значительное несовпадение результатов измерения свойств н. с. в разных анализаторах. Это явление было названо Небылицыным парциальностью свойств н. с., отличающиеся в разных мозговых структурах, названы «частными», а представляющие собой «сверханализаторные»

характеристики мозга - «общими». Вначале «общие» свойства связывали с функционированием передних (лобных) отделов мозга.

В настоящее время свойства н. с. можно представить в виде иерархии уровней: элементарные (свойства отдельных нейронов); комплексные (свойства различных структур мозга); общемозговые (системные) свойства (т. е. свойства целого мозга).

Элементарные свойства н. с: проявляются в особенностях интеграции нервных процессов в отдельных элементах н. с. (нейронах), являются компонентами свойств более высокого порядка. (В. М. Русалов.)

Комплексно-структурные свойства н. с: особенности интеграции нервных процессов в отдельных структурах мозга (полушариях, лобных отделах, анализаторах, подкорковых структурах и т. д.). Большинство определяемых традиционными методами С. н. с. (или частных свойств) относится к этой категории. Они определяют, прежде всего, специальные способности и отдельные черты личности.

Общие (системные) свойства н. с: представляют собой наиболее фундаментальные функциональные характеристики интеграции нервных процессов всего мозга. Они определяют индивидуальные различия в общеличных характеристиках, таких как темперамент и общий интеллект.

Уровень процессов возбуждения

Высокий - сильная ответная реакция на возбуждение, стимул; не обнаруживаются признаки запредельного торможения, прямая корреляция с высокими показателями по теппинг-тесту: быстрая включаемость в работу, вработываемость и достижение высокой производительности; низкая утомляемость; высокая работоспособность и выносливость.

Низкий - слабая и запоздалая реакция на возбуждение, быстро достигается запредельное торможение, вплоть до ступора, отказа в работе; низкие показатели по теппинг-тесту; медленные: включаемость в работу, вработываемость и невысокая производительность труда; высокая утомляемость; низкая работоспособность и выносливость

Уровень процессов торможения

Высокий - сильные нервные процессы со стороны торможения; возбуждения, стимулы легко гасятся; быстрое реагирование ответными действиями на простые сенсорные сигналы, хорошая реакция; высокий самоконтроль, собранность, бдительность, хладнокровие в поведенческих реакциях.

Низкий - слабость процессов торможения, импульсивность в ответных действиях на стимул, слабый самоконтроль в поведенческих реакциях, определенная расторможенность, расхлябанность, нетребовательность и снисходительность к себе; медленное или запоздалое, реагирование ответными действиями на простые сигналы; плохая реакция, неровное реагирование, неадекватные реакции, склонность к истерии.

Уровень подвижности нервных процессов

Высокий - легкость переключения нервных процессов от возбуждения к торможению и наоборот; быстрый переход от одних видов деятельности к другим; быстрая переключаемость, решительность, смелость в поведенческих реакциях.

Низкий - характерны для людей, склонных работать по стереотипу, не любящих быстрых и неожиданных изменений в деятельности, инертных, проявляющих, как правило, низкую способность переключаться на новые виды работ и успешно осваивать новую профессию; не пригодны для работы в быстроменяющихся условиях.

Сдвиг баланса нервных процессов в сторону возбуждения

При существенном сдвиге баланса нервных процессов в сторону возбуждения, вероятны неуравновешенное поведение, сильные кратковременные эмоциональные переживания, неустойчивое настроение, слабое терпение, агрессивное поведение, переоценка своих способностей, хорошая адаптация к новому, рискованность, стремление к цели сильное с полной отдачей, боевое отношение к опасности без особого расчета, плохая помехоустойчивость.

Сдвиг баланса нервных процессов в сторону торможения

При существенном сдвиге баланса нервных процессов в сторону торможения вероятны уравновешенное поведение, устойчивое настроение, слабые эмоциональные переживания, хорошее терпение, сдержанность, хладнокровие, невозмутимое отношение к опасности, реальная оценка своих способностей, хорошая помехоустойчивость.

Учет типов ВНД и темперамента собеседника при беседе.

С сильным, неуравновешенным, сверхбыстрым типом ВНД (холериком) беседа строится и ведется по четкой структуре этапов. Из них исключаются факторы, способствующие обострению в разговоре, резкий тон, неприятные для собеседника вопросы и сведения.

С сильным, уравновешенным, подвижным типом ВНД (сангвиником) – беседу следует проводить по такому же плану, но желательно с юмором. Допустимы внезапные переходы с одной темы на другую. Он легко воспринимает не вполне логичную беседу, его можно зажечь ярким образом, удачным сравнением, увлечь интересной идеей.

С сильным, уравновешенным, инертным типом ВНД (флегматиком) – по плану, в котором последовательно и обстоятельно излагается суть разговора.

Со слабым типом ВНД (меланхоликом) – по плану, из которого исключается все, что может привести его в возбуждение, в состояние паники и т.п.

Если тип ВНД и темперамент заранее не известны, то план беседы составляется без «жестких» связей между последовательными пунктами, что позволяет его корректировать в ходе беседы, по мере определения типа ВНД и темперамента собеседника.

Сильный, уравновешенный, подвижный тип ВНД (сангвиник) и сильный, неуравновешенный, сверхбыстрый тип ВНД (холерик), оказавшись в трудной ситуации, быстро найдут выход из нее. Сильный, уравновешенный, инертный тип ВНД (флегматик) будет в тупике, а слабый тип ВНД (меланхолик) – в панике.

9.2. Типы высшей нервной деятельности (общие и специфические).

Тип высшей нервной деятельности – это совокупность врождённых и приобретённых свойств нервной системы, определяющих характер взаимодействия организма с окружающей средой и находящих своё отражение во всех функциях организма.

В основе типа высшей нервной деятельности лежат индивидуальные особенности протекания в центральной нервной системе двух нервных процессов:

возбуждения и торможения. Согласно взглядам И.П.Павлова основными являются три свойства нервных процессов:

1) Сила процессов возбуждения и торможения (связана с работоспособностью нервных клеток).

Сила процессов возбуждения характеризуется: высокой работоспособностью; инициативностью; решительностью; смелостью; мужеством; упорством в преодолении жизненных трудностей; способностью решать без срывов нервной деятельности сложные ситуации.

Сила процессов торможения характеризуется: самообладанием; терпеливостью; высокой способностью к сосредоточиванию, к дифференцированию допустимого, возможного от недопустимого и невозможного.

Слабость нервных процессов характеризуется: низкой работоспособностью; повышенной утомляемостью; слабой выносливостью; нерешительностью в сложных ситуациях, и быстрым наступлением при этом неврогенных срывов; стремлением избегать трудности, препятствия, активной работы и напряжения; малой инициативностью; отсутствием настойчивости.

2) Уравновешенность нервных процессов (связана с соотношением процессов возбуждения и торможения по их силе).

Уравновешенность нервных процессов характеризуется: ровным поведением и отношением к людям; сдержанностью; способностью к самообладанию, сосредоточенности, ожиданию; способностью легко и быстро засыпать; ровной речью, с правильной и выразительной интонацией.

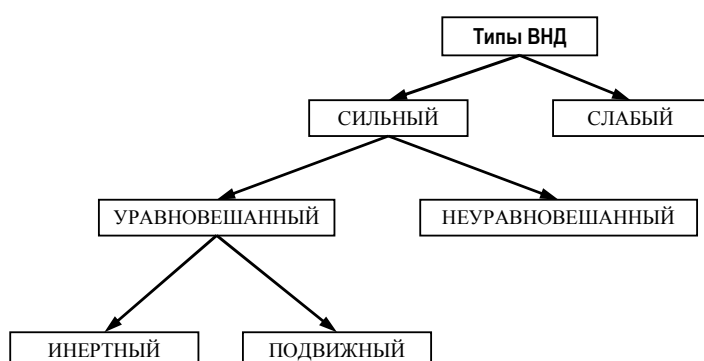
Неуравновешенность с преобладанием возбуждения характеризуется: повышенной впечатлительностью; нервозностью поведения, причём по сильному типу это выражается в склонности к крику, по слабому типу – в уходе в себя, в слезливости; беспокойным сном с частыми сновидениями кошмарного содержания; быстрой речью (скороговоркой).

3) Подвижность процессов возбуждения и торможения (связана со способностью нервных процессов сменять друг друга).

Подвижность нервных процессов характеризуется: достаточно лёгким и быстрым переходом к новому делу; быстрой переделкой привычек и навыков; лёгкостью засыпания и пробуждения.

Инертность нервных процессов характеризуется: трудностью перехода к новому делу и переделки привычек и навыков; трудностью пробуждения; спокойным сном со сновидениями без кошмаров; замедленной речью.

На основе всевозможной комбинации трёх основных свойств нервных процессов происходит формирование большого разнообразия типов ВНД. По классификации И.П.Павлова выделяют четыре основных типа ВНД, отличающихся по устойчивости к невротизирующим факторам и адаптивным свойствам.



1) Сильный, неуравновешенный, («безудержный») тип характеризуется сильными процессами возбуждения, которые преобладают над торможением. Это человек увлекающийся; с высоким уровнем активности; энергичный; вспыльчивый; раздражительный; с

сильными, быстро возникающими эмоциями, ярко отражающимися в речи, жестах, мимике.

2) Сильный, уравновешенный, подвижный (лабильный или живой) тип отличается сильными процессами возбуждения и торможения, их уравновешенностью и способностью к лёгкой смене одного процесса другим. Это человек с большим самообладанием; решительный; преодолевающий трудности; энергичный; умеющий быстро ориентироваться в новой обстановке; подвижный; впечатлительный; с ярким выражением эмоций и лёгкой их сменяемостью.

3) Сильный, уравновешенный, инертный (спокойный) тип характеризуется сильными процессами возбуждения и торможения, их уравновешенностью, но низкой подвижностью нервных процессов. Это человек весьма работоспособный; умеющий сдерживаться; спокойный; медлительный; со слабым проявлением чувств; трудно переключающийся с одного вида деятельности на другой; не любит изменять свои привычки.

4) Слабый тип отличается слабыми процессами возбуждения и легко возникающими тормозными реакциями. Это человек слабовольный; унылый; тоскливый; с высокой эмоциональной ранимостью; мнительный; склонный к мрачным мыслям; с угнетённым настроением; замкнут; пуглив; легко поддаётся чужому влиянию.

Эти типы высшей нервной деятельности соответствуют темпераментам, описанным Гиппократом:

Свойства нервных процессов	Темпераменты (по Гиппократу)			
	Холерик	Сангвиник	Флегматик	Меланхолик
Сила	Сильный	Сильный	Сильный	Слабый
Уравновешенность	Неуравновешенный, с преобладанием процесса возбуждения	Уравновешенный	Уравновешенный	-
Подвижность	-	Подвижный	Инертный	-

Однако в жизни такие «чистые» типы ВНД встречаются редко, обычно комбинация свойств более разнообразна. Ещё И.П.Павлов писал, что между этими основными типами располагаются «промежуточные, переходные типы и их надо знать для того, чтобы ориентироваться в человеческом поведении».

Наряду с указанными общими для человека и животных типами ВНД И.П.Павлов выделил специально человеческие типы (частные типы) на основе различного соотношения первой и второй сигнальных систем:

1. Художественный тип характеризуется незначительным преобладанием первой сигнальной системы над второй. Для представителей этого типа свойственно предметное, образное восприятие окружающего мира, оперирование в процессе мышления чувственными образами.

2. Мыслительный тип отличается преобладанием второй сигнальной системы над первой. Этому типу свойственно выраженная способность к абстрагированию от

действительности, к тонкому анализу; оперирование в процессе мышления абстрактными символами.

3. Средний тип характеризуется уравновешенностью сигнальных систем. К этому типу относится большинство людей, им свойственны как образные впечатления, так и умозрительные заключения.

Эта классификация отражает характер функциональной межполушарной асимметрии головного мозга, особенности их взаимодействия.

Учение о типах высшей нервной деятельности имеет важное значение для понимания закономерностей формирования таких важных психологических особенностей личности, как темперамент и характер. Тип ВНД является физиологической основой темперамента. Однако тип ВНД сводить к темпераменту, ибо тип ВНД – это физиологическое свойство личности, а темперамент – психологическое свойство личности и имеет отношение к динамической стороне психической деятельности человека. Следует помнить, что темперамент не характеризует содержательную сторону личности (мировоззрение человека, убеждения, взгляды, интересы и т.п.). Особенности типа ВНД и преобладающего темперамента образуют природную основу индивидуальной неповторимости личности.

9.3. Типологические особенности высшей нервной деятельности детей.

В процессе индивидуального развития, в связи с постепенным созреванием нервной системы, проявления ее индивидуально-типологических различий имеют свои особенности. Можно предполагать, что в формировании основных свойств нервной системы и типов ВНД в пренатальном периоде развития большое значение имеют наследственные факторы, а в постнатальном периоде развития – влияние окружающей среды. При этом наследственность определяет границы изменчивости типологических свойств нервной системы, а от среды зависит степень их развития. Имеются многочисленные экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что то или иное свойство нервной системы может быть выражено в минимальном или максимальном варианте в зависимости от условий воспитания.

Тип ВНД ребенка напоминает тип ВНД взрослого лишь в общих чертах, т.к. основные свойства нервной системы, определяющие тип ВНД у детей и подростков, имеют возрастные особенности. Так, для детей дошкольного возраста характерна слабость процессов возбуждения и торможения и их неуравновешенность в сторону преобладания возбуждения независимо от типа ВНД. В связи с этим у детей дошкольного возраста сильный тип нервной системы также будет характеризоваться слабостью нервных процессов, но степень ее выраженности будет меньше по сравнению со слабым типом. Иначе говоря, происходит своеобразное «наложение» возрастных особенностей ВНД с типологическими свойствами ВНД.

Основные свойства нервной системы достигают своего нормального уровня развития, ограниченного типом нервной системы, только к моменту ее полного созревания, т.е. к 20-22 годам.

Особенности педагогического подхода к детям с различными типами ВНД. Каждый тип ВНД обладает своими положительными свойствами. Например, дети меланхолического типа (слабый тип) в сравнении с сильным типом имеют более низкий уровень работоспособности, но обладают более высокой чувствительностью, в том числе, к педагогическим воздействиям. У учащихся с сильной нервной системой лучше развита механическая память, а учащиеся со слабой нервной

системой лучше усваивают осмысленный материал. Оказалось, что дети меланхолического типа медленнее запоминают учебный материал, но прочность запоминания у них выше, чем у детей холерического типа.

Н.И.Красногорский, изучив специфику проявления в детском возрасте свойств силы, уравновешенности, подвижности нервных процессов, а также взаимоотношения сигнальных систем и взаимодействие коры и подкорковых образований, выделил четыре типа ВНД:

1. Сильный, оптимально-возбудимый, уравновешенный, быстрый – сангвинический тип, характеризующийся быстрым образованием условных рефлексов, которые легко угасают и быстро восстанавливаются. При этом возбуждение и торможение легко сменяются, возможно быстрое образование тонких дифференцировок. Дети этого типа отличаются хорошо развитой, быстрой, отчетливой, с правильными интонациями речью с богатым словарным запасом, зачастую сопровождающейся выразительной мимикой и жестикуляцией. Подкорковая условно-рефлекторная деятельность у них регулируется функционально сильной корой, поэтому они отличаются хорошим поведением и, как правило, не представляют трудности в воспитании.

2. Сильный, уравновешенный, медленный – флегматичный тип. Условные рефлексы у детей с таким типом образуются медленнее, чем у представителей первого типа, но они прочные; угасание условные связи восстанавливаются также медленнее; хорошо проявляются тормозные реакции. Речь правильная, с достаточным словарным запасом, но несколько замедленная, без резко выраженной жестикуляции и мимики. Характерен выраженный контроль коры над безусловными рефлексами и эмоциями. Дети этого типа обычно отличаются примерным поведением, хорошо учатся. При сложных заданиях повышают свою активность и настойчиво стараются их выполнить.

3. Сильный, повышенно возбудимый, неуравновешенный, безудержный – холерический тип. Отличается сильной подкорковой активностью, не всегда в полной мере контролируемой корой. Характерна недостаточность тормозного процесса. Условные связи образуются медленнее, чем у детей первых двух типов, причем быстро угасают, а образующиеся дифференцировки неустойчивы. Дети этого типа чрезвычайно эмоционально возбудимы, вспыльчивы, им свойственны аффекты в поведении. Речь быстрая, неровная, с колеблющимися интонациями, отдельными вскрикиваниями. Учатся такие дети удовлетворительно, однако к условиям школы зачастую приспосабливаются тяжело, и их воспитание может представлять трудности.

4. Слабый, понижено возбудимый – меланхолический тип. Характерна пониженная возбудимость и коры и подкорки. Условные рефлексы образуются медленно; они неустойчивы. Слабость внутреннего торможения при сильно выраженных внешних тормозах проявляется в трудностях привыкания к школе, к новым условиям обучения, к изменениям вообще. Речь таких детей слабая и тихая, часто замедленная. Они не переносят сильных и продолжительных раздражений, быстро утомляются. У детей данного типа легко развиваются невротические реакции и неврозы.

При этом в младшем школьном возрасте даже у представителей первых двух групп зачастую наблюдается неполная уравновешенность нервных процессов с некоторым преобладанием возбуждения при относительно слабых процессах

активного внутреннего торможения, что определяет повышенную реактивность детей.

Типологические особенности нервной системы четко проявляются и в деятельности школьника. Например, дети сильного типа могут достаточно долго и напряженно (в пределах возрастных возможностей) работать в классе или дома с высоким темпом и интенсивностью на фоне положительного эмоционального состояния. Для них характерны устойчивое внимание и в то же время способность достаточно быстро переключаться на новый вид деятельности; они могут работать долго и интенсивно.

9.4. Нарушения высшей нервной деятельности. Неврозы, механизм их развития

К неврозам относят такие функциональные нарушения ВНД, которые не сопровождаются грубыми органическими изменениями в структуре нервной ткани.

Основной причиной неврозов является психическая травма, однако, имеет значение и личностная предрасположенность (например, унаследованная от родителей эмоциональная неустойчивость, ранимость психики и т.д.). Таким образом, невроз является результатом перенапряжения нервной системы, срывом нервной деятельности.

Течение неврозов может иметь двоякий характер. Одни формы могут развиваться постепенно в результате целого ряда условий, например, врожденная слабость нервной системы. В других случаях невроз может возникнуть остро как реакция нервной системы на неблагоприятные ситуации в жизни человека.

Каков же физиологический механизм неврозов? Работами И.П. Павлова и его учеников было установлено, что сущность подобных расстройств заключается прежде всего в нарушении баланса между процессом возбуждения и торможения, что изменяет протекание ВНД и в последующем может вызвать патологическое преобладание либо раздражительного, либо тормозного процесса. Экспериментальным путем было установлено, что перенапряжение процесса возбуждения происходит под действием сверхсильных раздражителей. Подтверждением этому являются случаи возникновения неврозов в результате тяжелых потрясений, особенно при переутомлении, болезни, когда даже обычные раздражители могут вызвать невроз. Перенапряжение процесса возбуждения чаще наблюдается у слабого типа ВНД.

Перенапряжение торможения возникает при чрезмерно тонкой дифференцировке (различении очень сходных раздражителей). Такой же эффект наблюдается при слишком длительном изолированном действии условного раздражителя во время выработки запаздывания. У человека могут возникать неврозы при решении трудных задач различения, при столкновении с постоянными запретами, разочарованиях, обманутых надеждах. Перенапряжение тормозного процесса чаще наблюдается у людей с сильным, неуравновешенным, подвижным («безудержным») типом ВНД.

Перенапряжение подвижности нервных процессов может быть вызвано так называемой сшибкой нервных процессов, т.е. или при слишком быстрой смене положительного и отрицательного раздражителя или при их одновременном действии. Например, у одного животного был выработан положительный условный рефлекс на 24 прикосновения касалкой к коже в течение 30 секунд и отрицательный – на 12 прикосновений также в течение 30 секунд. Быстрая смена одного раздражителя другим у животного с высокой подвижностью нервных процессов не

вызывала патологических явлений, а у животного с низкой подвижностью приводила к исчезновению всех ранее выработанных условных рефлексов. У человека перенапряжение подвижности нервных процессов может произойти в результате быстрой переделки, ломки стереотипа. В связи с этим причинами неврозов могут быть неожиданные события, которые приводят к резкой смене образа жизни.

В основе невротических состояний лежит развитие застойной, длительной деполаризации, сопровождающейся резким снижением лабильности нервных клеток, снижением предела их работоспособности.

Неврозы могут сопровождаться нарушением функций внутренних органов (что свидетельствует о функциональной связи коры головного мозга и внутренних органов), например, нарушением деятельности почек, желудочно-кишечного тракта, повышением артериального давления и т.д.

Однако нарушения ВНД не всегда носят распространенный, захватывающий всю кору головного мозга, характер. Часто наблюдается образование патологического очага в определенном небольшом участке коры, в небольшой группе нейронов.

В клинике выделяют ряд различных форм неврозов, основными из них являются неврастения, невроз навязчивых состояний и истерия.

Неврастения характеризуется истощением нервной системы в результате переутомления, недоедания, общего физического ослабления организма или интоксикации, пережитых тревог и волнений. При этом наблюдается снижение работоспособности, психическая и физическая утомляемость, рассеянность, слабость, разбитость, чрезмерная возбудимость, вспыльчивость, головные боли, нарушения сна, расстройством функций сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной систем и т.д.

Невроз навязчивых состояний характеризуется возникновением навязчивых поступков, движений и действий, боязнью пространства (клаустрофобией), транспорта, публичных выступлений.

Истерия характеризуется двигательными, сенсорными и вегетативными расстройствами: параличами или, наоборот, гиперкинезами, тиками, ритмическим тремором (усиливающимся при фиксации внимания); возможны судорожные движения, сопровождающиеся вегетативными расстройствами и нарушением сознания.

Истерический невроз чаще всего возникает у лиц, принадлежащих к художественному типу, так как у таких людей наблюдается некоторое преобладание первой сигнальной системы над второй, что обуславливает яркий, конкретный, образный тип их мышления. При срыве нервной деятельности взаимодействие между сигнальными системами нарушается в сторону уже патологически преобладающей первой сигнальной системой. Кроме того, происходит нарушение взаимодействия и с подкорковыми образованиями, влияние которых усиливается в связи с ослаблением регулирующей роли коры головного мозга. Преобладание подкорковых влияний приводит к возникновению эмоций, чем и объясняется та повышенная впечатлительность, которая характеризует поведение истерика. Отсюда аффективные вспышки и импульсивные поступки, свойственные этой группе людей.

Лекция 10. «Механизмы сна и бодрствования организма. Сон как особая активность мозга. Теории сна. Современные представления о природе сна. Значение сна. Нарушение цикла «сон-бодрствование»

10.1. Механизмы сна и бодрствования организма.

10.2. Теории сна.

10.3. Значение сна.

10.1. Механизмы сна и бодрствования организма.

Любая деятельность организма протекает на фоне определенной активности мозговых структур. Фоновая активность мозговых структур, на которую накладывается любая деятельность организма, называется **функциональным состоянием**. Эта активность зависит от комплекса обстоятельств: времени суток, предшествующей деятельности, включенности мотивационных процессов и так далее. Традиционно исследователи выделяли два основных функциональных состояния организма - сон и активное бодрствование. Вначале предполагалось, что эти два функциональных состояния различаются по уровню активации мозга, причем подразумевалось, что сон обусловлен его снижением, а бодрствование - нарастанием. Но после того как было доказано, что сон - это особое функциональное состояние со свойственным только ему специфическим рисунком активности мозговых структур, такое разделение этих состояний по величине уровня активации стало некорректным.

Состояние бодрствования - это результат активного приспособления организма к изменяющимся условиям существования. Он зависит от умения человека фиксировать внешние и внутренние сигналы (восприятие), от его желаний (мотивационная сфера), от задач и целей, которые он определяет для себя (познавательная сфера) и от его возможностей перемещаться (двигательная сфера). Все эти процессы, протекая на фоне состояния бодрствования, сами активно участвуют в его изменении.

Многие процессы в организме происходят ритмично. Цикл сон-бодрствование постоянно подстраивается под внешние датчики (длительность дня и ночи) и составляет 24 часа. Синхронно ему настроены другие ритмы организма - гормональный, биохимический, физиологический, эмоциональный, поведенческий. В естественных условиях биологические часы регулярно синхронизируются с циклом день-ночь.

Сон — физиологическое состояние, которое характеризуется прежде всего потерей активных психических связей субъекта с окружающим его миром. Сон является жизненно необходимым для высших животных и человека. Треть жизни человека проходит в состоянии периодически наступающего сна.

Сон характеризуется прежде всего потерей активного сознания. Глубоко спящий человек не реагирует на многие воздействия окружающей среды если они не имеют чрезмерной силы. Рефлекторные реакции во время сна снижены. Другим показателем состояния сна является утрата способности к активной целенаправленной деятельности.

Состояния сна и бодрствования чрезвычайно сложны в их регуляции принимают участие различные структуры головного мозга и различные нейромедиаторные системы:

- **механизм регуляции ритма активность-покой**, включающий сетчатку глаз, супрахиазматические ядра гипоталамуса (главный ритмоводитель организма) и эпифиз, выделяющий гормон мелатонин.
- **механизмы поддержания бодрствования** — подкорковые активирующие системы, обеспечивающие весь спектр сознательной деятельности человека, расположенные в ретикулярной формации, в области синего пятна, ядер шва, заднего гипоталамуса, базальных ядер переднего мозга; в качестве медиаторов их нейроны выделяют глутаминовую кислоту, ацетилхолин, норадреналин, серотонин и гистамин.
- **механизм медленного сна**, который реализуется особыми тормозными нейронами, разбросанными по разным отделам мозга и выделяющими один и тот же медиатор — гамма-аминомасляную кислоту.
- **механизм парадоксального сна**, который запускается из четко очерченного центра, расположенного в области так называемого варолиева моста и продолговатого мозга. Химическими передатчиками сигналов этих клеток служат ацетилхолин и глутаминовая кислота.

Сон как особая активность мозга. Современные представления о природе сна.

Сон, как особое состояние организма и прежде всего — состояние мозга, характеризуется специфическими корково-подкорковыми соотношениями и продукцией специальных биологически активных веществ.

Сон - это особое состояние высшей нервной деятельности (сознания), которое является неоднородным и состоит из ряда стадий, закономерно повторяющихся в течение ночи. Весь ночной сон человека состоит из 4-6 циклов, каждый из которых начинается с фазы "медленного" сна и завершается фазой "быстрого" сна. Длительность каждого цикла составляет 90-100 мин (1,5 часа).

Объективные характеристики состояния сна отчетливо обнаруживаются на ЭЭГ и при регистрации ряда вегетативных показателей. Во время сна на ЭЭГ происходит ряд изменений, протекающих в несколько стадий. В состоянии бодрствования характерной является низкоамплитудная высокочастотная ЭЭГ активность (бета-ритм). При закрывании глаз и расслаблении эта активность сменяется альфа-ритмом малой амплитуды. В этот период происходит засыпание человека, он постепенно погружается в бессознательное состояние. В этот период пробуждение происходит достаточно легко. Через некоторое время альфа-волны начинают складываться в "веретена". Через 30 минут стадия "веретен" сменяется стадией высокоамплитудных медленных тета-волн. Пробуждение в эту стадию затруднено. Эта стадия сопровождается рядом изменений вегетативных показателей: уменьшается частота сердечных сокращений, снижается кровяное давление, температура тела и др. Стадия тета-волн сменяется стадией высокоамплитудных сверхмедленных дельта-волн. Когда бессознательное состояние становится еще глубже, дельта-волны нарастают по амплитуде и частоте. Дельта-сон — это период глубокого сна. Частота сердечных сокращений,

артериальное давление, температура тела в эту фазу достигают минимальных значений.

Описанные изменения ЭЭГ составляют “медленноволновую” стадию сна, она длится 1-1,5 часа. Эта стадия сменяется появлением на ЭЭГ низкоамплитудной высокочастотной активности, характерной для состояния бодрствования (бета-ритм). Так как эта стадия появляется в фазу глубокого сна, она получила название “парадоксального” или “быстроволнового” сна.

Таким образом, по современным представлениям весь период одного цикла сна делится на два состояния, которые сменяют друг друга (такая смена происходит 6-7 раз в течение ночи).

Стадия медленного сна сопровождается высокоамплитудными медленными дельта-волнами в ЭЭГ, а стадия быстрого сна — высокочастотной низкоамплитудной активностью (десинхронизацией), которая характерна для ЭЭГ мозга бодрствующего животного, т. е. по ЭЭГ показателям мозг бодрствует, а организм спит. Это и дало основание назвать эту стадию сна парадоксальным сном.

Если разбудить человека в фазу парадоксального сна, то он сообщает о сновидениях и передает их содержание. Человек, проснувшись в фазу медленного сна, чаще всего не помнит сновидений.

Парадоксальная фаза сна оказалась важной для нормальной жизнедеятельности. Если человека во время сна избирательно лишать только парадоксальной фазы сна, например, будить его как только он переходит в эту фазу, то это приводит к существенным нарушениям психической деятельности. Это свидетельствует о том, что сон и особенно его парадоксальная фаза является необходимым состоянием подготовки к нормальному, активному бодрствованию.

10.2. Теории сна.

Серотонинергическая теория сна и бодрствования (гуморальная теория)

В верхних отделах ствола мозга обнаружены две области: ядро шва и голубое пятно. Медиатором в клетках ядра шва является серотонин, а голубого места - норадреналин. В конце 1960-х Жуве пришел к выводу, что эти две нейронные системы принимают участие в возникновении сна. Разрушение ядер шва у кошки приводит к полной бессоннице в течение нескольких дней, за несколько последующих недель сон восстанавливается. Частичная бессонница может быть вызвана подавлением синтеза серотонина хлорфенилаланином, введением предшественника серотонина ее можно устранить. Разрушение голубого пятна приводит к полному исчезновению быстрого сна, но не влияет на медленный сон. Истощение запасов серотонина вызывает бессонницу, а введение предшественников серотонина нормализует только медленный сон.

Все это позволило предположить, что серотонин приводит к торможению структур, ответственных за бодрствование. Было установлено, что голубое пятно подавляет импульсацию ядра шва, и это ведет к пробуждению. Сейчас доказано, что нейроны ядер шва выделяют серотонин во время бодрствования: он служит медиатором в процессе пробуждения и "гормоном сна" в бодрствующем состоянии: стимулируя выход вещества сна, который вызывает сон. Фаза быстрого сна обеспечивается подголубоватым ядром.

Было показано, что сон и бодрствование определяются активацией специфических центров головного мозга. Одни из таких центров является ретикулярная формация, которая расположена в стволе мозга. Одни из основных компонентов ретикулярной формации являются холинергические ядра, расположенные на уровне мосто-среднемозгового сочленения. Нейроны этих ядер имеют высокий уровень активности во время бодрствования и REM-фазы и инактивированы во время медленного сна.

В регуляции процессов сна-бодрствования принимают участие и другие эргические системы головного мозга, медиаторами которых являются: серотонин, норадреналин, гистамин, глутамат, вазопрессин. Вероятно, что диссомнии обусловлены нарушением функционирования нейротрансмиттерных систем.

Доказательством этой теории служит эксперимент, при котором бодрствующей собаке переливали кровь животного, лишенного сна в течение суток. Животное —реципиент немедленно засыпало. В настоящее время удалось идентифицировать некоторые гипногенные вещества, например, пептид, вызывающий дельта-сон. Вместе с тем, наличие гипногенных веществ не является фатальным признаком развития сна. Об этом свидетельствуют наблюдения за поведением двух пар неразделившихся близнецов, у этих близнецов эмбриональное разделение нервной системы произошло полностью, а системы кровообращения имели множество анастомозов. Эти близнецы проявляли различное отношение ко сну: одна девочка, например, могла спать, а другая бодрствовала. Все это указывает на то, что гуморальные факторы не могут рассматриваться как абсолютная причина возникновения сна.

Нервные теории сна. Клинические наблюдения свидетельствовали о том, что при различных опухолевых или инфекционных поражениях подкорковых, особенно стволовых образований мозга, у больных отмечаются различные нарушения сна — от бессонницы до длительного летаргического сна. Эти и другие наблюдения указывали на наличие подкорковых центров сна.

Экспериментально было показано, что при раздражении задних структур субталамуса и гипоталамуса животные немедленно засыпали, а после прекращения раздражения они просыпались. Эти эксперименты указывали на наличие в субталамусе и гипоталамусе центров сна.

В лаборатории И. П. Павлова было установлено, что при применении длительно и настойчиво неподкрепляемого условного раздражителя или при выработке тонкого дифференцировочного условного сигнала, животные, наряду с торможением у них условно-рефлекторной деятельности, засыпали. Эти эксперименты позволили И. П. Павлову рассматривать сон как следствие процессов внутреннего торможения, как углубленное, разлитое, распространившееся на оба полушария и ближайшую подкорку торможение. Так была обоснована корковая теория сна.

Однако ряд фактов не могли объяснить ни корковая, ни подкорковая теории сна. Во-первых, наблюдения за больными, у которых отсутствовали почти все виды чувствительности, показали, что такие больные впадают в состояние сна как только прерывается поток информации от действующих органов чувств. Например, у одного больного из всех органов чувств был сохранен только один глаз, закрытие которого погружало больного в состояние сна. Больная с сохранением чувствительности только на тыльной поверхности предплечья одной руки

постоянно пребывала в состоянии сна. Просыпалась она только тогда, когда дотрагивались до участков кожи, сохранивших чувствительность.

Во-вторых, оставалось неясным, почему спят бесполушарные животные и новорожденные дети, у которых кора морфологически еще недостаточно дифференцирована.

Ретикулярная теория сна и бодрствования

В ретикулярной формации ствола мозга находится множество нейронов, аксоны которых идут почти ко всем областям головного мозга (кроме неокортекса). В конце 1940-х годов Морuzzi и Мэгунум было обнаружено, что высокочастотное раздражение ретикулярной формации ствола мозга кошек приводит к их мгновенному пробуждению. Повреждение ретикулярной формации вызывает постоянный сон, перерзка же сенсорных трактов такого эффекта не дает.

Ретикулярную формацию стали рассматривать как область головного мозга, участвующую в поддержании сна. Сон наступает, когда ее активность пассивно, либо под действием внешних факторов падает. Активация ретикулярной формации зависит от количества сенсорных импульсов, поступающих в нее, а так же от активности нисходящих волокон между передним мозгом и стволовыми структурами. Однако позднее было установлено, что:

1. Во-первых: ретикулярная формация вызывает не только бодрствования, но и сон, что зависит от места наложения электродов при стимуляции ее электрическим раздражителем.
2. Во-вторых: нейронное состояние ретикулярной формации в бодрствующем состоянии и во время сна мало, чем отличается.
3. В-третьих: ретикулярная формация является не единственным центром бодрствования: они так же представлены и в медиальном таламусе, и в переднем гипоталамусе.

Корково-подкорковая теория

Между лимбико-гипоталамическими и ретикулярными структурами мозга имеются реципрокные отношения. При возбуждении лимбико-гипоталамических структур мозга наблюдается торможение структур ретикулярной формации ствола мозга и наоборот. При бодрствовании за счет потоков афферентации от органов чувств активируются структуры ретикулярной формации, которые оказывают восходящее активирующее влияние на кору больших полушарий. При этом нейроны лобных отделов коры оказывают нисходящие тормозные влияния на центры сна заднего гипоталамуса, что устраняет блокирующие влияния гипоталамических центров сна на ретикулярную формацию среднего мозга. При уменьшении потока сенсорной информации снижаются восходящие активирующие влияния ретикулярной формации на кору мозга. В результате чего устраняются тормозные влияния лобной коры на нейроны центра сна заднего гипоталамуса, которые начинают еще активнее тормозить ретикулярную формацию ствола мозга. В условиях блокады всех восходящих активирующих влияний подкорковых образований на кору мозга наблюдается медленноволновая стадия сна.

Гипоталамические центры за счет связей с лимбическими структурами мозга могут оказывать восходящие активирующие влияния на кору мозга при отсутствии влияний ретикулярной формации ствола мозга. Эти механизмы составляют корково-подкорковую теорию сна (П.К.Анохин), которая позволила объяснить все виды сна и его расстройства. Она исходит из того, что состояние сна связано с важнейшим

механизмом - снижением восходящих активирующих влияний ретикулярной формации на кору мозга. Сон бескорковых животных и новорожденных детей объясняется слабой выраженностью нисходящих влияний лобной коры на гипоталамические центры сна, которые при этих условиях находятся в активном состоянии и оказывают тормозное действие на нейроны ретикулярной формации ствола мозга.

10.3. Значение сна.

Сон обеспечивает отдых организма. В экспериментах М.М. Манассеиной (1892) было показано, что лишенные сна взрослые собаки погибали за 12 — 21 день. Лишение сна щенков приводило их к гибели через 4 — 6 дней. Депривация сна человека в течение 116 ч сопровождалась нарушением поведения, повышением раздражительности, психическими расстройствами. Наиболее значительно меняется поведение человека при лишении его медленного сна, в результате чего возникает повышенная возбудимость (человек развязан).

У животных, которые погибали в результате лишения сна, обнаруживали кровоизлияния в коре больших полушарий, в стволе и спинном мозге. Известны случаи, когда один 32-летний англичанин провел без сна 200 ч, а 18-летний мексиканский студент не ложился спать 264 ч. У таких людей в результате возникает эмоциональная неуравновешенность, повышенная утомляемость, бредовые идеи, нарушается зрение, вестибулярная функция, через 90 ч лишения сна появляются галлюцинации, к 170 ч — деперсонализация личности, к 200-му часу у испытуемого проявляются психические и психомоторные расстройства. Наблюдение за такими добровольцами показало, что у человека может возникать ощущение отсутствия сна даже тогда, когда он находится в глубокой стадии сна. Но в то же самое время в глубоких стадиях сна у человека может быть внешне вполне бодрый вид.

Сон играет важную роль в процессах метаболизма. Полагают, что медленный сон помогает восстановлению внутренних органов, поскольку через гипоталамус либерины воздействуют на гипофиз, способствуя освобождению гормона роста (ГР), который участвует в биосинтезе белков в периферических тканях. Напротив, парадоксальный сон восстанавливает пластические свойства нейронов головного мозга, усиливает процессы в клетках нейро-глии, которые обеспечивают нейроны питательными веществами и кислородом. Только во время медленного сна из гипоталамуса в кровь выбрасывается гормон роста, участвующий в биосинтезе белков в периферических тканях. Биосинтез белков и РНК нейронов интенсифицируется во время парадоксального сна. Г. Лабори отмечал, что медленный сон связан с метаболической активностью нейроглии. По мнению Е.Хартмана, мало спящие люди хорошо приспособлены к жизни, обычно игнорируют психологические проблемы. Долго спящие люди обременены конфликтами и более разносторонни в своих интересах. Предполагают, что потребность в медленном сне для всех относительно одинакова, а потребность в парадоксальном сне различна.

Сон способствует усвоению информации. Как считал Ф. Крик, во время парадоксального сна из памяти исключается вся второстепенная информация, т.е. происходит процесс реверсивного обучения. Предлагались различные устройства и методики, якобы дающие людям возможность, не прикладывая усилий, обучаться во сне. К сожалению, информация, предъявляемая во время сна, не запоминается, если только на ЭЭГ во время или после этого не появляется α -ритм (т.е. если человек не

просыпается). Как уже говорилось, из всех проявлений активности мозга во время сна запоминается лишь последнее сновидение. В то же время, сон облегчает закрепление изученного материала. Если какая-то информация заучивается непосредственно перед засыпанием, то спустя 8 ч она вспоминается лучше. Особенно под влиянием сна улучшается запоминание материала, не связанного по смысловому содержанию. Запоминание улучшается главным образом после медленного сна. Заученный материал лучше воспроизводится после первой половины ночи, чем после второй, когда преобладает парадоксальный сон и почти отсутствует глубокий медленный сон. Роль парадоксального сна в запоминании дискутируется.

Сон — это приспособление организма к изменению освещенности (день — ночь). Организм способен заранее подготовиться к ожидаемому воздействию со стороны внешнего мира, активность всех систем снижается в определенные часы согласно режиму труда и отдыха. К моменту пробуждения и в начале бодрствования активность органов и систем возрастает и соответствует уровню поведенческих реакций.

При длительном тотальном лишении сна до 116 часов наблюдаются расстройства сна, поведения, психических процессов, аффективной сферы, появление галлюцинаций (особенно зрительных). В первую восстановительную ночь преобладает медленный сон, тогда как наблюдали исчезновение парадоксального сна (ПС), но позднее происходило удлинение ПС и увеличение БДГ-сна.

При депривации ПС происходят нарушения в поведении, появляются страхи, галлюцинации, однако эффект при депривации ПС был менее значительным, чем при депривации медленного сна. У испытуемых, у которых возникали сновидения в восстановительную ночь не наблюдалось компенсаторного увеличения ПС. У испытуемых, у которых наблюдались нарушения поведения, галлюцинации и т.д. наблюдалось увеличение ПС.

Расстройство цикла сон - бодрствование Это группа расстройств, которые только недавно подверглись подробному изучению. Классификация их все еще носит характер предварительной, хотя DSM - III - R выделяет три типа: 1) быстро меняющиеся; 2) ускоренные или замедленные и 3) дезорганизованные. Ниже приведены диагностические критерии для расстройств цикла сон - бодрствование. Несоответствие нормальному циклу сон - бодрствование, характерному для окружения больного, а также его или ее циркадный паттерн сон - бодрствование, в результате которого имеют место жалобы либо на бессонницу (критерий А и Б расстройства в виде бессонницы) (см. Диагностические критерии расстройства засыпания и поддержания сна, РЗПС), либо на гиперсомнию (критерии А и Б расстройства в виде гиперсомнии). Следует определить тип. Ускоренный или замедленный тип: Расстройство цикла сон - бодрствование, при котором периоды засыпания или пробуждения значительно ускорены или замедлены (если цикл сон - бодрствование не нарушен воздействием препаратов или требованиями окружающей действительности) по сравнению с теми периодами, которые были бы желательны для субъекта (обычно это общепринятые показатели по схеме сон - бодрствование).

Дезорганизованный тип: Расстройство цикла сон - бодрствование, явно связанное с дезорганизованным и вариабельным временем сна и бодрствования, в результате которого основной период суточного сна отсутствует. Часто

меняющийся тип: Расстройство цикла сон - бодрствование, вызванное частой сменой времени сна и бодрствования, например, при частых изменениях расписания при сменной работе или перемены временных зон. Типичным симптомом у таких больных является то, что больные не могут спать, когда им хочется, хотя в другое время они могут спать. Соответственно они не могут находиться в состоянии полного бодрствования, когда им хочется бодрствовать, но в другое время они могут поддерживать состояние бодрствования. В этом смысле данное расстройство сна нельзя рассматривать как бессонницу или гиперсомнию в точном понимании термина. Практически же начальными жалобами часто являются либо только бессонница, либо только сонливость, и вышеупомянутые особенности выявляются только при тщательном расспросе. Все перечисленные ниже расстройства цикла сон - бодрствование могут рассматриваться как несоответствие между поведенческими проявлениями сна и бодрствования.

Частые изменения цикла сон - бодрствование. Это состояние, частота которого в настоящее время увеличивается, наблюдается у лиц, которые часто совершают перелет с востока на запад, например, экипаж пилотов или путешественники, часто совершающие перелет через океан; у лиц, у которых периодически и быстро меняется рабочий цикл; иногда оно возникает при самопроизвольных и хаотических изменениях цикла. Наиболее частыми симптомами его являются наличие смешанного периода бессонницы и сонливости; однако могут быть и многие другие симптомы и соматические нарушения, включая пептическую язву, наблюдающиеся в одно и то же время с основным паттерном. Некоторые подростки и лица молодого возраста переносят изменения такого типа очень хорошо, с незначительным количеством отклонений, но пожилые люди и лица с повышенной чувствительностью сильно страдают от данных нарушений.

Ускоренный или замедленный тип цикла сон - бодрствование. Синдром замедления фазы сна. Синдром замедления фазы сна характеризуется выраженной задержкой наступления сна и бодрствования, которые всегда приходят позже, чем хотелось; фактическое время сна не меняется; отсутствуют трудности в поддержании сна, если он наступил, но человек не может ускорить время наступления сна, пытаясь придерживаться привычного времени засыпания и пробуждения. Синдром часто сопровождается основной жалобой на трудность засыпать в желаемое привычное время и сходен с таковым при наблюдающемся в начале сна РЗПС. Вторично в результате потери сна возникают симптомы, характерные для РВЧС. Синдром ускорения фазы сна. Синдром ускорения фазы сна характеризуется значительно более ранним наступлением сна и бодрствования, чем этого хочется больному; фактическое время сна не меняется; трудности в поддержании сна отсутствуют, если сон наступил, но человек не может замедлить время наступления сна, пытаясь придерживаться привычного времени засыпания и пробуждения. В отличие от замедления времени наступления сна данное состояние не препятствует работе и учебе в школе. Наибольшую трудность представляет собой невозможность сохранять бодрствование по вечерам и спать утром до привычного времени пробуждения. Дезорганизованный тип. Дезорганизованным типом считается нерегулярный паттерн сон - бодрствование, нарушающийся поведенческими проявлениями в виде вариабельности периодов сна и бодрствования. При этом наблюдаются частые периоды дневного сна в разное время и длительное пребывание в постели. Продолжительность ночного сна изменена, и

расстройство может протекать как РЗПС, хотя в целом длительность сна в течение суток остается в пределах возрастной нормы.

Нарушение цикла «сон-бодрствование». Бессонница. Нарколепсия. Гиперсомния. Бессонница и нарколепсия являются наследственными заболеваниями. Кортиково-подкорковая теория сна объясняет многие расстройства сна. Бессонница, например, часто возникает как следствие перевозбуждения коры под влиянием курения, напряженной творческой работы перед сном. При этом усиливаются нисходящие тормозные влияния нейронов лобной коры на гипоталамические центры сна и подавляется механизм их блокирующего действия на ретикулярную формацию ствола мозга.

Неглубокий сон наблюдается при частичной блокаде механизмов восходящих активирующих влияний ретикулярной формации на кору мозга. Длительный, например, летаргический сон может наблюдаться при раздражении центров сна заднего гипоталамуса сосудистым или опухолевым патологическим процессом. При этом возбужденные клетки центра сна непрерывно оказывают блокирующее влияние на нейроны ретикулярной формации ствола мозга.

Нарколепсия - нарушение бодрствования, характеризующееся дневными приступами непреодолимого сна. Связывают его с тем, что человек, страдающий нарколепсией, из состояния бодрствования впадает сразу в парадоксальный сон. Симптом - неудержимое засыпание, мышечная слабость. У многих людей циркадный ритм сна - бодрствования нарушен. Слабость в мышцах появляется при гневе, хохоте, плаче и других факторах.

Гиперсомния - необычайная потребность во сне, причиной которой является дисбаланс систем регуляции сна-бодрствования в организме.

Мы видим в сновидениях различные комбинации того, что происходило с нами во время бодрствования: в коре головного мозга во время поверхностного сна или при переходе сна из одной стадии в другую, при засыпании остаются островки - незаторможенные участки коры, и под действием внутренних или внешних раздражителей из них "извлекается" какая-либо информация, события, произошедшие с нами наяву, что и является основой возникновения нереальной реальности.

Во время сна, в своих сновидениях, мы видим себя заболевшими, и через несколько дней мы в действительности заболеваем; дело в том, что мы во сне становимся более чувствительными, острее ощущаем те процессы, которые происходят в нашем организме, которые мы чувствуем в реальности.

Лекция 11. «Сенсорные системы, их значение и классификация. Взаимодействие сенсорных систем»

11.1. Сенсорные системы.

11.2. Структурно-функциональная организация сенсорных систем.

11.3. Кодирование информации в сенсорных системах.

11.1. Сенсорные системы.

Для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма* необходимы постоянство его внутренней среды, связь с непрерывно меняющейся окружающей внешней средой и приспособление к ней. Информацию о состоянии внешней и внутренней сред организм получает с помощью сенсорных систем, которые анализируют (различают) эту информацию, обеспечивают формирование ощущений и представлений, а также специфических форм приспособительного поведения.

Представление о сенсорных системах было сформулировано И. П. Павловым в учении об анализаторах в 1909 г. при исследовании им высшей нервной деятельности. *Анализатор* — совокупность центральных и периферических образований, воспринимающих и анализирующих изменения внешней и внутренней сред организма. Понятие «сенсорная система», появившееся позже, заменило понятие «анализатор», включив механизмы регуляции различных его отделов с помощью прямых и обратных связей. Наряду с этим по-прежнему бытует понятие «орган чувств» как периферическое образование, воспринимающее и частично анализирующее факторы окружающей среды. Главной частью органа чувств являются рецепторы, снабженные вспомогательными структурами, обеспечивающими оптимальное восприятие.

При непосредственном воздействии различных факторов окружающей среды с участием сенсорных систем в организме возникают *ощущения*, которые представляют собой отражения свойств предметов объективного мира. Особенностью ощущений является их *модальность*, т.е. совокупность ощущений, обеспечиваемых какой-либо одной сенсорной системой. Внутри каждой модальности в соответствии с видом (качеством) сенсорного впечатления можно выделить разные качества, или *валентности*. Модальностями являются, например, зрение, слух, вкус. Качественные типы модальности (валентности) для зрения — это различные цвета, для вкуса — ощущение кислого, сладкого, соленого, горького.

Деятельность сенсорных систем обычно связывают с возникновением пяти чувств — зрения, слуха, вкуса, обоняния и осязания, с помощью которых осуществляется связь организма с внешней средой. Однако в реальной действительности их значительно больше.

В основу классификации сенсорных систем могут быть положены различные признаки: природа действующего раздражителя, характер возникающих ощущений, уровень чувствительности рецепторов, скорость адаптации и многое другое.

Наиболее существенной является классификация сенсорных систем, в основе которой лежит их назначение (роль). В связи с этим выделяют несколько видов сенсорных систем.

Внешние сенсорные системы воспринимают и анализируют изменения внешней среды. Сюда следует включить зрительную, слуховую, обонятельную, вкусовую, тактильную и температурную сенсорные системы, возбуждение которых воспринимается субъективно в виде ощущений.

Внутренние (висцеральные) сенсорные системы воспринимают и анализируют изменения внутренней среды организма, показателей гомеостаза. Колебания показателей внутренней среды в пределах физиологической нормы у здорового человека обычно не воспринимается субъективно в виде ощущений. Так, мы не можем субъективно определить величину артериального давления, особенно если оно нормальное, состояние сфинктеров и пр. Однако информация, идущая из внутренней среды, играет важную роль в регуляции функций внутренних органов, обеспечивая приспособление организма к различным условиям его жизнедеятельности. Значение этих сенсорных систем изучается в рамках курса физиологии (приспособительная регуляция деятельности внутренних органов). Но в то же время изменение некоторых констант внутренней среды организма может восприниматься субъективно в виде ощущений (жажда, голод, половое влечение), формирующихся на основе биологических потребностей. Для удовлетворения этих потребностей включаются поведенческие реакции. Например, при возникновении чувства жажды вследствие возбуждения осмо- или волюморецепторов формируется поведение, направленное на поиск и прием воды.

Сенсорные системы положения тела воспринимают и анализируют изменения положения тела в пространстве и частей тела друг относительно друга. К ним следует отнести вестибулярную и двигательную (кинестетическую) сенсорные системы. Поскольку мы оцениваем положение нашего тела или его частей друг относительно друга, эта импульсация доходит до нашего сознания. Об этом свидетельствует, в частности, опыт Д. Маклоски, который ученый поставил на самом себе. Первичные афферентные волокна от мышечных рецепторов раздражались пороговыми электрическими стимулами. Увеличение частоты импульсации этих нервных волокон вызывало у испытуемого субъективные ощущения изменения положения соответствующей конечности, хотя ее положение в действительности не изменялось.

Ноцицептивную сенсорную систему следует выделить отдельно в связи с ее особым значением для организма — она несет информацию о повреждающих действиях. Болевые ощущения могут возникать при раздражении как экстеро-, так и интерорецепторов.

Взаимодействие сенсорных систем осуществляется на спинальном, ретикулярном, таламическом и корковом уровне. Особенно широка интеграция сигналов в ретикулярной формации. В коре мозга происходит интеграция сигналов высшего порядка. В результате множественных связей с другими сенсорными и неспецифическими системами многие корковые нейроны приобретают способность отвечать на сложные комбинации сигналов разной модальности. В особенности это свойственно нервным клеткам ассоциативных областей коры больших полушарий, которые обладают высокой пластичностью, что обеспечивает перестройку их свойств в процессе непрерывного обучения опознанию новых раздражителей. Межсенсорное (кросс-модальное) взаимодействие на корковом уровне создает условия для

формирования «схемы мира» (или «карты мира») и непрерывной увязки, координации с ней собственной «схемы тела» данного организма.

С помощью сенсорных систем организм познает свойства предметов и явлений окружающей среды, полезные и негативные стороны их воздействия на организм. Поэтому нарушения функции внешних сенсорных систем, особенно зрительного и слухового, чрезвычайно сильно затрудняют познание внешнего мира (очень беден окружающий мир для слепого или глухого). Однако только аналитические процессы в ЦНС не могут создать реального представления об окружающей среде. Способность сенсорных систем взаимодействовать между собой обеспечивает образное и целостное представление о предметах внешнего мира. Например, качество дольки лимона мы оцениваем с помощью зрительной, обонятельной, тактильной и вкусовой сенсорных систем. При этом формируется представление как об отдельных качествах — цвете, консистенции, запахе, вкусе, так и о свойствах объекта в целом, т.е. создается определенный целостный образ воспринимаемого объекта. Взаимодействие сенсорных систем при оценке явлений и предметов лежит также в основе компенсации нарушенных функций при утрате одной из сенсорных систем. Например, у слепых повышается чувствительность слуховой сенсорной системы. Такие люди могут определить местоположение крупных предметов и обойти их, если нет посторонних шумов за счет отражения звуковых волн от находящегося впереди предмета. Американские исследователи наблюдали за слепым человеком, который достаточно точно определял местоположение большой картонной пластинки. Когда испытуемому залепили уши воском, он не смог определить местоположение картона.

Взаимодействия сенсорных систем могут проявляться в виде влияния возбуждения одной системы на состояние возбудимости другой по доминантному принципу. Так, прослушивание музыки может вызвать обезболивание при стоматологических процедурах (аудиоаналгезия). Шум ухудшает зрительное восприятие, яркий свет повышает восприятие громкости звука. Процесс взаимодействия сенсорных систем может проявляться на различных уровнях. Особенно большую роль в этом играют ретикулярная формация ствола мозга, кора большого мозга. Многие нейроны коры обладают способностью отвечать на сложные комбинации сигналов разной модальности (мультисенсорная конвергенция), что очень важно для познания окружающей среды и оценки новых раздражителей

11.2. Структурно-функциональная организация сенсорных систем.

Под анализаторами понимают совокупность образований, обеспечивающих восприятие энергии раздражителя, трансформацию ее в специфические процессы возбуждения, проведение этого возбуждения в структуры ЦНС и к клеткам коры, анализ и синтез специфическими зонами коры этого возбуждения с последующим формированием ощущения.

Понятие об анализаторах введено в физиологию И. П. Павловым в связи с учением о высшей нервной деятельности. Каждый анализатор состоит из трех отделов:

- ❖ Периферический или рецепторный отдел, который осуществляет восприятие энергии раздражителя и трансформацию ее в специфический процесс возбуждения.
- ❖ Проводниковый отдел, представленный афферентными нервами и подкорковыми центрами, он осуществляет передачу возникшего возбуждения в кору головного мозга.
- ❖ Центральный или корковый отдел анализатора, представленный соответствующими зонами коры головного мозга, где осуществляется высший анализ и синтез возбуждений и формирование соответствующего ощущения.

Роль анализаторов при формировании приспособительных реакций чрезвычайно велика и многообразна. Согласно концепции функциональной системы П. К. Анохина формирование любой приспособительной реакции осуществляется в несколько этапов. Анализаторы принимают непосредственное участие в формировании всех этапов функциональной системы. Они являются поставщиками афферентных посылок определенной модальности и различного функционального назначения, причем, одна и та же афферентация может быть обстановочной, пусковой, обратной и ориентировочной в зависимости от этапа формирования приспособительной деятельности.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЙ (РЕЦЕПТОРНЫЙ) ОТДЕЛ АНАЛИЗАТОРОВ представлен рецепторами. Его назначение — восприятие и первичный анализ изменений внешней и внутренней сред организма. В рецепторах происходит трансформация энергии раздражителя в нервный импульс, а также усиление сигнала за счет внутренней энергии метаболических процессов. Для рецепторов характерна специфичность (модальность), т.е. способность воспринимать определенный вид раздражителя, к которому они приспособились в процессе эволюции (адекватные раздражители), на чем основан первичный анализ. Так, рецепторы зрительной сенсорной системы приспособлены к восприятию света, а слуховые рецепторы — звука и т.д. Та часть рецепторной поверхности, от которой сигнал получает одно афферентное волокно, называется его *рецептивным полем*. Рецептивные поля могут иметь различное количество рецепторных образований (от 2 до 30 и более), среди которых есть рецептор-лидер, и перекрывать друг друга. Последнее обеспечивает большую надежность выполнения функции и играет существенную роль в механизмах компенсации.

Свойства периферического (рецепторного) отдела анализаторов. В деятельности каждого анализатора и его отделов независимо от характеристики раздражителей различают ряд общих свойств. Для периферического отдела анализаторов характерны следующие свойства.

1. Специфичность - способность воспринимать определенный, т. е. адекватный данному рецептору, раздражитель. Эта способность рецепторов сформировалась в процессе эволюции.
2. Высокая чувствительность - способность реагировать на очень малые по интенсивности параметры адекватного раздражителя. Например, для возбуждения фоторецепторов сетчатки глаза достаточно нескольких, а иногда и одного, квантов света. Обонятельные рецепторы информируют организм о появлении в атмосфере единичных молекул пахучих веществ.

3. Способность к ритмической генерации импульсов возбуждения в ответ на однократное действие раздражителя.

4. Способность к адаптации - т. е. способность приспосабливаться ("привыкать") к постоянно действующему стимулу. Адаптация может выражаться в снижении активности рецептора и частоты генерации импульсов возбуждения, вплоть до полного его прекращения. В зависимости от скорости адаптации различают:

- быстроадаптирующиеся (тактильные);
- медленноадаптирующиеся (терморецепторы);
- неадаптирующиеся (вестибулярные и проприорецепторы). Выделяют несколько видов адаптации:
- изменение возбудимости рецептора в сторону снижения - десенсибилизация;
- изменение возбудимости в сторону повышения - сенсibilизация.

Адаптация проявляется в снижении абсолютной чувствительности рецептора и в повышении дифференциальной чувствительности к стимулам, близким по силе к адаптируемому. Сенсibilизация проявляется в стойком повышении возбудимости, которое вызывается многократными действиями пороговых раздражителей, наносимых один за другим.

Процессы адаптации в рецепторах могут определяться внешними и внутренними факторами. В качестве внешнего фактора в механизме адаптации могут выступать свойства вспомогательных структур. Так, например, причиной быстрой адаптации телец Пачини являются свойства вспомогательных структур - капсулы рецептора, которые не пропускают к нервному окончанию статической составляющей механического раздражения, в то время как динамическая составляющая раздражителя проходит через оболочки капсулы, хотя и уменьшается по амплитуде. Это предположение подтверждается тем, что после удаления капсулы рецептор начинает генерировать рецепторный потенциал в течение длительного действия раздражителя.

Внутренние факторы механизма адаптации связаны с изменениями физико-химических процессов в самом рецепторе. Например, выявлено различие в наборе натриевых и калиевых каналов в быстро- и медленноадаптирующихся рецепторах. Важную роль в явлениях адаптации играют эфферентные влияния от нервных центров. При наличии тормозной эфферентной регуляции процессы адаптации в рецепторах ускоряются.

5. Функциональная мобильность. Анализаторные системы способны изменять свою деятельность путем изменения количества функционирующих рецепторов в зависимости от условий окружающей среды и функционального состояния организма. Например, количество функционирующих вкусовых рецепторов больше в состоянии голода, а после приема пищи их количество уменьшается. При снижении температуры окружающей среды количество холодовых рецепторов кожных покровов увеличивается.

6. Низкая способность к аккомодации.

7. Специализация рецепторов к определенным параметрам адекватного раздражителя. Рецепторы, входящие в состав периферического отдела анализатора, неоднородны по отношению к различным моментам действия раздражителя.

Имеются рецепторы, которые возбуждаются только в момент включения раздражителя, другие- только в момент выключения раздражителя, а третьи реагируют в течение всего времени действия раздражителя. Кроме того, имеются рецепторы, реагирующие на изменение интенсивности раздражителя или на его перемещение и т. д.

8. Способность к элементарному первичному анализу. Благодаря связи между отдельными рецепторами периферического отдела, отражающими отдельные параметры раздражителя, осуществляется элементарный первичный анализ последнего. Деятельность рецепторов осуществляется не изолированно, а во взаимодействии, в связи с чем уже на рецепторном уровне осуществляется анализ раздражителя по разным его характеристикам (параметрам).

9. Кодирование информации. Информация о действии химических, механических раздражителей, имеющих разнообразную природу, преобразуется рецепторами в универсальные для мозга сигналы - нервные импульсы. Таким образом рецепторы кодируют информацию о среде, т. е. преобразуя сигналы, непонятные мозгу, в сигналы, понятные ему.

ПРОВОДНИКОВЫЙ ОТДЕЛ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ включает афферентные (периферические) и промежуточные нейроны стволовых и подкорковых структур центральной нервной системы (ЦНС), которые составляют как бы цепь нейронов, находящихся в разных слоях на каждом уровне ЦНС. Проводниковый отдел обеспечивает проведение возбуждения от рецепторов в кору большого мозга и частичную переработку информации. Проведение возбуждения по проводниковому отделу осуществляется двумя афферентными путями: *специфическим проекционным путем* (прямые афферентные пути) от рецептора по строго обозначенным специфическим путям с переключением на различных уровнях ЦНС (на уровне спинного и продолговатого мозга, в зрительных буграх и в соответствующей проекционной зоне коры большого мозга); *неспецифическим путем*, с участием ретикулярной формации. На уровне ствола мозга от специфического пути отходят коллатерали к клеткам ретикулярной формации, к которым могут конвергировать различные афферентные возбуждения, обеспечивая взаимодействие анализаторов. При этом афферентные возбуждения теряют свои специфические свойства (сенсорную модальность) и изменяют возбудимость корковых нейронов. Возбуждение проводится медленно через большое число синапсов. За счет коллатералей в процесс возбуждения включаются гипоталамус и другие отделы лимбической системы мозга, а также двигательные центры. Все это обеспечивает вегетативный, двигательный и эмоциональный компоненты сенсорных реакций.

Свойства проводникового отдела анализаторов

Этот отдел анализаторов представлен афферентными путями и подкорковыми центрами. Основными функциями проводникового отдела являются: анализ и передача информации, осуществление рефлексов и межанализаторного взаимодействия. Эти функции обеспечиваются свойствами проводникового отдела анализаторов, которые выражаются в следующем.

1. От каждого специализированного образования (рецептора), идет строго локализованный специфический сенсорный путь. Эти пути как правило, передают сигналы от рецепторов одного типа.
2. От каждого специфического сенсорного пути отходят коллатерали к ретикулярной формации, в результате чего она является структурой конвергенции различных специфических путей и формирования мультимодальных или неспецифических путей, кроме того, ретикулярная формация является местом межанализаторного взаимодействия.
3. Имеет место многоканальность проведения возбуждения от рецепторов к коре (специфические и неспецифические пути), что обеспечивает надежность передачи информации.
4. При передаче возбуждения происходит многократное переключение возбуждения на различных уровнях ЦНС. Выделяют три основных переключающих уровня:
 - спинальный или ствол (продолговатый мозг);
 - зрительный бугор;
 - соответствующая проекционная зона коры головного мозга.

Вместе с тем, в пределах сенсорных путей существуют афферентные каналы срочной передачи информации (без переключения) в высшие мозговые центры. Полагают, что по этим каналам осуществляется преднадстройка высших мозговых центров к восприятию последующей информации. Наличие таких путей является признаком совершенствования конструкции мозга и повышения надежности сенсорных систем.

5. Кроме специфических и неспецифических путей существуют так называемые ассоциативные таламо-кортикальные пути, связанные с ассоциативными областями коры больших полушарий. Показано, что с деятельностью таламо-кортикальных ассоциативных систем связана межсенсорная оценка биологической значимости стимула и др. Таким образом, сенсорная функция осуществляется на основе взаимосвязанной деятельности специфических, неспецифических и ассоциативных образований мозга, которые и обеспечивают формирование адекватного адаптивного поведения организма.

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ, ИЛИ КОРКОВЫЙ, ОТДЕЛ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ, согласно И.П.Павлову, состоит из двух частей: **центральной части**, т.е. «ядра», представленной специфическими нейронами, перерабатывающими афферентную импульсацию от рецепторов, и **периферической части**, т.е. «рассеянных элементов» — нейронов, рассредоточенных по коре большого мозга. Коровые концы анализаторов называют также «сенсорными зонами», которые не являются строго ограниченными участками, они перекрывают друг друга. В настоящее время в соответствии с цитоархитектоническими и нейрофизиологическими данными выделяют проекционные (первичные и вторичные) и ассоциативные третичные зоны коры. Возбуждение от соответствующих рецепторов в первичные зоны направляется по быстропроводящим специфическим путям, тогда как активация вторичных и третичных (ассоциативных) зон происходит по полисинаптическим неспецифическим путям. Кроме того, корковые зоны связаны между собой многочисленными ассоциативными волокнами.

Из общих принципов организации сенсорных систем следует выделить многоуровневость и многоканальность.

Многоуровневость обеспечивает возможность специализации разных уровней и слоев ЦНС по переработке отдельных видов информации. Это позволяет организму более быстро реагировать на простые сигналы, анализируемые уже на отдельных промежуточных уровнях.

Существующая *многоканальность* сенсорных систем проявляется в наличии параллельных нейронных каналов, т.е. в наличии в каждом из слоев и уровней множества нервных элементов, связанных со множеством нервных элементов следующего слоя и уровня, которые в свою очередь передают нервные импульсы к элементам более высокого уровня, обеспечивая тем самым надежность и точность анализа воздействующего фактора.

В то же время существующий иерархический принцип построения сенсорных систем создает условия для тонкого регулирования процессов восприятия посредством влияний из более высоких уровней на более низкие.

Данные особенности строения центрального отдела обеспечивают взаимодействие различных сенсорных систем и процесс компенсации нарушенных функций. На уровне коркового отдела осуществляются высший анализ и синтез афферентных возбуждений, обеспечивающие полное представление об окружающей среде.

Свойства коркового отдела анализаторов

1. Каждая сенсорная система (каждый анализатор) имеет проекцию в кору больших полушарий. Корковый отдел анализаторов имеет центральную часть и окружающую ее ассоциативную зону (по представлению И. П. Павлова - "ядро" и рассеянные элементы). Центральная часть коркового отдела анализатора состоит из высококодифференцированных в функциональном отношении нейронов, которые осуществляют высший анализ и синтез информации, поступающей к ним. Ассоциативные корковые зоны представлены менее дифференцированными нейронами, способных к выполнению простейших функций. Синтез и анализ афферентных импульсов этими клетками осуществляется в элементарной, примитивной форме.

2. Одной из общих черт организации сенсорных систем является принцип двойственной проекции их в кору больших полушарий. Этот принцип тесно связан с многоканальностью проводящих путей и выражается в осуществлении двух различных типов корковых проекций, которые можно разделить на первичные и вторичные проекции. Первичные и вторичные проекционные зоны окружены ассоциативными корковыми зонами той же сенсорной системы. Примером двойственной проекции в коре головного мозга может служить представление вкусового анализатора. Его первичная корковая проекция представлена, по-видимому, орбитальной областью коры, так как именно здесь при раздражении рецепторов языка вызванные ответы возникают с самым коротким латентным периодом и имеют самую высокую амплитуду. Вторичной проекционной областью коры вкусового анализатора является соматосенсорная область. Здесь вызванные ответы возникают значительно позже, чем в орбитальной области, и амплитуда их меньше.

3. Взаимодействие анализаторов на корковом уровне осуществляется за счет ассоциативных корковых зон и за счет наличия полимодальных нейронов.

11.3. Кодирование информации в сенсорных системах.

Кодирование — процесс преобразования информации в условную форму (код), удобную для передачи по каналу связи. Любое преобразование информации в отделах сенсорной системы является кодированием.

Кодирование информации. Информация о действии химических, механических раздражителей, имеющих разнообразную природу, преобразуется рецепторами в универсальные для мозга сигналы - нервные импульсы. Таким образом рецепторы кодируют информацию о среде, т. е. преобразуя сигналы, непонятные мозгу, в сигналы, понятные ему.

В слуховой сенсорной системе механическое колебание перепонки и других звукопроводящих элементов на первом этапе преобразуется в рецепторный потенциал, последний обеспечивает выделение медиатора в синаптическую щель и возникновение генераторного потенциала, в результате действия которого в афферентном волокне возникает нервный импульс. Потенциал действия достигает следующего нейрона, в синапсе которого электрический сигнал снова превращается в химический, т. е. многократно меняется код. Следует отметить, что на всех уровнях сенсорных систем не происходит восстановления стимула в его первоначальной форме. Этим физиологическое кодирование отличается от большинства технических систем связи, где сообщение, как правило, восстанавливается в первоначальном виде.

Коды нервной системы. В вычислительной технике используется двоичный код, когда для образования комбинаций всегда используются два символа — 0 и 1, которые представляют собой два состояния. Кодирование информации в организме осуществляется на основе недвоичных кодов, что позволяет при той же длине кода получить большее число комбинаций. Универсальным кодом нервной системы являются *нервные импульсы*, которые распространяются по нервным волокнам. При этом содержание информации определяется не амплитудой импульсов (они подчиняются закону «Все или ничего»), а частотой импульсов (интервалами времени между отдельными импульсами), объединением их в пачки, числом импульсов в пачке, интервалами между пачками. Передача сигнала от одной клетки к другой во всех отделах анализатора осуществляется с помощью химического кода, т.е. различных *медиаторов*. Для хранения информации в ЦНС кодирование осуществляется с помощью *структурных изменений в нейронах* (механизмы памяти).

Кодируемые характеристики раздражителя. В сенсорных системах кодируются *качественная* характеристика раздражителя (на-пример, свет, звук), *сила* раздражителя, *время* его действия, а так же *пространство*, т. е. место действия раздражителя и локализация его в окружающей среде. В кодировании всех характеристик Раздражителя принимают участие все отделы сенсорной системы.

В ПЕРИФЕРИЧЕСКОМ ОТДЕЛЕ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ кодирование качества раздражителя (вид) осуществляется за счет специфичности рецепторов, т.е. способности воспринимать раздражитель определенного вида, к которому он

приспособлен в процессе эволюции, т.е. к адекватному раздражителю. Так, световой луч возбуждает только рецепторы сетчатки, другие рецепторы (обоняния, вкуса, тактильные и т.д.) на него обычно не реагируют.

Кодирование качества. Различение действующих на организм внешних раздражителей по их физической и химической природе происходит уже при первой встрече с ними соответствующих рецепторов. **Это различие достигается избирательной чувствительностью рецепторов к определенному виду энергии** и очень низкими порогами возбуждения. Глаз, например, возбуждается светом, но не реагирует на звук, а ухо чувствительно к звуку, но безразлично к свету и т. д.

Сенсорный проводящий путь состоит из ряда модально-специфических нейронов, которые соединены синапсами. Такой принцип организации получил название меченой линии или топической организации. Суть этого принципа заключается в пространственно упорядоченном расположении нейронов на различных уровнях сенсорных систем соответственно характеристикам их рецептивных полей.

Для равномерно следующих импульсов сигнальными признаками могут служить число импульсов в пачке или продолжительность пачек, а также интервалы между ними и периодичность их следования. Такое кодирование открывает безграничные возможности, т. к. вероятны самые разнообразные вариации с пачками импульсов. Пространственно-временное распределение электрической активности нервных волокон называют паттернами. Разнообразные качества стимулов, согласно этой теории, отображаются характерными "узорами" паттернов. Нейроны способны расшифровать эти сигналы и в зависимости от их структуры формировать ощущение, которое соответствует раздражителю, кодируемого определенными паттернами.

Нейрон, по-разному реагируя на различные паттерны, может участвовать в выполнении нескольких функций. Каждый оттенок качества ощущения возникает в результате деятельности комплекса нейронов, образующих динамические ансамбли, формирование которых зависит от характера паттернов, приходящих от рецепторов.

Для каждой модальности имеется своя форма кодирования информации в соответствии с физическими свойствами различаемых стимулов. Одни качества распознаются сенсорными системами, функционирующими по принципу топической организации, другие кодируются паттернами. Например, распознавание многих качеств зрительных образов осуществляется мечеными линиями, а вкусовые раздражители кодируются паттернами.

Кодирование интенсивности. Так как частота афферентной импульсации зависит от амплитуды рецепторного потенциала, которая в свою очередь пропорциональна интенсивности раздражения, то кодирование интенсивности стимула осуществляется посредством изменения частоты следования нервных импульсов от рецепторов в нервные центры. Увеличение интенсивности раздражителя кодируется увеличением частоты импульсной активности.

Сила раздражителя может кодироваться изменением частоты импульсов, генерируемых рецепторами при изменении силы раздражителя, что определяется общим количеством импульсов в единицу времени. Это так называемое *частотное кодирование*. При этом с увеличением силы стимула обычно возрастает число

импульсов, возникающих в рецепторах, и наоборот. При изменении силы раздражителя может изменяться и число возбужденных рецепторов, кроме того, кодирование силы раздражителя может осуществляться различной величиной латентного периода и временем реакции. Сильный раздражитель уменьшает латентный период, увеличивает число импульсов и удлиняет время реакции.

Между интенсивностью стимула и частотой потенциалов действия существует логарифмическая зависимость - ощущение увеличивается пропорционально логарифму интенсивности раздражения. Эта зависимость получила название закона Вебера-Фехнера, описавших ее. "Для того, чтобы интенсивность ощущения росла в математической прогрессии, интенсивность раздражения должна расти в геометрической прогрессии".

Пространственное кодирование. В некоторых сенсорных системах естественная стимуляция рецепторов характеризуется тем или иным распределением локальных стимулов. Способность определять место или конфигурацию стимулов называется пространственным различием. В зрительной и слуховой системах выделены афферентные каналы, пространственно разнесенные в центральных структурах и связанные с обработкой информации о локализации источника раздражения, его перемещении, хроматических и частотных качествах сигнала.

Пространство кодируется величиной площади, на которой возбуждаются рецепторы, это пространственное кодирование (например, мы легко определяем, острым или тупым концом карандаш касается поверхности кожи). Некоторые рецепторы легче возбуждаются при действии на них раздражителя под определенным углом (тельца Пачини, рецепторы сетчатки), что является оценкой направления действия раздражителя на рецептор. Локализация действия раздражителя кодируется тем, что рецепторы различных участков тела посылают импульсы в определенные зоны коры большого мозга.

Временное кодирование. Способность оценки времени неотделима от других аспектов кодирования. Частота нервных разрядов - это универсальная переменная величина, которая изменяется во времени. Кодирование информации осуществляется группой равномерно следующих импульсов. В качестве сигнальных признаков используются такие временные параметры выходных сигналов, как частота импульсации или продолжительность межимпульсных интервалов. Для временного различия двух раздражителей необходимо, чтобы нервные процессы, вызванные этими раздражителями, не сливались во времени.

Таким образом, уже на уровне рецепторов осуществляется первичное кодирование качества стимулов и их количественных характеристик - переход из присущей им формы физической и химической энергии в форму нервных импульсов. Преобразованная информация поступает на следующий уровень сенсорной системы, где подвергается дальнейшим преобразованиям, приводящим к изменению кода. Ни на одном уровне сенсорной системы не происходит восстановления стимула в его первоначальной форме, т. е. декодирование. Это основное отличие физиологического кодирования от большинства технических систем связи, где сообщение, как правило, восстанавливается в первоначальном, декодированном виде.

В ПРОВОДНИКОВОМ ОТДЕЛЕ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ кодирование осуществляется только на «станциях переключения», т.е. при передаче сигнала от одного нейрона к другому, где происходит смена кода.

В нервных волокнах информация не кодируется, они исполняют роль проводов, по которым передается информация, закодированная в рецепторах и переработанная в центрах нервной системы.

В КОРКОВОМ ОТДЕЛЕ СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ происходит частотно-пространственное кодирование, нейрофизиологической основой которого является пространственное распределение ансамблей специализированных нейронов и их связей с определенными видами рецепторов. Импульсы поступают от рецепторов в определенные зоны коры с различными временными интервалами. Поступающая в виде нервных импульсов информация перекодируется в структурные и биохимические изменения в нейронах (механизмы памяти). В коре мозга осуществляются высший анализ и синтез поступившей информации.

Анализ заключается в том, что с помощью возникающих ощущений мы различаем действующие раздражители (качественно — свет, звук и т.д.) и определяем силу, время и место, т.е. пространство, на которое действует раздражитель, а также его локализацию (источник звука, света, запаха).

Синтез реализуется в узнавании известного предмета, явления или в формировании образа, впервые встречаемого предмета, явления.

Известны случаи, когда у слепых от рождения зрение появлялось только в подростковом возрасте. Так, девушка, которая обрела зрение лишь в 16 лет, не могла с помощью зрения узнать предметы, которыми она многократно пользовалась ранее. Но стоило ей взять предмет в руки, как она с радостью называла его. Ей пришлось, таким образом, практически заново изучать окружающий ее мир с участием зрительной сенсорной системы, подкреплении информацией от других сенсорных систем, в частности от тактильной. При этом тактильные ощущения оказались решающими. Об этом свидетельствует, например, и давний опыт Стратона. Известно, что изображение на сетчатке глаза является уменьшенным и перевернутым. Новорожденный видит мир именно таким. Однако в раннем онтогенезе ребенок все трогает руками, сопоставляет и сличает зрительные ощущения с тактильными. Постепенно взаимодействие тактильных и зрительных ощущений ведет к такому восприятию расположения предметов, каким оно является в реальной действительности, хотя на сетчатке изображение остается перевернутым. Стратон надел очки с линзами, которые перевернули изображение на сетчатке в положение, соответствующее реальной действительности. Наблюдаемый окружающий мир перевернулся «вверх ногами». Однако в течение 8 дней он с помощью сравнения тактильных и зрительных ощущений снова стал воспринимать все вещи и предметы как обычно. Когда экспериментатор снял очки-линзы, мир снова «перевернулся», нормальное восприятие вернулось через 4 дня.

Если информация о предмете или явлении поступает в корковый отдел сенсорной системы впервые, то формируется образ нового предмета, явления благодаря взаимодействию нескольких сенсорных систем. Но и при этом идет сличение поступающей информации со следами памяти о других подобных

предметах или явлениях. Поступившая в виде нервных импульсов информация кодируется с помощью механизмов долговременной памяти.

Итак, процесс передачи сенсорного сообщения сопровождается многократным перекодированием и завершается высшим анализом и синтезом, который происходит в корковом отделе сенсорных систем. После этого уже происходит выбор или разработка программы ответной реакции организма.

Лекция 12. «Рецепторы и их классификация. Закономерности деятельности рецепторных образований»

12.1. Классификация рецепторов.

12.2. Общие механизмы возбуждения рецепторов.

12.3. Свойства сенсорных систем и их значение для адаптации организма к окружающей среде.

12.4. Общие свойства анализаторов.

12.1. Классификация рецепторов.

Рецептором называют специализированную клетку, эволюционно приспособленную к восприятию из внешней или внутренней среды определенного раздражителя и к преобразованию его энергии из физической или химической формы в форму нервного возбуждения.

КЛАССИФИКАЦИЯ РЕЦЕПТОРОВ



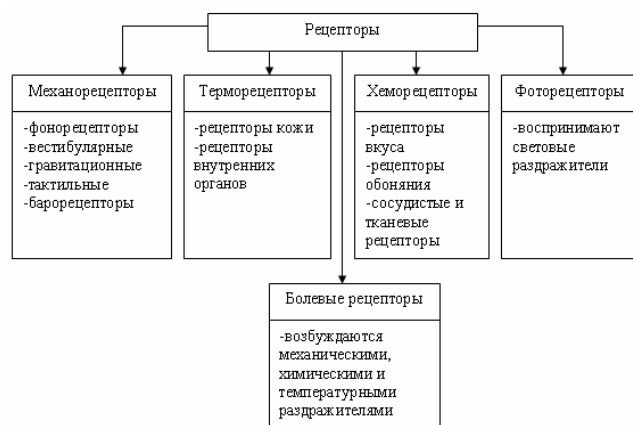
Классификация рецепторов основывается, в первую очередь, на характере ощущений, возникающих у человека при их раздражении. Различают **зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, осязательные** рецепторы,

терморецепторы, проприо- и вестибулорецепторы (рецепторы положения тела и его частей в пространстве). Обсуждается вопрос существования специальных **рецепторов боли**.

Рецепторы по месту расположения разделяют на **внешние**, или **экстерорецепторы**, и **внутренние**, или **интерорецепторы**. К экстерорецепторам относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые и осязательные рецепторы. К интерорецепторам относятся вестибулорецепторы и проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата), а также интерорецепторы, сигнализирующие о состоянии внутренних органов.

По характеру контакта с внешней средой рецепторы делятся на **дистантные**, получающие информацию на расстоянии от источника раздражения (зрительные, слуховые и обонятельные), и **контактные** – возбуждающиеся при непосредственном соприкосновении с раздражителем (вкусовые и тактильные).

В зависимости от природы вида воспринимаемого раздражителя, на который они оптимально настроены, различают пять типов рецепторов.



- **Механорецепторы** возбуждаются при их механической деформации; расположены в коже, сосудах, внутренних органах, опорно-двигательном аппарате, слуховой и вестибулярной системах.

- **Хеморецепторы** воспринимают химические изменения внешней и

внутренней среды организма. К ним относятся вкусовые и обонятельные рецепторы, а также рецепторы, реагирующие на изменение состава крови, лимфы, межклеточной и цереброспинальной жидкости (изменение напряжения O_2 и CO_2 , осмолярности и pH, уровня глюкозы и других веществ). Такие рецепторы есть в слизистой оболочке языка и носа, каротидном и аортальном тельцах, гипоталамусе и продолговатом мозге.

- **Терморецепторы** реагируют на изменения температуры. Они подразделяются на тепловые и холодные рецепторы и находятся в коже, слизистых оболочках, сосудах, внутренних органах, гипоталамусе, среднем, продолговатом и спинном мозге.
- **Фоторецепторы** в сетчатке глаза воспринимают световую (электромагнитную) энергию.
- **Ноцицепторы**, возбуждение которых сопровождается болевыми ощущениями (болевые рецепторы). Раздражителями этих рецепторов являются механические, термические и химические (гистамин, брадикинин, K^+ , H^+ и др.) факторы. Болевые стимулы воспринимаются свободными нервными окончаниями, которые имеются в коже, мышцах, внутренних органах, дентине, сосудах. С психофизиологической точки зрения рецепторы подразделяют в соответствии с органами чувств и формируемыми ощущениями на *зрительные, слуховые, вкусовые, обонятельные и тактильные*.

В зависимости от строения рецепторов их подразделяют на *первичные*, или первичночувствующие, которые являются специализированными окончаниями чувствительного нейрона, и *вторичные*, или вторичночувствующие, представляющие собой клетки эпителиального происхождения, способные к образованию рецепторного потенциала в ответ на действие адекватного стимула.

Первичночувствующие рецепторы могут сами генерировать потенциалы действия в ответ на раздражение адекватным стимулом, если величина их рецепторного потенциала достигнет пороговой величины. К ним относятся обонятельные рецепторы, большинство механорецепторов кожи, терморецепторы, болевые рецепторы или ноцицепторы, проприорецепторы и большинство интерорецепторов внутренних органов. Тело нейрона расположено в спинномозговом ганглии или в ганглии черепных нервов. В первичном рецепторе раздражитель действует непосредственно на окончания сенсорного нейрона. Первичные рецепторы являются филогенетически более древними структурами, к ним относятся обонятельные, тактильные, температурные, болевые рецепторы и проприорецепторы.

Вторичночувствующие рецепторы отвечают на действие раздражителя лишь возникновением рецепторного потенциала, от величины которого зависит количество выделяемого этими клетками медиатора. С его помощью вторичные рецепторы действуют на нервные окончания чувствительных нейронов, генерирующих потенциалы действия в зависимости от количества медиатора, выделившегося из вторичночувствующих рецепторов. Во *вторичных рецепторах* имеется специальная клетка, синаптически связанная с окончанием дендрита сенсорного нейрона. Это клетка, например фоторецептор, эпителиальной природы или нейроэктодермального происхождения. Вторичные рецепторы представлены

вкусовыми, слуховыми и вестибулярными рецепторами, а также хемочувствительными клетками синокаротидного клубочка. Фоторецепторы сетчатки, имеющие общее происхождение с нервными клетками, чаще относят к первичным рецепторам, но отсутствие у них способности генерировать потенциалы действия указывает на их сходство с вторичными рецепторами.

По скорости адаптации рецепторы делят на три группы: *быстро адаптирующиеся* (фазные), *медленно адаптирующиеся* (тонические) и *смешанные* (фазнотонические), адаптирующиеся со средней скоростью. Примером быстро адаптирующихся рецепторов являются рецепторы вибрации (тельца Пачини) и прикосновения (тельца Мейснера) к коже. К медленно адаптирующимся рецепторам относятся проприорецепторы, рецепторы растяжения легких, болевые рецепторы. Со средней скоростью адаптируются фоторецепторы сетчатки, терморецепторы кожи.

Большинство рецепторов возбуждаются в ответ на действие стимулов только одной физической природы и поэтому относятся к **мономодальным**. Их можно возбудить и некоторыми неадекватными раздражителями, например фоторецепторы — сильным давлением на глазное яблоко, а вкусовые рецепторы — прикосновением языка к контактам гальванической батареи, но получить качественно различаемые ощущения в таких случаях невозможно.

Наряду с мономодальными существуют **полимодальные** рецепторы, адекватными стимулами которых могут служить раздражители разной природы. К такому типу рецепторов принадлежат некоторые болевые рецепторы, или ноцицепторы (лат. *nocens* — вредный), которые можно возбудить механическими, термическими и химическими стимулами. Полимодальность имеется у терморецепторов, реагирующих на повышение концентрации калия во внеклеточном пространстве так же, как на повышение температуры.

12.2. Общие механизмы возбуждения рецепторов.

При действии стимула в рецепторе происходит **преобразование энергии внешнего раздражения в рецепторный сигнал** (трансдукция сигнала). Этот процесс включает в себя три основных этапа:

- 1) взаимодействие стимула с рецепторной белковой молекулой, которая находится в мембране рецептора;
- 2) усиление и передачу стимула в пределах рецепторной клетки
- 3) открывание находящихся в мембране рецептора ионных каналов, через которые начинает течь ионный ток, что, как правило, приводит к деполяризации клеточной мембраны рецепторной клетки (возникновению так называемого рецепторного потенциала).

Чувствительность рецепторных элементов к адекватным раздражителям, к восприятию которых они эволюционно приспособлены, предельно высока. Так, обонятельный рецептор может возбудиться при действии одиночной молекулы пахучего вещества, фоторецептор — при действии одиночного кванта света.

Механизм возбуждения рецепторов связан с изменением проницаемости клеточной мембраны для ионов калия и натрия. Когда раздражение достигает пороговой величины, возбуждается сенсорный нейрон, посылающий импульс в центральную нервную систему. Можно сказать, что рецепторы кодируют

поступающую информацию в виде электрических сигналов. Сенсорная клетка посылает информацию по принципу «всё или ничего» (есть сигнал / нет сигнала). При действии стимула на рецепторную клетку в белково-липидном слое мембраны происходит изменение пространственной конфигурации белковых рецепторных молекул. Это приводит к изменению проницаемости мембраны для определенных ионов, чаще всего для ионов натрия, но в последние годы открыта еще и роль калия в этом процессе. Возникают ионные токи, изменяется заряд мембраны и происходит генерация рецепторного потенциала (РП). А далее процесс возбуждения протекает в разных рецепторах по-разному.

В первично чувствующих рецепторах, которые являются свободными голыми окончаниями чувствительного нейрона (обонятельных, тактильных, проприоцептивных), РП воздействует на соседние, наиболее чувствительные участки мембраны, где генерируется потенциал действия (ПД), который далее в виде импульсов распространяется по нервному волокну. Таким образом, когда рецепторный потенциал достигает определенной величины, на его фоне возникает распространяющийся ПД. Преобразование энергии внешнего стимула в ПД в первичных рецепторах может происходить как непосредственно на мембране, так и при участии некоторых вспомогательных структур.

Рецепторный и распространяющийся потенциалы возникают в первичных рецепторах в одних и тех же элементах. Так, в расположенных в коже окончаниях отростка сенсорного нейрона при действии раздражителя сначала формируется рецепторный потенциал, под влиянием которого в ближайшем перехвате Ранвье возникает распространяющийся потенциал. Следовательно, в первичных рецепторах рецепторный потенциал является причиной возникновения — генерации — распространяющегося ПД, поэтому его называют еще генераторным

Так, например, происходит в тельце Пачини. Рецептор здесь представлен голым окончанием аксона, которое окружено соединительнотканной капсулой. При сдавливании тельца Пачини регистрируется РП, который далее преобразуется в импульсный ответ афферентного волокна.

Во вторично чувствующих рецепторах, которые представлены специализированными клетками (зрительные, слуховые, вкусовые, вестибулярные), РП приводит к образованию и выделению медиатора из пресинаптического отдела рецепторной клетки в синаптическую щель рецепторно-афферентного синапса. Этот медиатор воздействует на постсинаптическую мембрану чувствительного нейрона, вызывает ее деполяризацию и образование постсинаптического потенциала, который называют генераторным потенциалом (ГП). ГП, действуя на внесинаптические участки мембраны чувствительного нейрона, обуславливает генерацию ПД. ГП может быть как де-, так и гиперполяризационным и соответственно вызывать возбуждение или тормозить импульсный ответ афферентного волокна.

Во вторичных рецепторах рецепторный и генераторный потенциалы не являются однозначными понятиями: рецепторный потенциал возникает в рецепторных образованиях, а генераторный—в конечных разветвлениях отростка сенсорного нейрона. Наличие генераторных потенциалов было установлено для всех рецепторных образований. Это позволило сделать вывод о том, что пусковым механизмом для возникновения нервных импульсов является генераторный

потенциал рецепторов. Его амплитуда возрастает в логарифмической зависимости от интенсивности раздражения.



В свою очередь, частота возникающих распространяющихся импульсов прямо пропорциональна величине генераторного потенциала, так что в конечном результате она находится тоже в логарифмической зависимости от интенсивности раздражения. Следовательно, уже на периферии происходит анализ раздражителя по силе: чем сильнее раздражитель, тем больше

генераторный потенциал и частота возникающих потенциалов действия и тем интенсивнее возникающее ощущение.

Спонтанная активность рецепторных образований и их реакции на раздражение. Для всех рецепторных образований характерна спонтанная, или самопроизвольная, активность. Она проявляется в генерации ПД без нанесения раздражений. Спонтанная активность служит источником деятельного состояния ретикулярной формации и создает возможность проявлять реакции на раздражения в двух направлениях: возбуждения и торможения. При возбуждении активность усиливается, при торможении уменьшается. Это обеспечивает известную гибкость системы, воспринимающей различные раздражения.

Торможение и адаптация. Для деятельности анализаторов характерно наличие торможения уже в периферическом его отделе. Торможение обнаружено в рецепторных образованиях разных анализаторов и у разных представителей мира животных. Торможение в рецепторных образованиях органов чувств способствует периферическому анализу раздражений. Так, в зрительном анализаторе оно обеспечивает контрастность изображения путем подчеркивания линий и контуров предметов.

Всем рецепторам свойственна адаптация к действующему раздражителю. Адаптацией называют снижение чувствительности анализатора к постоянно действующему раздражению. Субъективно она проявляется в уменьшении интенсивного ощущения или в полном его исчезновении, а объективно — в уменьшении числа импульсов, идущих по афферентному нерву раздражаемого анализатора. Раздражитель, действующий постоянно, перестает раздражать. Поэтому в помещении, где имеется какое-либо пахучее вещество, сначала очень сильно ощущение его запаха, а через некоторое время оно исчезает. Биологическое значение адаптации заключается в том, что нейроны центральной нервной системы, быстро освобождаясь от одного вида деятельности, способны все время воспринимать новые раздражения, т. е. осуществлять реакцию на изменения, происходящие в окружающей среде.



В разных рецепторах скорость адаптации неодинакова. Очень быстро возникает адаптация в рецепторных образованиях глаза и уха, а в двигательном анализаторе ее скорость невелика, так как постоянная импульсация от рецепторов мышц необходима для коррекции движения.

Рецептивное поле анализатора и чувствительность рецепторных образований. Для каждого анализатора характерно наличие рецептивного поля. Им называют воспринимающий раздражения участок поверхности, в котором разветвляется афферентное нервное волокно одной нервной клетки. Площадь рецептивных участков различна не только для разных анализаторов, но широко варьирует в пределах каждого из них.

С величиной рецептивного поля связана чувствительность действующему раздражителю.

Экспериментально было показано, что для возникновения возбуждения в нейроне недостаточно активности одного рецепторного элемента. При действии раздражителя происходит суммация эффектов раздражения в элементах данного рецептивного поля.

Причем установлено, что интенсивность раздражителя в известных пределах взаимозаменяема с площадью раздражаемого участка. Чем больше площадь суммации, тем менее интенсивным может быть раздражитель для вызова одного и того же эффекта. Таким образом, величиной рецептивного поля определяется интенсивность возникающей реакции и способность к восприятию слабых раздражений.

Способность различать две точки пространства как отдельные при увеличении рецептивного поля, наоборот, падает. При большом рецептивном поле одновременно нанесение раздражения на две его точки, даже далеко расположенные, воспринимается как одно, ибо они адресуются к одной и той же нервной клетке. Недостаточная различительная способность частично компенсируется взаимным перекрытием рецептивных полей.

Чувствительность рецепторных образований. Все рецепторные образования очень чувствительны к адекватным раздражениям, и нечувствительны к неадекватным.

12.3. Свойства сенсорных систем и их значение для адаптации организма к окружающей среде.

Основными свойствами сенсорных систем являются следующие.

Высокая чувствительность к адекватному раздражителю. Все отделы сенсорных систем, и прежде всего рецепторы, обладают высокой возбудимостью. Так, фоторецепторы сетчатки могут возбуждаться при действии лишь нескольких квантов света, обонятельные рецепторы информируют организм о появлении единичных молекул пахучих веществ. Однако при рассмотрении этого свойства сенсорных систем предпочтительнее использовать термин «чувствительность», а не «возбудимость», поскольку у человека оно определяется по возникновению ощущений.

Чувствительность оценивают с помощью ряда критериев.

Порог ощущения (абсолютный порог) — минимальная сила раздражения, вызывающая такое возбуждение сенсорной системы, которое воспринимается субъективно в виде ощущения.

Порог различения (дифференциальный порог) — минимальное изменение силы действующего раздражителя, воспринимаемое субъективно в виде изменения интенсивности ощущения.

Эту закономерность установил Э. Вебер в опыте с определением по ощущению испытуемым силы давления на ладонь. Оказалось, что при действии груза массой 100 г необходимо было для ощущения прироста давления добавить груз массой 3 г, при действии груза массой 200 г необходимо добавить 6 г, 400 г — 12 г и т.д. При этом отношение прироста силы раздражения (AL) к силе действующего раздражителя (L) есть величина постоянная (C): $AL/L = C$.

У разных сенсорных систем эта величина различна, в данном случае она равна примерно $1/30$ силы действующего раздражителя. Подобная закономерность наблюдается и при уменьшении силы действующего раздражителя.

Интенсивность ощущений при одной и той же силе раздражителя может быть различной, поскольку зависит от уровня возбудимости различных структур сенсорной системы на всех его уровнях. Эту закономерность изучил Г. Фехнер, показавший, что интенсивность ощущения пропорциональна логарифму силы раздражения. Данное положение выражено формулой $E = K \log J + C$,

где K и C суть некоторые константы. Эта формула, определяющая зависимость интенсивности ощущений (в единицах едва заметных перемен) от интенсивности соответствующих раздражителей, и представляет собой так называемый психофизический закон Вебера - Фехнера.

Согласно З. Ф., возрастанию силы раздражения в геометрической прогрессии соответствует рост ощущения в арифметической прогрессии (напр., если сила раздражителя возрастет в 100 раз, то сила ощущения возрастет только в 2 раза).

Инерционность. Это сравнительно медленное возникновение и исчезновение ощущений. Латентное время возникновения ощущений определяется латентным периодом возбуждения рецепторов и временем, необходимым для перехода возбуждения в синапсах с одного нейрона на другой, временем возбуждения ретикулярной формации и генерализации возбуждения в коре больших полушарий. Сохранение на некоторый период ощущений после выключения раздражителя объясняется явлением последействия в ЦНС — в основном циркуляцией возбуждения. Так, зрительное ощущение не возникает и не исчезает мгновенно. Латентный период зрительного ощущения равен 0,1 с, время последействия — 0,05 с. Быстро следующие одно за другим световые раздражения (мелькания) могут давать ощущение непрерывного света (феномен «слияния мельканий»). Максимальная частота вспышек света, воспринимаемых еще отдельно, называется *критической частотой мельканий*, которая тем больше, чем сильнее яркость стимула и выше возбудимость ЦНС, и составляет около 20 мельканий в секунду. Наряду с этим если два неподвижных стимула последовательно с интервалом 20 — 200 мс проецировать на разные участки сетчатки, возникает ощущение движения

объекта. Данное явление получило название «Фи-феномен». Такой эффект наблюдается даже в том случае, когда один стимул несколько отличается по форме от другого. Эти два феномена («слияние мельканий» и «Фи-феномен») лежат в основе кинематографии. В силу инерционности восприятия зрительное ощущение от одного кадра длится до появления другого, отчего и возникает иллюзия непрерывного движения. Обычно такой эффект возникает при быстром последовательном предъявлении неподвижных изображений на экране со скоростью 18 — 24 кадра в секунду.

Адаптация сенсорной системы. При постоянной силе длительно действующего раздражителя адаптация проявляется в основном в понижении абсолютной и повышении дифференциальной чувствительности. Это свойство присуще всем отделам сенсорных систем, но наиболее ярко оно проявляется на уровне рецепторов и заключается в изменении не только их возбудимости и импульсации, но и показателей *функциональной мобильности*, т.е. в изменении числа функционирующих рецепторных структур (П. Г. Снякин). По скорости адаптации все рецепторы делят на быстро и медленно адаптирующиеся, иногда выделяют и среднюю по скорости адаптации группу рецепторов. В проводниковом и корковом отделах сенсорной системы адаптация проявляется в уменьшении числа активированных волокон и нервных клеток.

Важную роль в сенсорной адаптации играет *эфферентная регуляция*, которая осуществляется путем нисходящих влияний, изменяющих деятельность нижерасположенных структур сенсорной системы. Благодаря этому возникает феномен «настройки» сенсорных систем на оптимальное восприятие раздражителей в условиях изменившейся среды.

12.4. Общие свойства анализаторов.

Общие свойства анализаторов

- Чрезвычайно высокая чувствительность к адекватным раздражителям. Количественной мерой чувствительности является пороговая интенсивность, то есть наименьшая интенсивность раздражителя, воздействие которого дает ощущение.
- Наличие дифференциальной чувствительности (иначе: различительной, разностной, контрастной), то есть способности устанавливать различие по интенсивности между раздражителями.
- Адаптация, то есть способность анализаторов приспосабливать уровень своей чувствительности к интенсивности раздражителя.
- Тренируемость анализаторов, то есть повышение чувствительности и ускорение адаптационных процессов под влиянием самой сенсорной деятельности.
- Способность анализаторов некоторое время сохранять ощущение после прекращения действия раздражителя. Такая «инерция» ощущений обозначается как последствие, или последовательные образы.
- Постоянное взаимодействие анализаторов в условиях нормального функционирования.

Лекция 13. «Зрительная сенсорная система, её морфо-функциональная организация»

13.1. Зрительный анализатор.

13.2. Строение и функции органа зрения. Движение глаз, их значение для распознавания зрительных образов.

13.3. Оптическая система глаза. Построение изображения. Аккомодация. Рефракция, её нарушения.

13.4. Восприятие пространства: острота зрения, поле зрения, бинокулярное зрение.

13.5. Восприятие зрительных раздражителей. Цветное зрение. Световая и темновая адаптация.

13.1. Зрительный анализатор.

Зрительный анализатор представляет собой совокупность структур, воспринимающих световую энергию и формирующих зрительные ощущения. Согласно современным представлениям, 80-90% всей информации об окружающем мире человек получает благодаря зрению. С помощью зрительного анализатора воспринимаются размеры предметов, степень их освещённости, цвет, форма, направление и скорость передвижения, расстояние, на которое они удалены от глаза и друг от друга. Всё это позволяет оценивать пространство, ориентироваться в окружающем мире, выполнять различные виды целенаправленной деятельности.

Зрительное восприятие начинается с проекции изображения на сетчатку глаза и возбуждения фоторецепторов, затем информация последовательно обрабатывается в подкорковых и корковых зрительных центрах, в результате чего возникает зрительный образ, который благодаря взаимодействию зрительного анализатора с другими анализаторами достаточно правильно отражает объективную реальность. Зрительная сенсорная система - сенсорная система, обеспечивающая: - кодирование зрительных раздражителей; и зрительно-моторные координации. Посредством зрительной сенсорной системы животные воспринимают предметы и объекты внешнего мира, степень освещённости и длину светового дня.

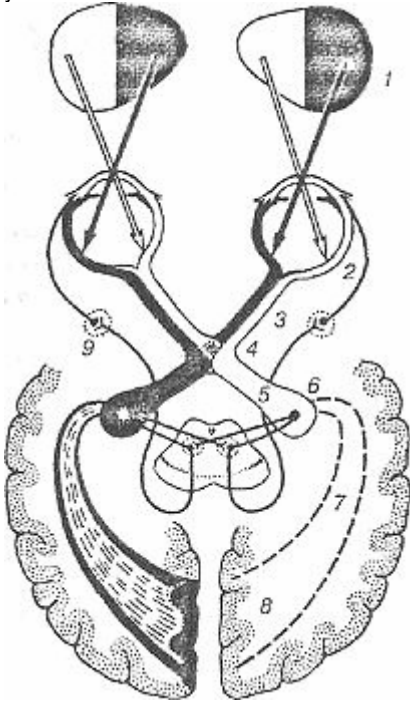
Зрительная сенсорная система, как и любая другая, состоит из трех отделов:

Периферический отдел – глазное яблоко, в частности - сетчатка глаза (воспринимает световое раздражение)

Проводниковый отдел - аксоны ганглиозных клеток - зрительный нерв - зрительный перекрест - зрительный тракт - промежуточный мозг (коленчатые тела) - средний мозг (четверохолмие) - таламус

Центральный отдел - затылочная доля : область шпорной борозды и прилегающих извилин.

Проводящие пути зрительного анализатора (схема): 1 — поле зрения (носовая и височная половины); 2 — глазное яблоко; 3 — зрительный нерв; 4 — зрительный перекрест; 5 — зрительный тракт; 6 — подкорковый зрительный узел; 7 — зрительная лучистость; 8 — зрительные центры коры; 9 — ресничный узел



Зрительный тракт составляют несколько нейронов. Три из них — фоторецепторы (палочки и колбочки), биполярные клетки и ганглионарные клетки — расположены в сетчатке. После перекреста зрительные волокна образуют зрительные тракты, которые на основании мозга огибают серый бугор, проходят по нижней поверхности ножек мозга и заканчиваются в наружном коленчатом теле, подушке зрительного бугра (thalamus opticus) и переднем четверохолмьи. Из них только первое является продолжением зрительного пути и первичным зрительным центром.

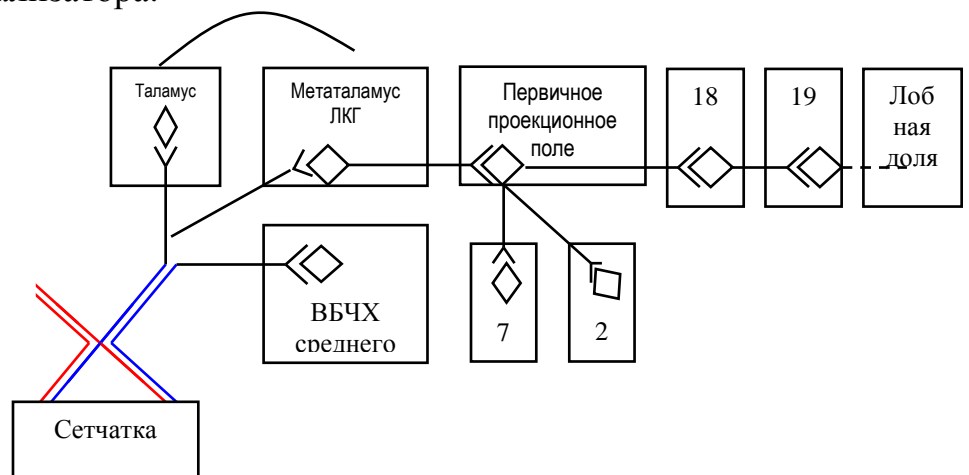
У ганглиозных клеток наружного коленчатого тела заканчиваются волокна зрительного тракта и начинаются волокна центрального нейрона, которые проходят через заднее колено внутренней капсулы и затем в составе пучка Грациоле направляются к коре затылочной доли, корковым зрительным центрам, в области шпорной борозды.

Итак, нервный путь зрительного анализатора начинается в слое ганглиозных клеток сетчатки и заканчивается в коре

затылочной доли мозга и имеет периферический и центральный нейроны. В состав первого входят зрительный нерв, хиазма и зрительные пути с первичным зрительным центром в наружном коленчатом теле. Здесь начинается центральный нейрон, который заканчивается в коре затылочной доли головного мозга.

Физиологическое значение зрительного пути определяется его функцией, проводящей зрительное восприятие. Анатомические соотношения центральной нервной системы и зрительного пути обуславливают его частое вовлечение в патологический процесс с ранними офтальмологическими симптомами, имеющими огромное значение в диагностике заболеваний центральной нервной системы и в динамике наблюдения за больным.

Схема зрительного анализатора.



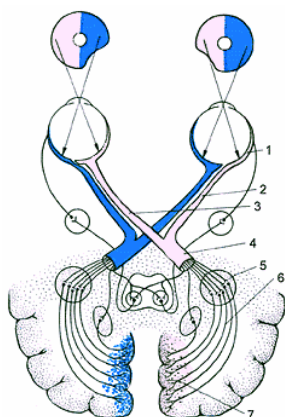


Схема строения зрительного анализатора

- 1 - сетчатка,
- 2 - неперекрещенные волокна зрительного нерва,
- 3 - перекрещенные волокна зрительного нерва,
- 4 - зрительный тракт,
- 5 - наружное колленчатое тело,
- 6 - латеральный корешок,
- 7 - зрительные доли,

Выходя из глаза, зрительный нерв делится на две половины. Внутренняя половина перекрещивается с такой же половиной другого глаза и вместе с наружной половиной противоположной стороны направляется к метаталамусу, где расположен следующий нейрон, заканчивающийся на клетках зрительной зоны в затылочной доле полушария. Часть волокон зрительного тракта направлена к клеткам четверохолмия среднего мозга, от которых начинается тектоспинальный путь рефлекторных ориентировочных движений, связанных со зрением. Кроме того, в четверохолмии имеются связи с парасимпатическим ядром Якубовича, от которого начинаются волокна глазодвигательного нерва, обеспечивающие сужение зрачка и аккомодацию глаза.

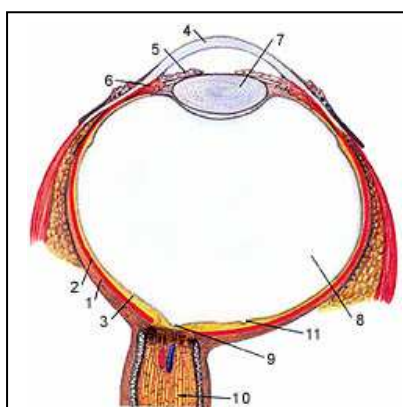


Рис.1. Схема строения глаза

- 1 - склера,
- 2 - сосудистая оболочка,
- 3 - сетчатка,
- 4 - роговица,
- 5 - радужка,
- 6 - ресничная мышца,
- 7 - хрусталик,
- 8 - стекловидное тело,
- 9 - диск зрительного нерва,
- 10 - зрительный нерв,
- 11 - желтое пятно.

13.2. Строение и функции органа зрения. Движение глаз, их значение для распознавания зрительных образов.

Орган зрения состоит из глазного яблока (глаза), зрительного нерва и вспомогательных органов глаза. Глаз состоит из оптической и фоторецепторной частей и имеет три оболочки: белочную, сосудистую и сетчатую. Оптическая система глаза, обеспечивающая его светопреломляющую функцию, состоит из роговицы, передней и задней камер глаза, зрачка, хрусталика и стекловидного тела.

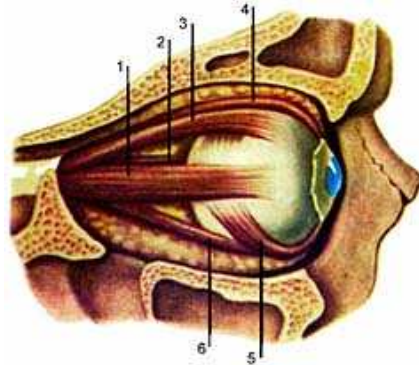
Зрительный анализатор состоит из глазного яблока, строение которого схематично представлено на рис. 1, проводящих путей и зрительной коры головного мозга.

Вокруг глаза расположены три пары глазодвигательных мышц. Одна пара поворачивает глаз влево и вправо, другая - вверх и вниз, а третья вращает его относительно оптической оси. Сами глазодвигательные мышцы управляются сигналами, поступающими из мозга. Эти три пары мышц служат исполнительными органами, обеспечивающими автоматическое слежение, благодаря чему глаз может легко сопровождать взором всякий движущийся вблизи и вдали объект (рис. 2).

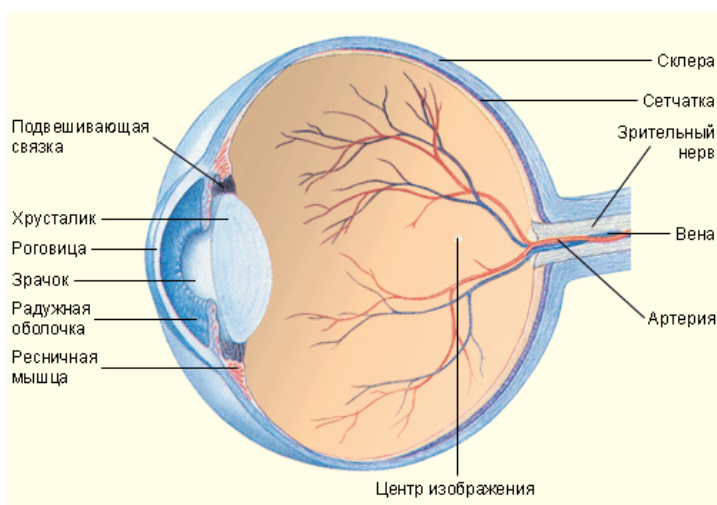
Глаз - комплексное образование, состоящее из глазного яблока и вспомогательного аппарата (брови, веки, слезные железы). С точки зрения сенсорной системы основным структурным компонентом глазного яблока является сетчатка, в которой заложены не только рецепторные клетки – палочки и колбочки, но и часть проводящей и управляющей системы - цепь нейронов: биполярные, горизонтальные, амакриновые и ганглиозные клетки. Кроме того в сетчатке есть глиальные клетки, трофическую, разграничительную и другие функции. Остальные структуры вспомогательные: светопроводящую, увлажняющую, защитную. Хотя эти функции не нарушаются при повреждении любой из них, но нарушение качества и количества поступления в ЦНС информации приводит к прекращению ее.

Рис.2. Мышцы глаза

- 1 - наружная прямая;
- 2 - внутренняя прямая;
- 3 - верхняя прямая;
- 4 - мышца, поднимающая верхнее веко;
- 5 - нижняя косая мышца;
- 6 - нижняя прямая мышца.



Глазное яблоко имеет шарообразную форму, что облегчает его повороты для наведения на рассматриваемый объект. На пути к светочувствительной оболочке глаза (сетчатке) лучи света проходят через несколько прозрачных сред — роговицу, хрусталик и стекловидное тело. Определенная кривизна и показатель преломления роговицы и в меньшей мере хрусталика определяют преломление световых лучей внутри глаза.



Преломляющую силу любой оптической системы выражают в диоптриях (D). Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 100 см. Преломляющая сила здорового глаза составляет 59D при рассматривании далеких и 70.5D — при рассматривании близких предметов. Чтобы схематически представить проекцию изображения предмета на сетчатку, нужно провести линии от его концов через

узловую точку (в 7 мм сзади от роговой оболочки). На сетчатке получается изображение, резко уменьшенное и перевернутое вверх ногами и справа налево

Роль движения глаз для зрения. При рассматривании любых предметов глаза двигаются. Глазные движения осуществляют 6 мышц, прикрепленных к главному яблоку несколько впереди от его экватора. Это 2 косые и 4 прямые мышцы — наружная, внутренняя, верхняя и нижняя. Движение двух глаз совершается одновременно и содружественно. Рассматривая близкие предметы, необходимо сводить (конвергенция), а рассматривая далекие предметы — разводить зрительные оси двух глаз (дивергенция). Важная роль движений глаз для зрения определяется также тем, что для непрерывного получения мозгом зрительной информации необходимо движение изображения на сетчатке. Импульсы в зрительном нерве возникают в момент включения и выключения светового изображения. При длительном действии света на одни и те же фоторецепторы импульсация в волокнах зрительного нерва быстро прекращается и зрительное ощущение при неподвижных глазах и объектах исчезает через 1—2 с. Чтобы этого не случилось, глаз при рассматривании любого предмета производит неощущаемые человеком непрерывные скачки (саккады). Вследствие каждого скачка изображение на сетчатке смещается с одних фоторецепторов на новые, вновь вызывая импульсацию ганглиозных клеток. Продолжительность каждого скачка равна сотым долям секунды, а амплитуда его не превышает 20°. Чем сложнее рассматриваемый объект, тем сложнее траектория движения глаз. Они как бы прослеживают контуры изображения, задерживаясь на наиболее информативных его участках (например, в лице — это глаза). Кроме того, глаз непрерывно мелко дрожит и дрейфует (медленно смещается с точки фиксации взора), что также важно для зрительного восприятия.

13.3. Оптическая система глаза. Построение изображения. Аккомодация. Рефракция, её нарушения.

Глаз, глазное яблоко имеет почти шаровидную форму примерно 2,5 см в диаметре. Он состоит из нескольких оболочек, из них три - основные:

- склера - внешняя оболочка,
- сосудистая оболочка - средняя,
- сетчатка - внутренняя.

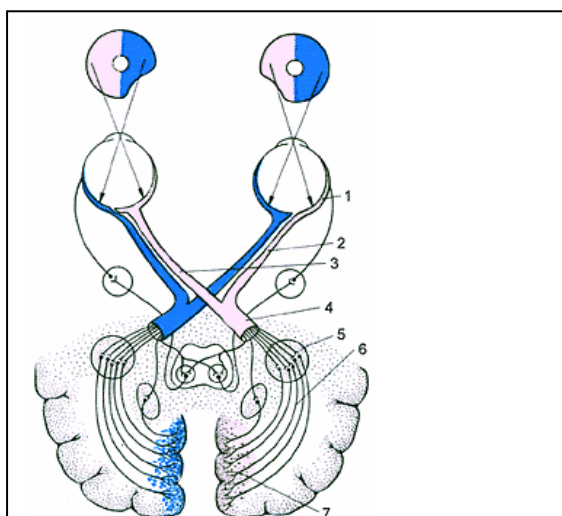


Рис.4. Схема строения зрительного анализатора
1 - сетчатка,
2 - неперекрещенные волокна зрительного нерва,
3 - перекрещенные волокна зрительного нерва,
4 - зрительный тракт,
5 - наружное колленчатое тело,
6 - radiatio optica,
7 - lobus opticus,

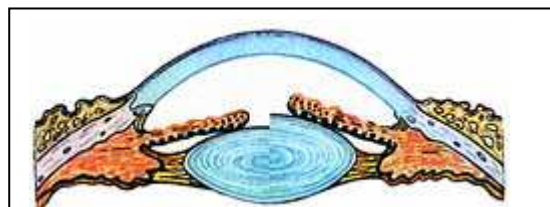


Рис.3. Схематическое представление механизма аккомодации
слева - фокусировка вдаль;
справа - фокусировка на близкие предметы.

Склера
имеет
белый цвет
с

молочным отливом, кроме передней ее части, которая прозрачна и называется роговицей. Через роговицу свет поступает в глаз. Сосудистая оболочка, средний слой, содержит кровеносные сосуды, по которым кровь поступает для питания глаза. Прямо под роговицей сосудистая оболочка переходит в радужную оболочку, которая и определяет цвет глаз. В центре ее находится зрачок. Функция этой оболочки - ограничивать поступление света в глаз при его высокой яркости. Это

достигается сужением зрачка при высокой освещенности и расширением - при низкой. За радужной оболочкой расположен хрусталик, похожий на двояковыпуклую линзу, который улавливает свет, когда он проходит через зрачок и фокусирует его на сетчатке. Вокруг хрусталика сосудистая оболочка образует ресничное тело, в котором заложена мышца, регулирующая кривизну хрусталика, что обеспечивает ясное и четкое видение разноудаленных предметов. Достигается это следующим образом (рис.3).

Зрачок представляет собой отверстие в центре радужной оболочки, через которое лучи света проходят внутрь глаза. У взрослого человека в спокойном состоянии диаметр зрачка при дневном свете равен 1,5 – 2 мм, а в темноте увеличивается до 7,5 мм. Основная физиологическая роль зрачка состоит в регулировании количества света, поступающего на сетчатку. Сужение зрачка (миоз) происходит при увеличении освещенности (это ограничивает световой поток, попадающий на сетчатку, и, следовательно, служит защитным механизмом), при рассматривании близко расположенных предметов, когда происходит аккомодация и сведение зрительных осей (конвергенция), а также во сне.

Расширение зрачка (мидриаз) происходит при слабом освещении (что увеличивает освещенность сетчатки и тем самым повышает чувствительность глаза), а также при возбуждении рецепторов, любых афферентных нервов, при эмоциональных реакциях напряжения, связанных с повышением тонуса симпатической нервной системы, при психических возбуждениях, удущье, наркозе.

Величина зрачка регулируется кольцевыми и радиальными мышцами радужки. Радиальная мышца, расширяющая зрачок, иннервируется симпатическим нервом, идущим от верхнего шейного узла. Кольцевая мышца, суживающая зрачок, иннервируется парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва.

Реакция зрачков всегда содружественна, т.е. наступает одновременное суживание зрачка правого и левого глаза при освещении одного из них или расширение при затемнении.

Хрусталик в глазу "подвешен" на тонких радиальных нитях, которые охватывают его круговым поясом. Наружные концы этих нитей прикрепляются к ресничной мышце. Когда эта мышца расслаблена (в случае фокусировки взора на удаленном предмете), то кольцо, образуемое ее телом, имеет большой диаметр, нити, держащие хрусталик, натянуты, и его кривизна, а следовательно и преломляющая сила, минимальна. Когда же ресничная мышца напрягается (при рассматривании близко расположенного объекта), ее кольцо сужается, нити расслабляются, и хрусталик становится более выпуклым и, следовательно, более сильно преломляющим.

Приспособление глаза к ясному видению удалённых на разное расстояние предметов (т.е. свойство хрусталика менять свою преломляющую силу, а вместе с этим и фокусную точку всего глаза) называется АККОМОДАЦИЕЙ. При аккомодации происходит изменение кривизны хрусталика за счёт сокращения ресничной мышцы. Она приближается к хрусталику, ослабевают натяжения цинновой связки, которая прикрепляется к его капсуле. Капсула расслабляется, и хрусталик, переставая испытывать её давление, становится более выпуклым. Это

сопровождается увеличением преломляющей силы и перемещением точки схождения лучей, идущих от ближнего предмета, на сетчатку.

Лучи света фокусируются оптической системой глаза на особом рецепторном (воспринимающем) аппарате - сетчатой оболочке. Сетчатка глаза - передний край мозга, исключительно сложное как по своей структуре, так и по функциям образование. В сетчатке позвоночных обычно различают 10 слоев нервных элементов, связанных между собой не только структурно-морфологически, но и функционально. Главным слоем сетчатки является тонкий слой светочувствительных клеток - фоторецепторов. Они бывают двух видов: отвечающие на слабый засвет (палочки) и отвечающие на сильный засвет (колбочки). Палочек насчитывается около 130 миллионов, и они расположены по всей сетчатке, кроме самого центра. Благодаря им обнаруживаются предметы на периферии поля зрения, в том числе при низкой освещенности. Колбочек насчитывается около 7 миллионов. Они расположены главным образом в центральной зоне сетчатки, в так называемом "желтом пятне". Сетчатка здесь максимально утончается, отсутствуют все слои, кроме слоя колбочек. "Желтым пятном" человек видит лучше всего: вся световая информация, попадающая на эту область сетчатки, передается наиболее полно и без искажений. В этой области возможно лишь дневное, цветное зрение, при помощи которого воспринимаются цвета окружающего нас мира.

От каждой светочувствительной клетки отходит нервное волокно, соединяющее рецепторы с центральной нервной системой. При этом каждую колбочку соединяет свое отдельное волокно, тогда как точно такое же волокно "обслуживает" целую группу палочек.

Под воздействием световых лучей в фоторецепторах происходит фотохимическая реакция (распад зрительных пигментов), в результате которой выделяется энергия (электрический потенциал), несущая зрительную информацию. Эта энергия в виде нервного возбуждения передается в другие слои сетчатки - на клетки-биполяры, а затем на ганглиозные клетки. При этом, благодаря сложным соединениям этих клеток, происходит удаление случайных "помех" в изображении, усиливаются слабые контрасты, острее воспринимаются движущиеся предметы. Нервные волокна со всей сетчатки собираются в зрительный нерв в особой области сетчатки - "слепом пятне". Оно расположено в том месте, где зрительный нерв выходит из глаза, и все, что попадает на эту область, исчезает из поля зрения человека. Зрительные нервы правой и левой стороны перекрещиваются, причем у человека и высших обезьян перекрещиваются лишь половина волокон каждого зрительного нерва. В конечном счете вся зрительная информация в кодированном виде передается в виде импульсов по волокнам зрительного нерва в головной мозг, его высшую инстанцию - кору, где и происходит формирование зрительного образа (рис. 4).

Наименьшее расстояние от предмета до глаза, на котором этот предмет ещё ясно видим, называется ближней точкой ясного видения, а наибольшее расстояние – дальней точкой ясного видения. При расположении предмета в ближней точке аккомодация максимальна, в дальней – аккомодация отсутствует. Разность преломляющих сил глаза при максимальной аккомодации и при её покое называют силой аккомодации. За единицу оптической силы принимается оптическая сила

линзы с фокусным расстоянием 1 метр. Эта единица называется диоптрией. Для определения оптической силы линзы в диоптриях следует единицу разделить на фокусное расстояние в метрах. Величина аккомодации неодинакова у разных людей и колеблется в зависимости от возраста от 0 до 14 диоптрий.

Для ясного видения предмета необходимо, чтобы лучи каждой его точки были сфокусированы на сетчатке. Если смотреть вдаль, то близкие предметы видны неясно, расплывчато, так как лучи от ближних точек фокусируются за сетчаткой. Видеть одновременно одинаково ясно предметы, удалённые от глаза на разное расстояние, невозможно.

РЕФРАКЦИЯ (преломление лучей) отражает способность оптической системы глаза фокусировать изображение предмета на сетчатке глаза. К особенностям преломляющих свойств любого глаза относится явление *сферической аберрации*. Оно заключается в том, что лучи, проходящие через периферические участки хрусталика, преломляются сильнее, чем лучи, идущие через центральные его части (рис. 65). Поэтому центральные и периферические лучи сходятся не в одной точке. Однако эта особенность преломления не мешает ясному видению предмета, так как радужная оболочка не пропускает лучи и тем самым устраняются те из них, которые проходят через периферию хрусталика. Неодинаковое преломление лучей разной длины волны называют *хроматической аберрацией*.

Преломляющая сила оптической системы (рефракция), т. е. способность глаза преломлять, и измеряется в условных единицах — диоптриях. Диоптрия — это преломляющая сила линзы, в которой параллельные лучи после преломления собираются в фокусе на расстоянии 1 м.

Окружающий нас мир мы видим ясно, когда все отделы зрительного анализатора "работают" гармонично и без помех. Для того, чтобы изображение было резким, сетчатка, очевидно, должна находиться в заднем фокусе оптической системы глаза. Различные нарушения преломления световых лучей в оптической системе глаза, приводящие к расфокусировке изображения на сетчатке, называются АНОМАЛИЯМИ РЕФРАКЦИИ (аметропиями). К ним относятся близорукость,

дальнозоркость, возрастная дальнозоркость и астигматизм (рис. 5).

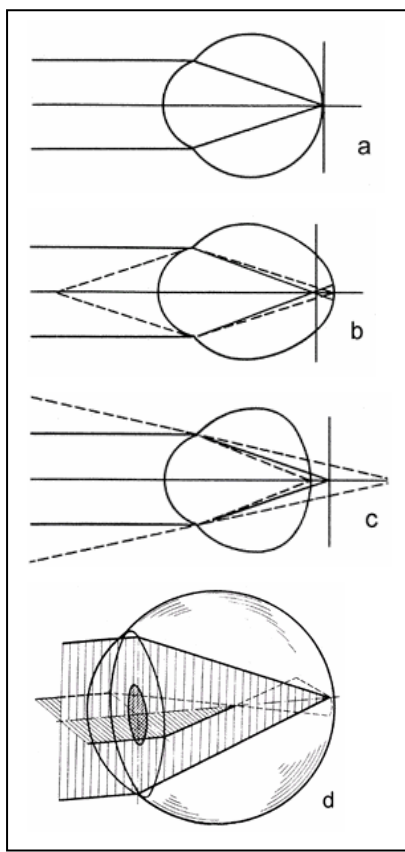
Рис.5. Ход лучей при различных видах клинической рефракции глаза

a - эметропия (норма);

b - миопия (близорукость);

c - гиперметропия (дальнозоркость);

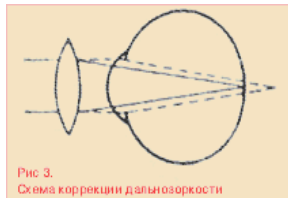
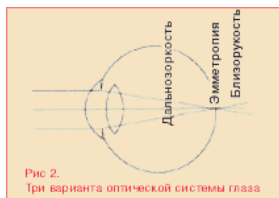
d - астигматизм.



При нормальном зрении, которое называется эмметропическим, острота зрения, т.е. максимальная способность глаза различать отдельные детали объектов, обычно достигает одной условной единицы. Это означает, что человек способен рассмотреть две отдельные точки, видимые под углом в 1 минуту.

При аномалии рефракции острота зрения всегда ниже 1. Различают три основных вида аномалии рефракции — астигматизм, близорукость (миопию) и дальнозоркость (гиперметропию).

При нарушениях рефракции возникают близорукость или дальнозоркость. Рефракция глаза изменяется с возрастом: она меньше нормальной у новорождённых, в пожилом возрасте может снова уменьшаться (так называемая старческая дальнозоркость или пресбиопия).



Астигматизм обусловлен тем, что в силу врожденных особенностей оптическая система глаза (роговица и хрусталик) неодинаково преломляет лучи в разных направлениях (по горизонтальному или по вертикальному меридиану). Иначе говоря, явление сферической аберрации у этих людей выражено значительно сильнее, чем обычно (и оно не компенсируется сужением зрачка). Так, если кривизна поверхности роговицы в вертикальном сечении больше, чем в горизонтальном, изображение на сетчатке не будет четким, независимо от расстояния до предмета.

Роговица будет иметь как бы два главных фокуса: один — для вертикального сечения, другой — для горизонтального. Поэтому лучи света, проходящие через астигматический глаз, будут фокусироваться в разных плоскостях: если горизонтальные линии предмета будут сфокусированы на сетчатке, то вертикальные — впереди нее. Ношение цилиндрических линз, подобранных с учетом реального дефекта оптической системы, в определенной степени компенсирует эту аномалию рефракции.

Близорукость и дальнозоркость обусловлены изменением длины глазного яблока. При нормальной рефракции расстояние между роговицей и центральной ямкой (желтым пятном) составляет 24,4 мм. При миопии (близорукости) продольная ось глаза больше 24,4 мм, поэтому лучи от далекого объекта фокусируются не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. Чтобы ясно видеть вдаль, необходимо перед близорукими глазами поместить вогнутые стекла, которые отодвинут сфокусированное изображение на сетчатку. В дальнозорком глазу продольная ось глаза укорочена, т.е. меньше 24,4 мм. Поэтому лучи от далекого объекта фокусируются не на сетчатке, а за ней. Этот недостаток рефракции может быть компенсирован аккомодационным усилием, т.е. увеличением выпуклости хрусталика. Поэтому дальнозоркий человек напрягает аккомодационную мышцу, рассматривая не только близкие, но и далекие объекты. При рассматривании близких объектов аккомодационные усилия дальнозорких людей недостаточны. Поэтому для чтения дальнозоркие люди должны надевать очки с двояковыпуклыми линзами, усиливающими преломление света.

Аномалии рефракции, в частности близорукость и дальнозоркость распространены и среди животных, например, у лошадей; близорукость весьма часто наблюдается у овец, особенно культурных пород.

13.4. Восприятие пространства: острота зрения, поле зрения, бинокулярное зрение.

Важными характеристиками органа зрения являются острота и поле зрения.

Остротой зрения называется максимальная способность глаза различать отдельные детали объектов. Остроту зрения определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз различает, т. е. видит отдельно, а не слитно. Нормальный глаз различает две точки, видимые под углом в 1'. Максимальную остроту зрения имеет желтое пятно. К периферии от него острота зрения намного ниже. В центре сетчатки колбочки имеют более мелкие размеры и расположены гораздо плотнее, поэтому способность к пространственному различению здесь в 4-5 раз выше, чем на периферии сетчатки. Следовательно, центральное зрение отличается более высокой остротой зрения, чем периферическое зрение. Для детального разглядывания предметов человек поворотом головы и глаз перемещает их изображение в центр сетчатки. Острота зрения измеряется при помощи специальных таблиц, которые состоят из нескольких рядов букв или незамкнутых окружностей различной величины. Острота зрения, определенная по таблице, выражается обычно в относительных величинах, причем нормальная острота принимается за единицу. Встречаются люди, обладающие сверхостротой зрения (более 2).

Острота зрения зависит не только от густоты рецепторов, но и от четкости изображения на сетчатке, т. е. от преломляющих свойств глаза, от степени аккомодации, от величины зрачка. В водной среде преломляющая сила роговицы снижается, так как ее коэффициент преломления близок к коэффициенту воды. В результате под водой острота зрения уменьшается в 200 раз.

Поле зрения называется часть пространства, видимая при неподвижном положении глаза. Для черно-белых сигналов поле зрения обычно ограничено строением костей черепа и положением в глазницах глазных яблок. Для цветных раздражителей поле зрения меньше, так как воспринимающие их колбочки находятся в центральной части сетчатки. Наименьшее поле зрения отмечается для зеленого цвета. При утомлении поле зрения уменьшается.

Если фиксировать взглядом небольшой предмет, то его изображение проецируется на желтое пятно сетчатки. В этом случае мы видим предмет центральным зрением. Его угловой размер у человека 1,5—2°. Предметы, изображения которых падают на остальные места сетчатки, воспринимаются периферическим зрением. Пространство, видимое глазом при фиксации взгляда в одной точке, называется полем зрения. Измерение границы поля зрения производят периметром. Границы поля зрения для бесцветных предметов составляют книзу 70°, вверх — 60°, внутрь — 60° и наружу — 90°. Поля зрения обоих глаз у человека частично совпадают, что имеет большое значение для восприятия глубины пространства. Поля зрения для различных цветов неодинаковы и меньше, чем для черно-белых объектов.

Бинокулярное зрение. Человек обладает бинокулярным зрением, т.е. зрением двумя глазами. Такое зрение имеет преимущество перед монокулярным зрением (одним глазом) в восприятии глубины пространства, особенно на близких расстояниях (менее 100 м). Четкость такого восприятия (глазомер) обеспечивается хорошей координацией движения обоих глаз, которые должны точно наводиться на

рассматриваемый объект. В этом случае его изображение попадает на идентичные точки сетчатки (одинаково удаленные от центра сетчатки) и человек видит одно изображение. Четкий поворот глазных яблок зависит от работы наружных мышц глаза — его глазодвигательного аппарата (четырех прямых и двух косых мышц), другими словами, от мышечного баланса глаза.

Однако идеальный мышечный баланс глаза или ортофория имеется лишь у 40% людей. Его нарушение возможно в результате утомления, действия алкоголя и пр., а также как следствие дисбаланса мышц, что приводит к нечеткости и раздвоению изображения (гетерофория). При небольших нарушениях сбалансированности мышечных усилий наблюдается небольшое скрытое (или физиологическое) косоглазие, которое в бодром состоянии человек компенсирует волевой регуляцией, а при значительных — явное косоглазие.

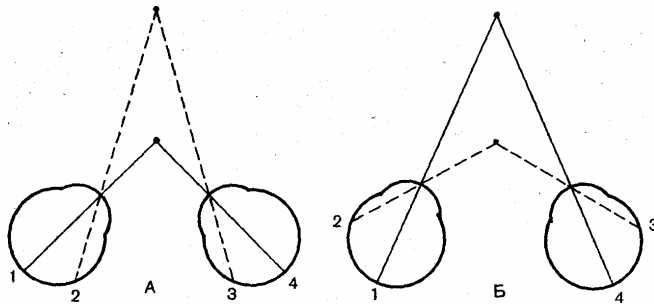
При взгляде на какой-либо предмет у человека с нормальным зрением не возникает ощущения двух предметов, хотя и имеется два изображения на двух сетчатках. Изображения всех предметов попадают на так называемые корреспондирующие, или соответственные, участки двух сетчаток, и в восприятии человека эти два изображения сливаются в одно. Надавите слегка на один глаз сбоку: немедленно начнет двоиться в глазах, потому что нарушилось соответствие сетчаток. Если же смотреть на близкий предмет, конвергируя глаза, то изображение какой-либо более отдаленной точки попадает на неидентичные (диспаратные) точки двух сетчаток. Диспарация играет большую роль в оценке расстояния и, следовательно, в видении глубины рельефа.

Для получения одного изображения в обоих глазах линии зрения сходятся в одной точке. Поэтому в зависимости от расположения предмета эти линии при взгляде на далекие предметы расходятся, а на близкие - сходятся. Такое приспособление (конвергенция) осуществляется произвольными мышцами глазного яблока (прямыми и косыми). Это приводит к получению единого стереоскопического изображения, к рельефному видению мира. Бинокулярное зрение дает возможность также определять взаимное расположение предметов в пространстве, зрительно судить об их удаленности. При рассмотрении одним глазом, т.е. при монокулярном зрении, также можно судить об отдаленности предметов, но менее точно, чем при бинокулярном зрении.

Глазодвигательный аппарат имеет важное значение в восприятии скорости движения, которую человек оценивает либо по скорости перемещения изображения по сетчатке неподвижного глаза, либо по скорости движения наружных мышц глаза при следящих движениях глаза.

Изображение, которое видит человек двумя глазами, прежде всего определяется его ведущим глазом. Ведущий глаз обладает более высокой остротой зрения, мгновенным и особенно ярким восприятием цвета, более обширным полем зрения, лучшим ощущением глубины пространства. При прицеливании воспринимается лишь то, что входит в поле зрения этого глаза. В целом, восприятие объекта в большей мере обеспечивается ведущим глазом, а восприятие окружающего фона — неведущим глазом.

Рис. 66. Ход лучей при бинокулярном зрении:
 А — фиксирование взором ближнего предмета; Б — фиксирование взором дальнего предмета; 1, 4 — идентичные точки сетчатки; 2, 3 — неидентичные (диспаратные) точки.



При бинокулярном зрении предмет виден одиночным лишь в том случае, если его изображение возникает на идентичных участках обеих сетчаток.

Идентичными точками сетчатки двух глаз называют области центральных ямок и все точки, расположенные от нее на одинаковом расстоянии и в

одном и том же направлении (рис. 66). Остальные, несовпадающие точки сетчаток называют *неидентичными*. При попадании лучей на неидентичные точки изображение предмета оказывается раздвоенным.

Чтобы лучи от предмета попали на идентичные точки, необходимо сведение осей зрения на предмете. Сведение осей зрения на предмете называют *конвергенцией*. Конвергенция осуществляется путем вращения глазных яблок, которое происходит при сокращении шести наружных глазных мышц. Все мышцы, кроме нижней косой, прикрепляются к фиброзному кольцу, расположенному вокруг отверстия, из которого выходит зрительный нерв. Наружная прямая поворачивает глазное яблоко наружу, внутренняя — внутрь, верхняя прямая — вверх и одновременно наружу, нижняя прямая — вниз и внутрь. Верхняя косая мышца поворачивает глазное яблоко вниз и наружу, нижняя косая — вверх и наружу.

Предметы, расположенные близко и далеко, нельзя одновременно отчетливо видеть. Если свести оси зрения на ближнем предмете, то дальний предмет будет при этом раздваиваться (рис. 66).

Зрение двумя глазами значительно облегчает восприятие пространства и глубины расположения предмета. Оценка расстояния до предмета может быть произведена и одним глазом. При рассматривании ближних предметов напрягается ресничная мышца; чем ближе предмет, тем сильнее ее напряжение. Степень напряжения мышцы дает представление о расстоянии до предмета. Способствует оценке расстояний также и то, что близкие предметы дают большее изображение на сетчатке, чем далекие. Однако наиболее точная оценка расстояния до тех или иных предметов пространства осуществляется при зрении двумя глазами. Чем ближе расположен предмет, тем сильнее должны быть повернуты глазные яблоки для сведения на нем осей зрения. Степень сокращения соответствующих мышц дает представление об удаленности предмета от глаза.

Зрение двумя глазами способствует определению формы предмета, его объема. При рассматривании предмета одна часть лучей, идущих от него, попадает на идентичные участки сетчаток, а другая — на неидентичные, но смещенные относительно друг друга на очень небольшое расстояние. Поэтому при рассматривании предмета поочередно то одним, то другим глазом мы видим его неодинаково: часть деталей видима и одним и другим глазом, часть только правым или только левым. Это дает представление об объемности предмета.

13.5. Восприятие зрительных раздражителей. Цветное зрение. Световая и темновая адаптация.

Зрительное ощущение - индивидуальное восприятие зрительного раздражителя, возникающее при попадании прямых и отраженных от предметов лучей света, достигающих определенной пороговой интенсивности. Реальный зрительный объект, находящийся в поле зрения, вызывает комплекс ощущений, интеграция которых формирует восприятие объекта.

Восприятие зрительных раздражителей. Восприятие света осуществляется с участием фоторецепторов, или нейросенсорных клеток, которые относятся ко вторичночувствующим рецепторам. Это означает, что они представляют собой специализированные клетки, передающие информацию о квантах света на нейроны сетчатки, в том числе вначале на биполярные нейроны, затем на ганглиозные клетки, аксоны которых составляют волокна зрительного нерва; информация затем поступает на нейроны подкорковых (таламус и передние бугры четверохолмия) и корковых центров (первичное проекционное поле 17, вторичные проекционные поля 18 и 19) зрения. Кроме того, в процессах передачи и переработки информации в сетчатке участвуют также горизонтальные и амакриновые клетки. Все нейроны сетчатки образуют нервный аппарат глаза, который не только передает информацию в зрительные центры мозга, но и участвует в ее анализе и переработке. Поэтому сетчатку называют частью мозга, вынесенной на периферию.

Более 100 лет назад на основании морфологических признаков Макс Шультце разделил фоторецепторы на два типа — палочки (длинные тонкие клетки, имеющие цилиндрический наружный сегмент и равный ему по диаметру внутренний) и колбочки (обладающие более коротким и толстым внутренним сегментом). Он обратил внимание на то, что у ночных животных (летучая мышь, сова, крот, кошка, еж) в сетчатке преобладали палочки, а у дневных (голуби, куры, ящерицы) — колбочки. На основании этих данных Шультце предложил теорию двойственности зрения, согласно которой палочки обеспечивают скотопическое зрение, или зрение при низком уровне освещенности, а колбочки реализуют фотопическое зрение и работают при более ярком освещении. Следует, однако, отметить, что кошки прекрасно видят днем, а содержащиеся в неволе ежи легко приспосабливаются к дневному образу жизни; змеи, в сетчатке которых находятся главным образом колбочки, хорошо ориентируются в сумерках.

Морфологические особенности палочек и колбочек. В сетчатке человека в каждом глазу содержится около 110-123 млн. палочек и примерно 6-7 млн. колбочек, т.е. 130 млн. фоторецепторов. В области желтого пятна имеются главным образом колбочки, а на периферии — палочки.

Построение изображения. Глаз имеет несколько преломляющих сред: роговицу, жидкость передней и задней камер глаза, хрусталик и стекловидное тело. *Построение изображения* в такой системе очень сложно, ибо каждая преломляющая среда имеет свой радиус кривизны и показатель преломления. Специальные расчеты показали, что можно пользоваться упрощенной моделью — *редуцированным глазом* и считать, что имеется только одна преломляющая поверхность — роговица и одна *узловая точка* (через нее луч пролетит без преломления), находящаяся на расстоянии 17 мм спереди от сетчатки (рис. 60).

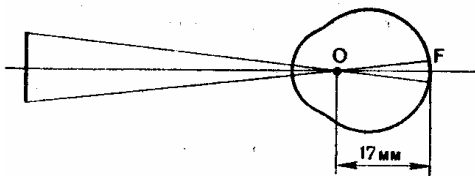


Рис. 60. Расположение узловой точки

и заднего фокуса глаза.

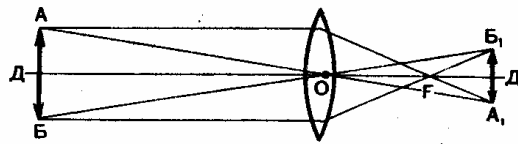


Рис. 61. Построение изображения

Для построения изображения предмета AB из каждой ограничивающей его точки берется два луча: один луч после преломления проходит через фокус, а второй идет без преломления через узловую точку (рис. 61). Место схождения этих лучей дает изображение точек A и B — точки A_1 и B_2 и соответственно предмет A_1B_1 . Изображение получается действительным, обратным и уменьшенным. Зная расстояние от предмета до глаза OD , величин предмета AB и расстояние от узловой точки до сетчатки (17 мм), можно вычислить величину изображения. Для этого из подобия треугольников AOB и A_1B_1O выводится равенство отношений:

$$\frac{AB}{OD} = \frac{A_1B_1}{O_1D_1}.$$

Отсюда легко найти A_1B_1 , которое будет равно:

$$A_1B_1 = \frac{AB \times OD_1}{OD}$$

Преломляющую силу глаза выражают в *диоптриях*. Преломляющей силой в одну диоптрию обладает линза с фокусным расстоянием в 1 м. Для определения преломляющей силы линзы в диоптриях следует единицу разделить на фокусное расстояние в центрах. *Фокус* — это точка схождения после преломления параллельно падающих на линзу лучей. *Фокусным расстоянием* называют расстояние от центра линзы (для глаза от узловой точки) до фокуса.

Глаз человека установлен на рассматривание дальних предметов: параллельные лучи, идущие от сильно удаленной светящейся точки, сходятся на сетчатке, и, следовательно, на ней находится фокус. Поэтому расстояние OF от сетчатки до узловой точки O является для глаза фокусным расстоянием. Если принять его равным 17 мм, то преломляющая сила глаза будет равна:

$$\frac{1}{F} = \frac{1}{0,017} \approx 59 \text{ диоптриям (Д)}.$$

Цветовое зрение. Большинство людей способно различать основные цвета и их многочисленные оттенки. Это объясняется воздействием на фоторецепторы различных по длине волны электромагнитных колебаний, в том числе дающих ощущение фиолетового цвета (397-424 нм), синего (435 нм), зеленого (546 нм), желтого (589 нм) и красного (671-700 нм). Сегодня ни у кого не вызывает сомнения, что для нормального цветового зрения человека любой заданный цветовой тон может быть получен путем аддитивного смешения 3 основных цветовых тонов — красного (700 нм), зеленого (546 нм) и синего (435 нм). Белый цвет дает смешение лучей всех цветов, либо смешение трех основных цветов (красного, зеленого и

синего), либо при смешении двух так называемых парных дополнительных цветов: красного и синего, желтого и синего.

Световые лучи с длиной волны от 0,4 до 0,8 мкм, вызывая возбуждение в колбочках сетчатки, обуславливают возникновение ощущения цветности предмета. Ощущение красного цвета возникает при действии лучей с наибольшей длиной волны, фиолетового — с наименьшей.

В сетчатке имеются три типа колбочек, реагирующих по-разному на красный, зеленый и фиолетовый цвет. Одни колбочки реагируют главным образом на красный цвет, другие — на зеленый, третьи — на фиолетовый. Эти три цвета были названы основными. Запись потенциалов действия от одиночных ганглиозных клеток сетчатки показала, что при освещении глаза лучами различной длины волны возбуждение в одних клетках — *доминаторах* — возникает при действии любого цвета, в других — *модуляторах* — только на определенную длину волны. При этом было выделено 7 различных модуляторов, реагирующих на длину волны от 0,4 до 0,6 мкм.

Оптическим смешением основных цветов можно получить все остальные цвета спектра и все оттенки. Иногда наблюдаются нарушения цветовосприятия, в связи, с чем человек не различает тех или иных цветов. Такое отклонение отмечается у 8% мужчин и у 0,5% женщин. Человек может не различать один, два, а в более редких случаях все три основных цвета, так что вся окружающая среда воспринимается в серых тонах.

Адаптация. Чувствительность фоторецепторов сетчатки к действию световых раздражителей чрезвычайно высока. Одна палочка сетчатки может быть возбуждена при действии 1—2 квантов света. Чувствительность может меняться при изменении освещенности. В темноте она повышается, а на свету — уменьшается.

Повышение чувствительности глаза в темноте называют **темновой адаптацией**, а понижение ее на свету — **световой адаптацией**.

Темновая адаптация, т.е. значительное повышение чувствительности глаза наблюдается при переходе из светлого помещения в темное. В первые десять минут пребывания в темноте чувствительность глаза к свету увеличивается в десятки раз, а затем в течение часа — в десятки тысяч раз. В основе темновой адаптации лежат два основных процесса — восстановление зрительных пигментов и увеличение площади рецептивного поля. В первое время происходит восстановление зрительных пигментов колбочек, что, однако, не приводит к большим изменениям чувствительности глаза, так как абсолютная чувствительность колбочкового аппарата невелика. К концу первого часа пребывания в темноте восстанавливается родопсин палочек, что в 100000-200000 раз повышает чувствительность палочек к свету (и, следовательно, повышает периферическое зрение). Кроме того, в темноте вследствие ослабления или снятия латерального торможения (в этом процессе принимают участие нейроны подкорковых и корковых центров зрения), существенно увеличивается площадь возбуждательного центра рецептивного поля ганглиозной клетки (при этом возрастает конвергенция фоторецепторов на биполярные нейроны, а биполярных нейронов — на ганглиозную клетку). В результате этих событий за счет пространственной суммации на периферии сетчатки световая чувствительность в темноте возрастает, но при этом снижается острота зрения. Активация

симпатической нервной системы и рост продукции катехоламинов повышают скорость темновой адаптации.

Опыты показали, что адаптация зависит от влияний, приходящих из центральной нервной системы. Так, освещение одного глаза вызывает падение чувствительности к свету второго глаза, не подвергавшегося освещению. Предполагают, что импульсы, приходящие из центральной нервной системы, вызывают изменение числа функционирующих горизонтальных клеток. При увеличении их количества возрастает число фоторецепторов, соединенных с одной ганглиозной клеткой, т. е. возрастает рецептивное поле. Это и обеспечивает реакцию при меньшей интенсивности светового раздражения. При увеличении освещенности число возбужденных горизонтальных клеток уменьшается, что сопровождается падением чувствительности.

При переходе от темноты к свету наступает временное ослепление, затем чувствительность глаза постепенно снижается, т.е. происходит световая адаптация. Она связана, главным образом, с уменьшением площади рецептивных полей сетчатки.

Лекция 14. «Слуховая сенсорная система, её морфо-функциональная организация»

14.1. Схема слухового анализатора.

14.2. Строение и функции наружного и среднего уха. Костная передача звуков. Бинауральный слух.

14.3. Внутреннее ухо. Строение улитки. Микроструктура Кортиева органа. Проведение звуковых колебаний в улитке.

14.4. Механизм рецепции звуков разной частоты. Электрические явления в улитке. Теории слуха.

14.1. Схема слухового анализатора.

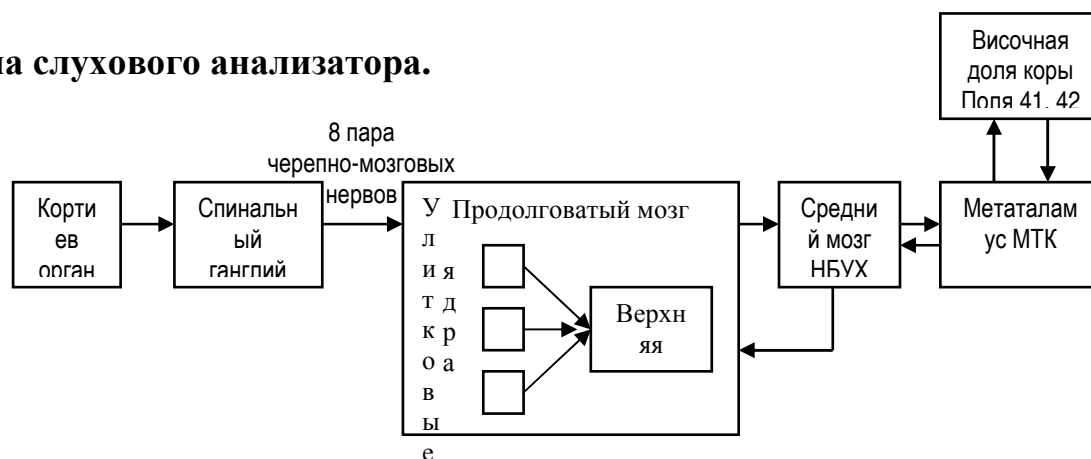
Слух представляет собой функцию организма, благодаря которой происходит восприятие звуковых сигналов (звуковых излучений) внешней среды (главным образом, колебания воздуха с разной частотой и силой), в том числе речевых сигналов. Эта функция реализуется с участием слухового анализатора — важнейшего компонента сенсорной системы, который прошел сложный путь эволюции.

Слуховая сенсорная система представляет собой совокупность механических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих звуковые колебания. С помощью слуховой системы человек ориентируется в звуковых сигналах окружающей среды, формирует соответствующие поведенческие реакции. Способность восприятия человеком разговорной и вокальной речи, музыкальных произведений делает слуховой анализатор необходимым компонентом средств общения, познания, приспособления.

Звуковые колебания обладают двумя переменными параметрами: частотой и амплитудой. В самом общем виде звуки делят на тоны и шумы. Тоны — это гармоничные колебания. Шумы состоят из частот, не находящихся в гармоничных отношениях. Анализ частот звука — одна из важнейших функций слуховой системы.

Слуховая система — одна из важнейших дистантных сенсорных систем человека в связи с возникновением у него речи как средства межличностного общения. Акустические (звуковые) сигналы представляют собой колебания воздуха с разной частотой и силой. Они возбуждают слуховые рецепторы, находящиеся в улитке внутреннего уха. Рецепторы активируют первые слуховые нейроны, после чего сенсорная информация передается в слуховую область коры большого мозга через ряд последовательных отделов, которых особенно много в слуховой системе.

Схема слухового анализатора.



Слуховая сенсорная система состоит из следующих разделов:

- периферический отдел, который представляет собой сложный специализированный орган, состоящий из наружного, среднего и внутреннего уха;
- проводниковый отдел — первый нейрон проводникового отдела, находящийся в спиральном узле улитки, получает возбуждение от рецепторов внутреннего уха, отсюда информация поступает по его волокнам, т. е. по слуховому нерву (входящему в 8 пар черепно-мозговых нервов) ко второму нейрону в продолговатом мозге и после перекреста часть волокон идет к третьему нейрону в заднем двухолмии среднего мозга, а часть к ядрам промежуточного мозга — внутреннему коленчатому телу;
- корковый отдел — представлен четвертым нейроном, который находится в первичном (проекционном) слуховом поле и височной области коры больших полушарий и обеспечивает возникновение ощущения, а более сложная обработка звуковой информации происходит в расположенном рядом вторичном слуховом поле, отвечающем за формирование восприятия и опознание информации. Полученные сведения поступают в третичное поле нижнетеменной зоны, где интегрируются с другими формами информации



14.2. Строение и функции наружного и среднего уха. Костная передача звуков. Бинауральный слух.

Периферическая часть слухового анализатора морфологически объединена у человека с периферической частью вестибулярного анализатора, и морфологи эту структуру называют органелуха и равновесия (*organum vestibulo-cochleare*). В нем выделяют три отдела:

- наружное ухо (наружный слуховой проход, ушная раковина с мышцами и связками);
- среднее ухо (барабанная полость, сосцевидные придатки, слуховая труба)
- внутреннее ухо (перепончатый лабиринт, располагающийся в костном лабиринте внутри пирамиды височной кости).

1. Наружное ухо концентрирует звуковые колебания и направляет их в наружное слуховое отверстие.

2. В слуховой канал проводит звуковые колебания к барабанной перепонке

3. Барабанная перепонка - это мембрана, которая вибрирует под действием звука.
4. Молоточек своей рукояткой прикреплен к центру барабанной перепонки при помощи связок, а его головка соединяется с наковальней (5), которая, в свою очередь, прикреплена к стремени (6).

Крошечные мышцы способствуют передаче звука, регулируя движение этих косточек.

7. Евстахиева (или слуховая) труба соединяет среднее ухо с носоглоткой. При изменении давления окружающего воздуха давление по обе стороны барабанной перепонки выравнивается через слуховую трубу.

8. Вестибулярная система. Вестибулярная система в нашем ухе - это часть системы поддержания равновесия тела. Сенсорные ячейки предоставляют информацию о положении и движении нашей головы.

9. Улитка - это непосредственно орган слуха, связанный со слуховым нервом. Название улитки определяется ее спирально извитой формой. Это костный канал, образующий два с половиной витка спирали и заполненный жидкостью. Анатомия улитки уха очень сложна, некоторые ее функции до сих пор неисследованы.

Кортиев орган состоит из ряда чувствительных, снабженных волосками клеток (12), которые покрывают базилярную мембрану (13). Звуковые волны улавливаются волосковыми клетками и преобразуются в электрические импульсы. Далее эти электрические импульсы передаются по слуховому нерву (11) в головной мозг. Слуховой нерв состоит из тысяч тончайших нервных волокон. Каждое волокно начинается от определенного участка улитки и передает определенную звуковую частоту. Низкочастотные звуки, передаются по волокнам, исходящим из верхушки улитки (14), а высокочастотные - по волокнам, связанным с ее основанием. Таким образом, функцией внутреннего уха является преобразование механических колебаний в электрические, так как мозг может воспринимать только электрические сигналы.

НАРУЖНОЕ УХО является звукоулавливающим аппаратом. Наружный слуховой проход проводит звуковые колебания к барабанной перепонке. Барабанная перепонка, отделяющая наружное ухо от барабанной полости, или среднего уха, представляет собой тонкую (0,1 мм) перегородку, имеющую форму направленной внутрь воронки. Перепонка колеблется при действии звуковых колебаний, пришедших к ней через наружный слуховой проход.

Звуковые колебания улавливаются ушными раковинами (у животных они могут поворачиваться к источнику звука) и передаются по наружному слуховому проходу к барабанной перепонке, которая отделяет наружное ухо от среднего. Улавливание звука и весь процесс слушания двумя ушами — так называемый бинауральный слух — имеет значение для определения направления звука. Звуковые колебания, идущие сбоку, доходят до ближайшего уха на несколько десятитысячных долей секунды (0.0006 с) раньше, чем до другого. Этой ничтожной разницы во времени прихода звука к обоим ушам достаточно, чтобы определить его направление.

СРЕДНЕЕ УХО является звукопроводящим аппаратом. Оно представляет собой воздушную полость, которая через слуховую (Евстахиеву) трубу соединяется

с полостью носоглотки. Колебания от барабанной перепонки через среднее ухо передают соединенные друг с другом 3 слуховые косточки — молоточек, наковальня и стремячко, а последнее через перепонку овального окна передает эти колебания жидкости, находящейся во внутреннем ухе, — перилимфе.

Благодаря особенностям геометрии слуховых косточек стремечку передаются колебания барабанной перепонки уменьшенной амплитуды, но увеличенной силы. Кроме того, поверхность стремечка в 22 раза меньше барабанной перепонки, что во столько же раз усиливает его давление на мембрану овального окна. В результате этого даже слабые звуковые волны, действующие на барабанную перепонку, способны преодолеть сопротивление мембраны овального окна преддверия и привести к колебаниям жидкости в улитке.

При сильных звуках специальные мышцы уменьшают подвижность барабанной перепонки и слуховых косточек, адаптируя слуховой аппарат к таким изменениям раздражителя и предохраняя внутреннее ухо от разрушения.

Благодаря соединению через слуховую трубу воздушной полости среднего уха с полостью носоглотки возникает возможность выравнивания давления по обе стороны барабанной перепонки, что предотвращает ее разрыв при значительных изменениях давления во внешней среде — при погружениях под воду, подъемах на высоту, выстрелах и пр. Это барофункция уха.

В среднем ухе расположены две мышцы: напрягающая барабанную перепонку и стремечная. Первая из них, сокращаясь, усиливает натяжение барабанной перепонки и тем самым ограничивает амплитуду ее колебаний при сильных звуках, а вторая фиксирует стремечко и тем самым ограничивает его движения. Рефлекторное сокращение этих мышц наступает через 10 мс после начала сильного звука и зависит от его амплитуды. Этим внутреннее ухо автоматически предохраняется от перегрузок. При мгновенных сильных раздражениях (удары, взрывы и т. д.) этот защитный механизм не успевает сработать, что может привести к нарушениям слуха (например, у взрывников и артиллеристов).

ВНУТРЕННЕЕ УХО является звуковоспринимающим аппаратом. Оно расположено в пирамидке височной кости и содержит улитку, которая у человека образует 2.5 спиральных витка. Улитковый канал разделен двумя перегородками основной мембраной и вестибулярной мембраной на 3 узких хода: верхний (вестибулярная лестница), средний (перепончатый канал) и нижний (барабанная лестница). На вершине улитки имеется отверстие, соединяющее верхний и нижний каналы в единый, идущий от овального окна к вершине улитки и далее к круглому окну. Полость его заполнена жидкостью — пери-лимфой, а полость среднего перепончатого канала заполнена жидкостью иного состава — эндолимфой. В среднем канале расположен звуковоспринимающий аппарат — Кортиев орган, в котором находятся механорецепторы звуковых колебаний — волосковые клетки.

Основным путем доставки звуков к уху является воздушный. Подошедший звук колеблет барабанную перепонку, и далее через цепь слуховых косточек колебания передаются на овальное окно. Одновременно возникают и колебания воздуха барабанной полости, которые передаются на мембрану круглого окна.

Другим путем доставки звуков к улитке является тканевая или костная проводимость. При этом звук непосредственно действует на поверхность черепа,

вызывая его колебания. **Костный путь передачи звуков** приобретает большое значение, если вибрирующий предмет (например, ножка камертона) соприкасается с черепом, а также при заболеваниях системы среднего уха, когда нарушается передача звуков через цепь слуховых косточек. Кроме воздушного пути, проведения звуковых волн существует тканевый, или костный, путь.

Под влиянием воздушных звуковых колебаний, а также при соприкосновении вибраторов (например, костного телефона или костного камертона) с покровами головы кости черепа приходят в колебание (начинает колебаться и костный лабиринт). На основании последних данных (Бекеши — Bekesy и др.) можно допустить, что звуки, распространяющиеся по костям черепа, только в том случае возбуждают кортиева орган, если они, аналогично воздушным волнам, вызывают выгибание определенного участка основной мембраны.

Способность костей черепа проводить звук объясняет, почему самому человеку его голос, записанный на магнитофонную пленку, при воспроизведении записи кажется чужим, в то время как другие его легко узнают. Дело в том, что магнитофонная запись воспроизводит ваш голос не полностью. Обычно, разговаривая, вы слышите не только те звуки, которые слышат и ваши собеседники (т. е. те звуки, которые воспринимаются благодаря воздушно-жидкостной проводимости), но и те низкочастотные звуки, проводником которых являются кости вашего черепа. Однако слушая магнитофонную запись собственного голоса, вы слышите только то, что можно было записать, — звуки, проводником которых является воздух.

Бинауральный слух. Человек и животные обладают пространственным слухом, т. е. способностью определять положение источника звука в пространстве. Это свойство основано на наличии бинаурального слуха, или слушания двумя ушами. Для него важно и наличие двух симметричных половин на всех уровнях слуховой системы. Острота бинаурального слуха у человека очень высока: положение источника звука определяется с точностью до 1 углового градуса. Основой этого служит способность нейронов слуховой системы оценивать интерауральные (межушные) различия времени прихода звука на правое и левое ухо и интенсивности звука на каждом ухе. Если источник звука находится в стороне от средней линии головы, звуковая волна приходит на одно ухо несколько раньше и имеет большую силу, чем на другом ухе. Оценка удаленности источника звука от организма связана с ослаблением звука и изменением его тембра.

При раздельной стимуляции правого и левого уха через наушники задержка между звуками уже в 11 мкс или различие в интенсивности двух звуков на 1 дБ приводят к кажущемуся сдвигу локализации источника звука от средней линии в сторону более раннего или более сильного звука. В слуховых центрах есть нейроны с острой настройкой на определенный диапазон интерауральных различий по времени и интенсивности. Найдены также клетки, реагирующие лишь на определенное направление движения источника звука в пространстве.

14.3. Внутреннее ухо. Строение улитки. Микроструктура Кортиева органа. Проведение звуковых колебаний в улитке.



Внутреннее ухо содержит рецепторный аппарат двух анализаторов: вестибулярного (преддверие и полукружные каналы) и слухового, к которому относится улитка с кортиевым органом.

Костная полость внутреннего уха, содержащая большое число камер и проходов между ними, называется лабиринтом. Он состоит из двух частей: костного лабиринта и перепончатого

лабиринта. Костный лабиринт – это ряд полостей, расположенных в плотной части височной кости; в нем различают три составляющие: полукружные каналы – один из источников нервных импульсов, отражающих положение тела в пространстве; преддверие; и улитку – орган слуха.

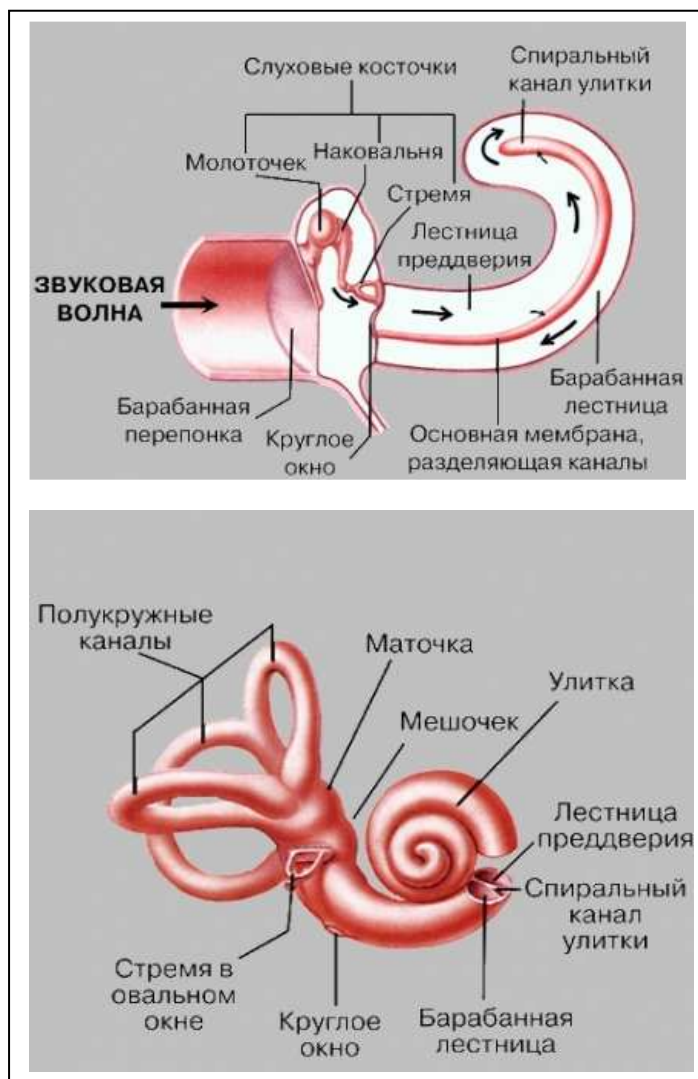
Перепончатый лабиринт заключен внутри костного лабиринта. Он наполнен жидкостью, эндолимфой, и окружен другой жидкостью – перилимфой, которая отделяет его от костного лабиринта. Перепончатый лабиринт, как и костный, состоит из трех основных частей. Первая соответствует по конфигурации трем полукружным каналам. Вторая делит костное преддверие на два отдела: маточку и мешочек. Удлиненная третья часть образует среднюю (улиточную) лестницу (спиральный канал), повторяющую изгибы улитки (см. ниже раздел УЛИТКА).

Полукружные каналы. Их всего шесть – по три в каждом ухе. Они имеют дугообразную форму и начинаются и кончаются в маточке. Три полукружных канала каждого уха расположены под прямыми углами друг к другу, один горизонтально, а два вертикально. Каждый канал имеет на одном конце расширение – ампулу. Шесть каналов расположены таким образом, что для каждого существует противолежащий ему канал в той же плоскости, но в другом ухе, однако их ампулы расположены на взаимнопротивоположных концах.

Улитка и кортиев орган. Название улитки определяется ее спирально извитой формой. Это костный канал, образующий два с половиной витка спирали и заполненный жидкостью. Завитки идут вокруг горизонтально лежащего стержня – веретена, вокруг которого наподобие винта закручена костная спиральная пластинка, пронизанная тонкими каналцами, где проходят волокна улитковой части преддверно-улиткового нерва — VIII пары черепно-мозговых нервов. Внутри, на одной стенке спирального канала по всей его длине расположен костный выступ. Две плоские мембраны идут от этого выступа к противоположной стенке так, что улитка по всей длине делится на три параллельных канала. Два наружных называются лестницей преддверия и барабанной лестницей, они сообщаются между собой у верхушки улитки. Центральный, т.н. спиральный, канал улитки,

оканчивается слепо, а начало его сообщается с мешочком. Спиральный канал заполнен эндолимфой, лестница преддверия и барабанная лестница – перилимфой. Перилимфа имеет высокую концентрацию ионов натрия, тогда как эндолимфа – высокую концентрацию ионов калия. Важнейшей функцией эндолимфы, которая заряжена положительно по отношению к перилимфе, является создание на разделяющей их мембране электрического потенциала, обеспечивающего энергией процесс усиления входящих звуковых сигналов.

Лестница преддверия начинается в сферической полости – преддверии, лежащем в основании улитки. Один конец лестницы через овальное окно (окно преддверия) соприкасается с внутренней стенкой заполненной воздухом полости среднего уха. Барабанная лестница сообщается со средним ухом с помощью круглого окна (окна улитки). Жидкость не может проходить через эти окна, так как овальное окно закрыто основанием стремени, а круглое – тонкой мембраной, отделяющей его от среднего уха. Спиральный канал улитки отделяется от барабанной лестницы т.н. основной (базиллярной) мембраной, которая напоминает струнный инструмент в миниатюре. Она содержит ряд параллельных волокон различной длины и толщины, натянутых поперек спирального канала, причем волокна у основания спирального канала короткие и тонкие. Они постепенно удлиняются и утолщаются к концу улитки, как струны арфы. Мембрана покрыта рядами чувствительных, снабженных волосками клеток, составляющих т.н. кортиева орган, который выполняет высокоспециализированную функцию – превращает колебания основной мембраны в нервные импульсы. Волосковые клетки связаны с окончаниями нервных волокон, по выходе из кортиева органа образующих слуховой нерв (улитковую ветвь преддверно-улиткового нерва).



Перепончатый улитковый лабиринт, или проток, имеет вид слепого преддверного выпячивания, находящегося в костной улитке и слепо заканчивающегося на ее вершукке. Он заполнен эндолимфой и представляет собой соединительно-тканый мешок длиной около 35 мм. Улитковый проток разделяет костный спиральный канал на три части, занимая среднюю из них — средняя лестница (*scala media*), или улитковый ход, или улиточный канал. Верхняя часть — это лестница преддверия (*scala vestibuli*), или вестибулярная лестница, нижняя — барабанная, или тимпанальная, лестница (*scala tympani*). В них находится пери-лимфа. В области купола улитки обе лестницы сообщаются между собой через отверстие улитки (геликотрему). Барабанная лестница простирается до основания улитки, где она заканчивается у круглого окна

улитки, закрытого вторичной барабанной перепонкой. Лестница преддверия сообщается с перилимфатическим пространством преддверия. Следует отметить, что перилимфа по своему составу напоминает плазму крови и цереброспинальную жидкость; в ней преобладает содержание натрия. Эндолимфа отличается от перилимфы более высокой (в 100 раз) концентрацией ионов калия и более низкой (в 10 раз) концентрацией ионов натрия; по своему химическому составу она напоминает внутриклеточную жидкость. По отношению к пери-лимфе она заряжена положительно.

Улитковый проток на поперечном разрезе имеет треугольную форму. Верхняя — преддверная стенка улиткового протока, обращенная к лестнице преддверия, образована тонкой преддверной (рейсснеровой) мембраной (*membrana vestibularis*), которая изнутри покрыта однослойным плоским эпителием, а снаружи — эндотелием. Между ними расположена тонкофибриллярная соединительная ткань. Наружная стенка срастается с надкостницей наружной стенки костной улитки и представлена спиральной связкой, которая имеется во всех завитках улитки. На связке расположена сосудистая полоска (*stria vascularis*), богатая капиллярами и покрытая кубическими клетками, которые продуцируют эндолимфу. Нижняя — барабанная стенка, обращенная к барабанной лестнице, устроена наиболее сложно. Она представлена базилярной мембраной, или пластинкой (*lamina basilaris*), на которой располагается спиральный, или кортиев орган, осуществляющий восприятие звуков. Плотная и упругая базилярная пластинка, или основная мембрана, одним концом прикрепляется к спиральной костной пластинке, противоположным — к спиральной связке. Мембрана образована тонкими слабо натянутыми радиальными коллагеновыми волокнами (около 24 тыс.), длина которых возрастает от основания улитки к ее вершине — вблизи овального окна ширина базилярной мембраны составляет 0,04 мм, а затем по направлению к вершине улитки, постепенно расширяясь, она достигает в конце 0,5 мм (т.е. базилярная мембрана расширяется там, где улитка сужается). Волокна состоят из тонких анастомозирующих между собой фибрилл. Слабое натяжение волокон базилярной мембраны создает условия для их колебательных движений.

Собственно орган слуха — кортиев орган — находится в костной улитке. Кортиев орган — рецепторная часть слухового анализатора, расположенная внутри перепончатого лабиринта. В процессе эволюции возникает на основе структур боковых органов. Воспринимает колебания волокон, расположенных в канале внутреннего уха, и передаёт в слуховую зону коры больших полушарий, где и формируются звуковые сигналы. В Кортиевом органе начинается первичное формирование анализа звуковых сигналов.

Расположение. Кортиев орган располагается в спирально завитом костном канале внутреннего уха — улитковом ходе, заполненном эндолимфой и перилимфой. Верхняя стенка хода прилегает к т. н. лестнице преддверия и называется рейсснеровой перепонкой; нижняя стенка, граничащая с т. н. барабанной лестницей, образована основной перепонкой, прикрепляющейся к спиральной костной пластинке. Кортиев орган представлен опорными, или поддерживающими, клетками, и рецепторными клетками, или фонорецепторами. Выделяют два типа опорных и два типа рецепторных клеток — наружные и внутренние.

Наружные опорные клетки лежат дальше от края спиральной костной пластинки, а внутренние — ближе к нему. Оба вида опорных клеток сходятся под

острым углом друг к другу и образуют канал треугольной формы — внутренний (кортиев) туннель, заполненный эндо-лимфой, который проходит спирально вдоль всего кортиева органа. В туннеле расположены безмиелиновые нервные волокна, идущие от нейронов спирального ганглия.

Фонорецепторы лежат на опорных клетках. Они представляют собой вторично-чувствующие рецепторы (механорецепторы), трансформирующие механические колебания в электрические потенциалы. Фонорецепторы (на основании их отношения к кортиеву туннелю) подразделяются на внутренние (колбообразной формы) и наружные (цилиндрической формы), которые отделены друг от друга кортиевыми дугами. Внутренние волосковые клетки располагаются в один ряд; их общее число по всей длине перепончатого канала достигает 3500. Наружные волосковые клетки располагаются в 3-4 ряда; их общее число достигает 12000-20000. Каждая волосковая клетка имеет удлинненную форму; один ее полюс приближен к основной мембране, второй находится в полости перепончатого канала улитки. На конце этого полюса есть волоски, или стереоцилии (до 100 в клетке). Волоски рецепторных клеток омываются эндолимфой и контактируют с покровной, или текториальной, мембраной (*membrana tectoria*), которая по всему ходу перепончатого канала расположена над волосковыми клетками. Эта мембрана имеет желеобразную консистенцию, один край которой прикрепляется к костной спиральной пластинке, а другой свободно оканчивается в полости улиткового протока чуть дальше наружных рецепторных клеток.

Все фонорецепторы, независимо от локализации, синаптически связаны с 32000 дендритов биполярных чувствительных клеток, находящихся в спиральном нервном ганглии улитки. Эти первые нейроны слухового пути, аксоны которых образуют улитковую (кохлеарную) часть VIII пары черепно-мозговых нервов; они передают сигналы на кохлеарные ядра продолговатого мозга. При этом сигналы от каждой внутренней волосковой клетки передаются на биполярные клетки одновременно по нескольким волокнам (вероятно, это повышает надежность передачи информации), в то время как сигналы от нескольких наружных волосковых клеток конвергируют на одном волокне. Поэтому около 95% волокон слухового нерва несет информацию в продолговатый мозг от внутренних волосковых клеток (хотя их количество не превышает 3500), а 5% волокон передают информацию от наружных волосковых клеток, число которых достигает 12000-20000. Эти данные подчеркивают огромную физиологическую значимость внутренних волосковых клеток в рецепции звуков.

К волосковым клеткам подходят и эфферентные волокна — аксоны нейронов верхней оливы. Волокна, приходящие к внутренним волосковым клеткам, оканчиваются не на самих этих клетках, а на афферентных волокнах. Предполагается, что они оказывают тормозное воздействие на передачу слухового сигнала, способствуя обострению частотного разрешения. Волокна, приходящие к наружным волосковым клеткам, воздействуют на них непосредственно и за счет изменения их длины, меняют их фоновую чувствительность. Таким образом, с помощью эфферентных оливо-кохлеарных волокон (волокон пучка Расмуссена) высшие акустические центры регулируют чувствительность фонорецепторов и поток афферентных импульсов от них к мозговым центрам.

Проведение звуковых колебаний в улитке. Восприятие звука осуществляется с участием фонорецепторов. Их возбуждение под влиянием звуковой волны приводит

к генерации рецепторного потенциала, который вызывает возбуждение дендритов биполярного нейрона спирального ганглия. Но каким образом осуществляется кодирование частоты и силы звука? Это один из наиболее сложных вопросов физиологии слухового анализатора.

Современное представление о кодировании частоты и силы звука сводится к следующему. Звуковая волна, воздействуя на систему слуховых косточек среднего уха, приводит в колебательное движение мембрану овального окна преддверия, которая, прогибаясь, вызывает волнообразные перемещения перилимфы верхнего и нижнего каналов, которые постепенно затухают по направлению к вершине улитки. Поскольку все жидкости несжимаемы, колебания эти были бы невозможны, если бы не мембрана круглого окна, которая выпячивается при надавливании основания стремечка на овальное окно и принимает исходное положение при прекращении давления. Колебания перилимфы передаются на вестибулярную мембрану, а также на полость среднего канала, приводя в движение эндолимфу и базилярную мембрану (вестибулярная мембрана очень тонкая, поэтому жидкость в верхнем и среднем каналах колеблется так, как будто оба канала едины). При действии на ухо звуков низкой частоты (до 1000 Гц) происходит смещение базилярной мембраны на всем ее протяжении от основания до верхушки улитки. При увеличении частоты звукового сигнала происходит перемещение укороченного по длине колеблющегося столба жидкости ближе к овальному окну, к наиболее жесткому и упругому участку базилярной мембраны. Деформируясь, базилярная мембрана смещает волоски волосковых клеток относительно текториальной мембраны. В результате такого смещения возникает электрический разряд волосковых клеток. Существует прямая зависимость между амплитудой смещения основной мембраны и количеством вовлекаемых в процесс возбуждения нейронов слуховой коры.

Механизм проведения звуковых колебаний в улитке

Звуковые волны улавливаются ушной раковиной и через слуховой канал направляются к барабанной перепонке. Колебания барабанной перепонки, через систему слуховых косточек, передаются посредством стремечка мембране овального окна, и через нее передаются лимфатической жидкости. На колебания жидкости отзываются (резонируют), в зависимости от частоты колебаний, только определенные волокна главной мембраны. Волосковые клетки Кортиева органа возбуждаются от прикосновения к ним волокон главной мембраны и по слуховому нерву передаются в мозг импульсы, где и создается окончательное ощущение звука.

14.4. Механизм рецепции звуков разной частоты. Электрические явления в улитке. Теории слуха.

Согласно резонансной теории, различные участки основной пластинки реагируют колебанием своих волокон на звуки разной высоты. Сила звука зависит от величины колебаний звуковых волн, которые воспринимаются барабанной перепонкой. Звук будет тем сильнее, чем больше величина колебаний звуковых волн и соответственно барабанной перепонки, Высота звука зависит от частоты колебаний звуковых волн, Большая частота колебаний в единицу времени будет восприниматься органом слуха в виде более высоких тонов (тонкие, высокие звуки голоса) Меньшая частота колебаний звуковых волн воспринимается органом слуха в виде низких тонов (басистые, грубые звуки и голоса).

Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука начинается с попадания звуковых волн в наружное ухо, где они приводят в движение барабанную перепонку. Колебания барабанной перепонки через систему слуховых косточек среднего уха передаются на мембрану овального окна, что вызывает колебание перилимфы вестибулярной (верхней) лестницы. Эти колебания через геликотрему передаются перилимфе барабанной (нижней) лестницы и доходят до круглого окна, смещая его мембрану по направлению к полости среднего уха. Колебания перилимфы передаются также на эндолимфу перепончатого (среднего) канала, что приводит в колебательные движения основную мембрану, состоящую из отдельных волокон, натянутых, как струны рояля. При действии звука волокна мембраны приходят в колебательные движения вместе с рецепторными клетками кортиева органа, расположенными на них. При этом волоски рецепторных клеток контактируют с текториальной мембраной, реснички волосковых клеток деформируются. Возникает вначале рецепторный потенциал, а затем потенциал действия (нервный импульс), который далее проводится по слуховому нерву и передается в другие отделы слухового анализатора.

Электрические явления в улитке.

При отведении электрических потенциалов от разных частей улитки обнаружено пять различных феноменов: два из них — мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки и потенциал эндолимфы — не обусловлены действием звука; три электрических явления — микрофонный потенциал улитки, суммационный потенциал и потенциалы слухового нерва — возникают под влиянием звуковых раздражений.

1. Мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки характеризует состояние покоя.
2. Потенциал эндолимфы, или эндокохлеарный потенциал, обусловлен различным уровнем окислительно-восстановительных процессов в каналах улитки, в результате чего возникает разность потенциалов (80 мВ) между перилимфой среднего канала улитки (потенциал которой имеет положительный заряд) и содержимым верхнего и нижнего каналов. Этот эндокохлеарный потенциал оказывает влияние на мембранный потенциал слуховых рецепторных клеток, создавая у них критический уровень поляризации, при котором незначительное механическое воздействие во время контакта волосковых рецепторных клеток с текториальной мембраной приводит к возникновению в них возбуждения.
3. Микрофонный эффект: Если ввести в улитку электроды, соединить их с динамиком через усилитель и подействовать на ухо звуком, то динамик точно воспроизведет этот звук. Описываемое явление называют **микрофонным эффектом улитки**, а регистрируемый электрический потенциал назван кохлеарным микрофонным потенциалом. Доказано, что он генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в определенных границах пропорциональна интенсивности звука. Потенциал генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков при соприкосновении с текториальной мембраной. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в

определенных границах пропорциональна интенсивности звуков речи. Звуковые колебания, действующие на внутреннее ухо, приводят к тому, что возникающий микрофонный эффект накладывается на эндокохлеарный потенциал и вызывает его модуляцию.

4. В ответ на сильные звуки большой частоты (высокие тона) отмечают стойкий сдвиг исходной разности потенциалов. Это явление получило название **суммационного потенциала**. Различают положительный и отрицательный суммационные потенциалы. Их величины пропорциональны интенсивности звукового давления и силе прижатия волосков рецепторных клеток к покровной мембране. Суммационный потенциал отличается от микрофонного потенциала тем, что отражает не форму звуковой волны, а ее огибающую. Он представляет собой совокупность микрофонных потенциалов, возникающих при действии сильных звуков с частотой выше 4000 — 5000 Гц.

Микрофонный и суммационный потенциалы рассматривают как суммарные рецепторные потенциалы волосковых клеток. Имеются указания, что отрицательный суммационный потенциал генерируется внутренними, а микрофонный и положительный суммационные потенциалы — наружными волосковыми клетками.

И наконец, в результате возбуждения рецепторов происходит **генерация импульсного сигнала в волокнах слухового нерва**.

5. **Электрическая активность путей и центров слуховой системы.** Даже в тишине по волокнам слухового нерва следуют спонтанные импульсы со сравнительно высокой частотой (до 100 в секунду). При звуковом раздражении частота импульсации в волокнах нарастает и остается повышенной в течение всего времени, пока действует звук. Степень учащения разрядов различна у разных волокон и обусловлена интенсивностью и частотой звукового воздействия (см. рис. 14.14). В центральных отделах слуховой системы много нейронов, возбуждение которых длится в течение всего времени действия звука. На низких уровнях слуховой системы сравнительно немного нейронов, отвечающих лишь на включение и выключение звука (нейроны on-, off- и on-off- типа). На высоких уровнях системы процент таких нейронов возрастает. В слуховой зоне коры большого мозга много нейронов, вызванные разряды которых длятся десятки секунд после прекращения звука.

Потенциал действия слухового нерва регистрируется в его волокнах, частота импульсов соответствует частоте звуковых волн, если она не превышает 1000 Гц. При действии более высоких тонов частота импульсов в нервных волокнах не возрастает, так как 1000 имп/с — это почти максимально возможная частота генерации импульсов в волокнах слухового нерва. Потенциал действия в нервных окончаниях регистрируется через 0,5 — 1,0 мс после возникновения микрофонного эффекта, что свидетельствует о си-наптической передаче возбуждения с волосковой клетки на волокно слухового нерва.

Резонансная теория Гельмгольца основывалась на предположении, что отдельные волокна основной мембраны настроены, как струны, на различные звуковые частоты.

Восприятие звуков различной высоты, обусловлено тем, что каждое волокно основной мембраны настроено на звук определенной частоты.

Как известно, концевым аппаратом слухового нерва является орган Корти, покоящийся на основной перепонке, идущей вдоль всего спирального костного канала, называемого улиткой. Основная перепонка состоит из большого количества (около 24 000) поперечных волокон, длина которых постепенно уменьшается от вершины улитки к ее основанию. По резонансной теории Гельмгольца, каждое такое волокно настроено, подобно струне, на определенную частоту колебаний. Когда до улитки доходят звуковые колебания определенной частоты, то резонирует определенная группа волокон основной перепонки и возбуждаются только те клетки органа Корти, которые покоятся на этих волокнах. Звуки низкой частоты воспринимаются длинными волнами основной мембраны, расположенными ближе к верхушке улитки, звуки высокой частоты воспринимаются короткими волокнами основной мембраны, расположенными ближе к основанию улитки. При действии сложного звука возникают колебания различных волокон мембраны.

В современной интерпретации резонансный механизм лежит в основе **теории места**, в соответствии с которой в состояние колебания вступает вся мембрана. Однако максимальное отклонение основной мембраны улитки происходит только в определенном месте. При увеличении частоты звуковых колебаний максимальное отклонение основной мембраны смещается к основанию улитки, где располагаются более короткие волокна основной мембраны, — у коротких волокон возможна более высокая частота колебаний. Возбуждение волосковых клеток именно этого участка мембраны при посредстве медиатора передается на волокна слухового нерва в виде определенного числа импульсов, частота следования которых ниже частоты звуковых волн (лабильность нервных волокон не превышает 800 — 1000 Гц). Частота воспринимаемых звуковых волн достигает 20 000 Гц. Таким способом осуществляется пространственный тип кодирования высоты и частоты звуковых сигналов.

Отдельные нейроны на разных уровнях слуховой сенсорной системы настроены на определенную частоту звука, т.е. каждый нейрон имеет свой специфический частотный порог, свою определенную частоту звука, на которую реакция нейрона максимальна. Таким образом, каждый нейрон из всей совокупности звуков воспринимает лишь определенные достаточно узкие участки частотного диапазона, не совпадающие между собой, а совокупности нейронов воспринимают весь частотный диапазон слышимых звуков, что и обеспечивает полноценное слуховое восприятие.

Лекция 15. «Вестибулярный анализатор, его строение и функциональное значение. Вкусовой анализатор. Обонятельный анализатор, его строение и функции»

15.1. Вестибулярная сенсорная система.

15.2. Вкусовой анализатор, его строение и функции. Чувствительность рецепторов к разным видам вкусовых раздражений. Механизм восприятия вкусовых раздражений.

15.3. Обонятельный анализатор, его строение и функции. Современные теории восприятия запахов. Адаптация и чувствительность обонятельной сенсорной системы.

15.1. Вестибулярная сенсорная система.

Вестибулярная сенсорная система служит для анализа положения и движения тела в пространстве. Это одна из древнейших сенсорных систем, развившаяся в условиях действия силы тяжести на земле. Импульсы вестибулярного аппарата используются в организме для поддержания равновесия тела, для регуляции и сохранения позы, для пространственной организации движений человека.

Общий план организации

Вестибулярная сенсорная система состоит из следующих отделов:

- периферический отдел включает два образования, содержащие механорецепторы вестибулярной системы — преддверие (мешочек и маточка) и полукружные каналы;
- проводниковый отдел начинается от рецепторов волокнами биполярной клетки (первого нейрона) вестибулярного узла, расположенного в височной кости, другие отростки этих нейронов образуют вестибулярный нерв и вместе со слуховым нервом в составе 8-ой пары черепно-мозговых нервов входят в продолговатый мозг; в вестибулярных ядрах продолговатого мозга находятся вторые нейроны, импульсы от которых поступают к третьим нейронам в таламусе (промежуточный мозг);
- корковый отдел представляют четвертые нейроны, часть которых представлена в проекционном (первичном) поле вестибулярной системы в височной области коры, а другая часть — находится в непосредственной близости к пирамидным нейронам моторной области коры и в постцентральной извилине. Точная локализация коркового отдела вестибулярной сенсорной системы у человека в настоящее время не установлена.

Функционирование вестибулярного аппарата

Периферический отдел вестибулярной сенсорной системы находится во внутреннем ухе. Каналы и полости в височной кости образуют костный лабиринт вестибулярного аппарата, который частично заполнен перепончатым лабиринтом. Между костным и перепончатым лабиринтами находится жидкость — перилимфа, а внутри перепончатого лабиринта — эндолимфа.

Аппарат преддверия предназначен для анализа действия силы тяжести при изменениях положения тела в пространстве и ускорений прямолинейного движения.

Перепончатый лабиринт преддверия разделен на 2 полости — мешочек и маточку, содержащих отолитовые приборы. Механорецепторы отолитовых приборов представляют собой волосковые клетки. Они склеены студнеобразной массой, образующей поверх волосков отолитовую мембрану, в которой находятся кристаллы углекислого кальция — отолиты (рис. 1-В). В маточке отолитовая мембрана расположена в горизонтальной плоскости, а в мешочке она согнута и находится во фронтальной и сагиттальной плоскостях. При изменении положения головы и тела, а также при вертикальных или горизонтальных ускорениях отолитовые мембраны свободно перемещаются под действием силы тяжести во всех трех плоскостях, натягивая, сжимая или сгибая при этом волоски механорецепторов. Чем больше деформация волосков, тем выше частота афферентных импульсов в волокнах вестибулярного нерва.

Аппарат полукружных каналов служит для анализа действия центробежной силы при вращательных движениях. Адекватным его раздражителем является угловое ускорение. Три дуги полукружных каналов расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: передняя — во фронтальной плоскости, боковая — в горизонтальной, задняя — в сагиттальной. В одном из концов каждого канала имеется расширение — ампула. Находящиеся в ней волоски чувствительных клеток склеены в гребешок — ампулярную купулу. Она представляет собой маятник, который может отклоняться в результате разности давления эндолимфы на противоположные поверхности купулы (рис. 1-Г). При вращательных движениях в результате инерции эндолимфа отстает от движения костной части и оказывает давление на одну из поверхностей купулы. Отклонение купулы изгибает волоски рецепторных клеток и вызывает появление нервных импульсов в вестибулярном нерве. Наибольшие изменения в положении купулы происходят в том полукружном канале, положение которого соответствует плоскости вращения.

В настоящее время показано, что вращения или наклоны в одну сторону увеличивают афферентную импульсацию, а в другую сторону — уменьшают ее. Это позволяет различать направление прямолинейного или вращательного движения.

Влияние раздражений вестибулярной системы на другие функции организма

Вестибулярная сенсорная система связана со многими центрами спинного и головного мозга и вызывает ряд вестибуло-соматических и вестибуло-вегетативных рефлексов.

Вестибулярные раздражения вызывают установочные рефлексы изменения тонуса мышц, лифтные рефлексы, а также особые движения глаз, направленные на сохранение изображения на сетчатке. — нистагм (движения глазных яблок со скоростью вращения, но в противоположном направлении, затем быстрое возвращение к исходной позиции и новое противоположное вращение).

Помимо основной анализаторной функции, важной для управления позой и движениями человека, вестибулярная сенсорная система оказывает разнообразные побочные влияния на многие функции организма, которые возникают в результате иррадиации возбуждения на другие нервные центры при низкой устойчивости Вестибулярного аппарата. Его раздражение приводит к снижению возбудимости зрительной и кожной сенсорных систем, ухудшению точности движений. Вестибулярные раздражения приводят к нарушениям координации движений и

походки, изменениям частоты сердцебиения и артериального давления, увеличению времени двигательной реакции и снижению частоты движений, ухудшению чувства времени, изменению психических функций — внимания, оперативного мышления, кратковременной памяти, эмоциональных проявлений. В тяжелых случаях возникают головокружения, тошнота, рвота. Повышение устойчивости вестибулярной системы достигается в большей мере активными вращениями человека, чем пассивными.

Функциональные связи вестибулярного анализатора. При возбуждении вестибулярного анализатора возникают соматические реакции, которые осуществляются благодаря вестибулоспинальным связям при участии вестибулоретикулярных и вестибулоруброспинальных трактов. При этом происходит перераспределение тонуса скелетной мускулатуры и рефлекторные реакции, необходимые для сохранения равновесия тела в пространстве. Рефлексы, обеспечивающие данную функцию, подразделяются на две группы — статические и статокINETические.

Благодаря связям вестибулярных ядер с вегетативной нервной системой проявляются вестибуловегетативные реакции сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта и других органов. Они могут проявляться в изменениях сердечного ритма, тонуса сосудов, артериального давления, усилении моторики желудка и кишечника, повышении саливации, тошноте, рвоте и т.д.

В условиях невесомости (в космосе) возникает такой тип афферентной импульсации с вестибулярного аппарата, который никогда не встречается на Земле. В условиях невесомости (когда у человека исключены вестибулярные влияния) возникает утрата представления о направлении гравитационной вертикали и пространственном положении тела. Теряются навыки ходьбы, бега. Ухудшается состояние нервной системы, возникает повышенная раздражительность, нестабильность настроения.

Однако привыкание к условиям невесомости во время космических полетов происходит быстро. При этом следует учитывать, что космонавты проходят напряженный курс тренировки, чем и объясняется их малая подверженность влиянию условий невесомости.

Вестибулярный контроль мышечного тонуса — лишь часть системного управления тонусом, включающего кору БП, мозжечок, красное ядро и сами вестибулярные ядра.

15.2. Вкусовой анализатор, его строение и функции. Чувствительность рецепторов к разным видам вкусовых раздражений. Механизм восприятия вкусовых раздражений.

Чувство вкуса связано с раздражением не только химических, но и механических, температурных и даже болевых рецепторов слизистой оболочки полости рта, а также обонятельных рецепторов. Вкусовой анализатор определяет формирование вкусовых ощущений, является рефлексогенной зоной. С помощью вкусового анализатора оцениваются различные качества вкусовых ощущений, сила ощущений, которая зависит не только от силы раздражения, но и от функционального состояния организма.

Структурно-функциональная характеристика вкусового анализатора.

Периферический отдел. Рецепторы вкуса (вкусовые клетки с микроворсинками) — это вторичные рецепторы, они являются элементом вкусовых почек, в состав которых входят также опорные и базальные клетки. Во вкусовых почках обнаружены клетки, содержащие серотонин, и клетки, образующие гистамин. Эти и другие вещества играют определенную роль в формировании чувства вкуса. Отдельные вкусовые почки являются полимодальными образованиями, так как могут воспринимать различные виды вкусовых раздражителей. Вкусовые почки в виде отдельных включений находятся на задней стенке глотки, мягком нёбе, миндалинах, гортани, надгортаннике и входят также в состав вкусовых сосочков языка как органа вкуса.

Периферический отдел вкусового анализатора представлен *вкусовыми луковичками*, которые расположены главным образом в сосочках языка. Вкусовые клетки усеяны на своем конце микроворсинками, которые называют еще *вкусовыми волосками*. Они выходят на поверхность языка через вкусовые поры.

На вкусовой клетке имеется большое число синапсов, которые образуют волокна *барабанной струны* и *языкоглоточного нерва*. Волокна барабанной струны (ветвь язычного нерва) подходят ко всем грибовидным сосочкам, а волокна языкоглоточного нерва — к желобоватым и листовидным. Корковый конец вкусового анализатора находится в гиппокампе, парагиппокамповой извилине и в нижней части заднецентральной извилины.

Вкусовые клетки непрерывно делятся и непрерывно гибнут. Особенно быстро происходит замещение клеток, расположенных в передней части языка, где они лежат более поверхностно. Замена клеток вкусовой почки сопровождается образованием новых синаптических структур

Проводниковый отдел. Внутри вкусовой почки входят нервные волокна, которые образуют рецепторно-афферентные синапсы. Вкусовые почки различных областей полости рта получают нервные волокна от разных нервов: вкусовые почки передних двух третей языка — от барабанной струны, входящей в состав лицевого нерва; почки задней трети языка, а также мягкого и твердого нёба, миндалин — от языкоглоточного нерва; вкусовые почки, расположенные в области глотки, надгортанника и гортани, — от верх-пегортанного нерва, являющегося частью блуждающего нерва.

Эти нервные волокна являются периферическими отростками биполярных нейронов, расположенных в соответствующих чувствительных ганглиях, представляющих первый нейрон проводникового отдела вкусового анализатора. Центральные отростки этих клеток входят в состав одиночного пучка продолговатого мозга, ядра которого представляют второй нейрон. Отсюда нервные волокна в составе медиальной петли подходят к зрительному бугру (третий нейрон).

Центральный отдел. Отростки нейронов таламуса идут в кору больших полушарий (четвертый нейрон). Центральный, или корковый, отдел вкусового анализатора локализуется в нижней части соматосенсорной зоны коры в области представительства языка. Большая часть нейронов этой области мультимодальна, т. е. реагирует не только на вкусовые, но и на температурные, механические и

ноцицептивные раздражители. Для вкусовой сенсорной системы характерно то, что каждая вкусовая почка имеет не только афферентные, но и эфферентные нервные волокна, которые подходят к вкусовым клеткам из ЦНС, благодаря чему обеспечивается включение вкусового анализатора в целостную деятельность организма.

Механизм вкусового восприятия. Чтобы возникло вкусовое ощущение, раздражающее вещество должно находиться в растворенном состоянии. Сладкое или горькое вкусовое вещество, растворяющееся в слюне до молекул, проникает в поры вкусовых лукович, вступает во взаимодействие с гликокаликсом и адсорбируется на клеточной мембране микроворсинки, в которую встроены «сладкочувствующие» или «горькочувствующие» рецепторные белки. При воздействии соленых или кислых вкусовых веществ изменяется концентрация электролитов около вкусовой клетки. Во всех случаях повышается проницаемость клеточной мембраны микроворсинок, возникает движение ионов натрия внутрь клетки, происходят деполяризация мембраны и образование рецепторного потенциала, который распространяется и по мембране, и по микротубулярной системе вкусовой клетки к ее основанию. В это время во вкусовой клетке образуется медиатор (ацетилхолин, серотонин, а также, возможно, гормоноподобные вещества белковой природы), который в рецепторно-афферентном синапсе ведет к возникновению генераторного потенциала, а затем потенциала действия во внесинаптических отделах афферентного нервного волокна.

Восприятие вкусовых раздражителей. Микроворсинки вкусовых клеток являются образованиями, непосредственно воспринимающими вкусовый раздражитель. Мембранный потенциал вкусовых клеток колеблется от -30 до -50 мВ. При действии вкусовых раздражителей возникает рецепторный потенциал величиной от 15 до 40 мВ. Он представляет собой деполяризацию поверхности вкусовой клетки, которая является причиной возникновения в волокнах барабанной струны и языкоглоточного нерва генераторного потенциала, переходящего по достижении критического уровня в распространяющиеся импульсы. С рецепторной клетки возбуждение передается через синапс на нервное волокно с помощью ацетилхолина. Некоторые вещества, как например CaCl_2 , хинин, соли тяжелых металлов, вызывают не первичную деполяризацию, а первичную гиперполяризацию. Ее возникновение связано с осуществлением отрицательных отвергаемых реакций. Распространяющихся импульсов при этом не возникает.

Чувствительность рецепторов к разным видам вкусовых раздражений.

Различные вкусовые клетки обладают разной чувствительностью к различным вкусовым веществам, которые делятся на четыре группы: кислое, соленое, сладкое, горькое. Каждая клетка отвечает всегда более чем на одно вкусовое вещество, иногда даже на все четыре, но наибольшей чувствительностью обладает к одному из них. Соответственно в зависимости от расположения клеток с особо высокой чувствительностью к тому или иному вкусовому раздражителю разные участки языка обладают также разной чувствительностью.

Установлено, что кончик языка и передняя его треть наиболее чувствительны к сладкому, где расположены грибовидные сосочки, боковые поверхности — к

кислому и соленому (листовидные сосочки), а корень языка — к горькому (желобоватые сосочки, или вкусовые сосочки, окруженные валом).

Для вкусовых клеток характерны колебания порога раздражения и различный в разных условиях характер ответа на одни и те же раздражители. Их возбудимость зависит от постоянных влияний друг на друга, а также от состояния рецепторов пищеварительного тракта, обонятельных и др. В норме существует определенная «настройка» вкусовых рецепторов в соответствии с состоянием организма, в частности с состоянием сытости.

15.3. Обонятельный анализатор, его строение и функции. Современные теории восприятия запахов. Адаптация и чувствительность обонятельной сенсорной системы.

С участием обонятельного анализатора осуществляется ориентация в окружающем пространстве и происходит процесс познания внешнего мира. Он оказывает влияние на пищевое поведение, принимает участие в апробации пищи на съедобность, в настройке пищеварительного аппарата на обработку пищи (по механизму условного рефлекса), а также — на оборонительное поведение, помогая избежать опасности благодаря способности различать вредные для организма вещества.

Структурно-функциональная характеристика обонятельного анализатора.

- Периферический отдел образуют рецепторы верхнего носового хода слизистой оболочки носовой полости. Обонятельные рецепторы в слизистой носа оканчиваются обонятельными ресничками. Газообразные вещества растворяются в слизи, окружающей реснички, затем в результате химической реакции возникает нервный импульс.
- Проводниковый отдел - обонятельный нерв. По волокнам обонятельного нерва импульсы поступают на обонятельную луковицу (структуру переднего мозга, в которой осуществляется обработка информации) и далее следуют в корковый обонятельный центр.
- Центральный отдел - корковый обонятельный центр, расположенный на нижней поверхности височной и лобной долей коры больших полушарий. В коре происходит определение запаха и формируется адекватная на него реакция организма.

Обонятельный анализатор включает:

Периферический отдел анализатора располагается в толще слизистой оболочки верхнего носового хода и представлен веретенообразными клетками, имеющими по два отростка. Один отросток достигает поверхности слизистой, заканчиваясь здесь утолщением, другой (вместе с другими нитями-отростками) составляет проводниковый отдел. Периферический отдел обонятельного анализатора — это первично-чувствующие рецепторы, которые являются окончаниями нейросекреторной клетки. Верхняя часть каждой клетки несет 12 ресничек, а от основания клетки отходит аксон. Реснички погружены в жидкую среду — слой слизи, вырабатываемой боуменовыми железами. Наличие обонятельных волосков значительно увеличивает площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ. Движение волосков обеспечивает активный процесс захвата

молекул пахучего вещества и контакта с ним, что лежит в основе целенаправленного восприятия запахов. Рецепторные клетки обонятельного анализатора погружены в обонятельный эпителий, выстилающий полость носа, в котором кроме них имеются опорные клетки, выполняющие механическую функцию и активно участвующие в метаболизме обонятельного эпителия.

Периферическая часть обонятельного анализатора расположена в слизистой оболочке верхнего носового хода и противолежащей части носовой перегородки. Она представлена *обонятельными* и *опорными* клетками. Вокруг каждой опорной клетки расположено 9—10 обонятельных. Обонятельные клетки покрыты волосками, которые представляют собой нити длиной 20—30 мкм. Они сгибаются и разгибаются со скоростью 20—50 раз в 1 мин. Внутри волосков расположены фибриллы, которые обычно заходят в утолщение — пуговку, имеющуюся на конце волоска. В теле обонятельной клетки и в ее периферическом отростке расположено большое количество микротрубочек диаметром 0,002 мкм, предполагают, что они осуществляют связь между различными органеллами клетки. Тело обонятельной клетки богато РНК, которая образует возле ядра плотные скопления. После воздействия паров пахучих

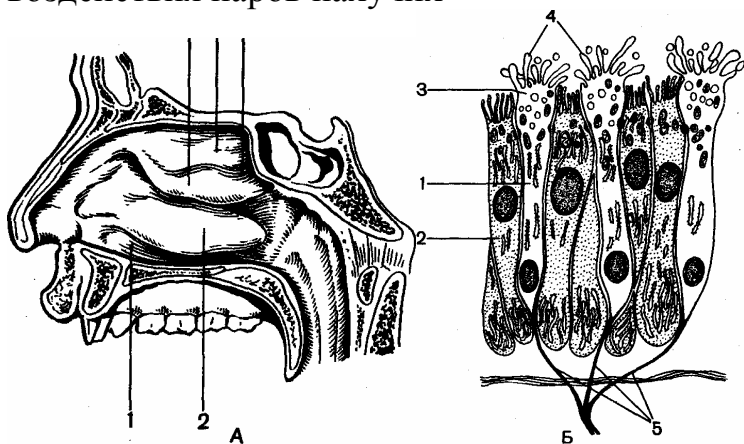


Рис. 70. Периферический отдел обонятельного анализатора:

А — схема строения носовой полости: 1 — нижний носовой ход; 2 — нижняя, 3 — средняя и 4 — верхняя носовые раковины; 5 — верхний носовой ход; *Б* — схема строения обонятельного эпителия: 1 — тело обонятельной клетки, 2 — опорная клетка; 3 — булавка; 4 — микроворсинки; 5 — обонятельные нити.

веществ происходит их разрыхление и частичное исчезновение, что говорит о том, что функция обонятельных клеток сопровождается изменениями в распределении РНК и в ее количестве.

Обонятельная клетка имеет два отростка. Один из них через отверстия продырявленной пластинки решетчатой кости направляется в полость черепа к обонятельным луковицам, в которых возбуждение передается на расположенные там нейроны. Их волокна образуют обонятельные пути, которые подходят к различным отделам ствола мозга. Корковый отдел обонятельного анализатора находится в гиппокамповой извилине и в аммоновом роге.

Второй отросток обонятельной клетки имеет форму палочки шириной 1 мкм, длиной 20—30 мкм и заканчивается обонятельным пузырьком — булавой, диаметр которой 2 мкм. На обонятельном пузырьке расположено 9—16 ресничек.

Проводниковый отдел представлен проводящими нервными путями в виде обонятельного нерва, ведущие к обонятельной луковице (образование овальной

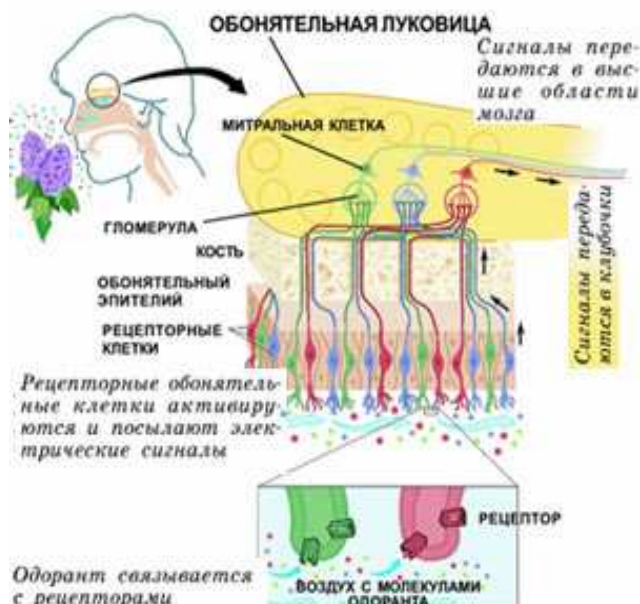
формы). Проводниковый отдел. Первым нейроном обонятельного анализатора следует считать нейросенсорную или нейрорецепторную клетку. Аксон этой клетки образует синапсы, называемые гломерулами, с главным дендритом митральных клеток обонятельной луковицы, которые представляют второй нейрон. Аксоны митральных клеток обонятельных луковиц образуют обонятельный тракт, который имеет треугольное расширение (обонятельный треугольник) и состоит из нескольких пучков. Волокна обонятельного тракта отдельными пучками идут в передние ядра зрительного бугра.

Центральный отдел состоит из обонятельной луковицы, связанной ветвями обонятельного тракта с центрами, которые расположены в палеокортексе (древней коре больших полушарий головного мозга) и в подкорковых ядрах, а так же корковый отдел, который локализован в височных долях мозга, извилине морского коня.

Центральный, или корковый, отдел обонятельного анализатора локализуется в передней части грушевидной доли коры в области извилины морского коня.

Восприятие запахов. Молекулы пахучего вещества взаимодействуют со специализированными белками, встроенными в мембрану обонятельных волосковых нейросенсорных рецепторных клеток. При этом происходит адсорбция раздражителей на хеморецепторной мембране. Согласно **стереохимической теории** этот контакт возможен в том случае, если форма молекулы пахучего вещества соответствует форме рецепторного белка в мембране (как ключ и замок). Слизь, покрывающая поверхность хеморецептора, является структурированным матриксом. Она контролирует доступность рецепторной поверхности для молекул раздражителя и способна изменять условия рецепции. **Современная теория** обонятельной рецепции предполагает, что начальным звеном этого процесса могут быть два вида взаимодействия: первое — это контактный перенос заряда при соударении молекул пахучего вещества с рецептивным участком и второе — образование молекулярных комплексов и комплексов с переносом заряда. Эти комплексы обязательно образуются с белковыми молекулами рецепторной мембраны, активные участки которых выполняют функции доноров и акцепторов электронов. Существенным моментом этой теории является положение о многоточечных взаимодействиях молекул пахучих веществ и рецептивных участков.

Особенности адаптации обонятельного анализатора. Адаптация к действию пахучего вещества в обонятельном анализаторе зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и концентрации пахучего вещества. Обычно адаптация проявляется по отношению к одному запаху и может не затрагивать другие запахи.



Восприятие обонятельных раздражений. Обонятельные рецепторы обладают очень большой чувствительностью. Для возбуждения одной обонятельной клетки человека достаточно от 1 до 8 молекул пахучего

вещества (бутилмеркаптана). Механизм восприятия запахов до настоящего времени еще не установлен. Предполагают, что обонятельные волоски являются как бы специализированными антеннами, которые активно участвуют в поиске и восприятии пахучих веществ. Относительно механизма восприятия существуют разные точки зрения. Так, Эймур (1962) считает, что на поверхности волосков обонятельных клеток расположены особые рецептивные участки в виде ямок, щелей определенного размера и определенным образом заряженных. Молекулы различных пахучих веществ имеют форму, размер и заряд, комплементарные различным участкам обонятельной клетки, и это обуславливает различение запахов.

Некоторые исследователи полагают, что обонятельный пигмент, имеющийся в обонятельной рецептивной зоне, также участвует в восприятии обонятельных раздражений, как пигмент сетчатки при восприятии зрительных раздражений. Согласно этим представлениям окрашенные формы пигмента содержат возбужденные электроны. Пахучие вещества, действуя на обонятельный пигмент, вызывают переход электронов на более низкий энергетический уровень, что сопровождается обесцвечиванием пигмента и освобождением энергии, которая затрачивается на возникновение импульсов.

Биопотенциалы возникают в булавке и распространяются далее по обонятельным путям до коры головного мозга.

Молекулы пахучего вещества связываются с рецепторами. Сигналы от рецепторных клеток поступают в гломерулы (клубочки) обонятельных луковиц - небольших органов, расположенных в нижней части мозга прямо над носовой полостью. В каждой из двух луковиц содержится примерно 2000 гломерул - в два раза больше, чем существует видов рецепторов. Клетки, обладающие рецепторами одного вида, отправляют сигнал в одни и те же клубочки луковиц. Из гломерул сигналы передаются в митральные клетки - крупные нейроны, а далее в особые области мозга, где информация от разных рецепторов комбинируется, формируя общую картину.

По теории Дж. Эймура и Р. Монкриффа (стереохимическая теория) запах вещества определяется формой и размером пахучей молекулы, которая по конфигурации подходит к рецепторному участку мембраны «как ключ к замку». Концепция рецепторных участков разного типа, взаимодействующих с конкретными молекулами одорантов предлагает наличие рецептивных участков семи типов (по типам запахов: камфорные, эфирные, цветочные, мускусные, острые, мятные, гнилостные). Рецептивные участки плотно контактируют с молекулами одоранта, при этом изменяется заряд участка мембраны и в клетке возникает потенциал.

По Эймуру весь букет запахов создается сочетанием этих семи составляющих. В апреле 1991 года сотрудники Института им. Говарда Хьюза (Колумбийский университет) Ричард Аксель и Линда Бак выяснили, что строение рецепторных участков мембраны обонятельных клеток генетически запрограммировано, и таких специфических участков имеется более 10 тыс. видов. Таким образом, человек способен воспринимать более 10 тыс. запахов.

Адаптацию обонятельного анализатора можно наблюдать при длительном действии пахучего раздражителя. Адаптация к действию пахучего вещества происходит довольно медленно в течении 10 секунд или минут и зависит от

продолжительности действия вещества, его концентрации и скорости потока воздуха (принюхивание).

По отношению ко многим пахучим веществам довольно быстро наступает полная адаптация, т. е. их запах перестает ощущаться. Человек перестает замечать такие непрерывно действующие раздражители, как запах своего тела, одежды, комнаты и т. п. По отношению к ряду веществ адаптация происходит медленно и лишь частично. При кратковременном действии слабого вкусового или обонятельного раздражителя: адаптация может проявиться в повышении чувствительности соответствующего анализатора. Установлено, что изменения чувствительности и явления адаптации в основном происходят не в периферическом, а в корковом отделе вкусового и обонятельного анализаторов. Иногда, особенно при частом действии одного и того же вкусового или обонятельного раздражителя, в коре больших полушарий возникает стойкий очаг повышенной возбудимости. В таких случаях ощущение вкуса или запаха, к которому возникла повышенная возбудимость, может появляться и при действии различных других веществ. Мало того, ощущение соответствующего запаха или вкуса может стать назойливым, появляясь и при отсутствии каких-либо вкусовых или запаховых раздражителей, иными словами, возникают иллюзии, и галлюцинации. Если во время обеда сказать, что блюдо протухло или прокисло, то у некоторых людей появляются соответствующие обонятельные и вкусовые ощущения, в результате чего они отказываются от еды.

Адаптация к одному запаху не снижает чувствительности к одорантам другого вида, т.к. различные пахучие вещества действуют на разные рецепторы.

Лекция 16. «Соматическая сенсорная система. Строение и функции кожи. Классификация рецепторов кожи. Механорецепторная и температурная чувствительность»

16.1. Структурно-функциональная характеристика кожного анализатора

16.2. Ноцицептивная чувствительность и её физиологическая роль. Проекционные и отражённые боли.

16.3. Проприоцептивная сенсорная система, её роль в организации двигательного акта.

16.1. Структурно-функциональная характеристика кожного анализатора

Соединение путей кожных и висцеральных рецепторов в спинном мозге:

1 — пучок Голля; 2 — пучок Бурдаха; 3 — задний корешок; 4 — передний корешок; 5 — спиноталамический тракт (проведение болевой чувствительности); 6 — двигательные аксоны; 7 — симпатические аксоны; 8 — передний рог; 9 — propriospinalный путь; 10 — задний рог; И — висцерорецепторы; 12 — propriорецепторы; 13 — терморецепторы; 14 — ноцицепторы; 15 — механорецепторы <http://works.tarefer.ru/10/100119/index.html>

Структурно-функциональная характеристика кожного анализатора

Его периферический отдел находится в коже. Это болевые, осязательные и температурные рецепторы. Болевых рецепторов около миллиона. Возбуждаясь, они создают ощущение боли, что вызывает защитную реакцию организма.

Осязательные рецепторы вызывают ощущение давления и соприкосновения. Эти рецепторы играют существенную роль в познании окружающего мира. С помощью осязания мы определяем не только, гладкая или шероховатая поверхность у предметов, но и их величину, а иногда и форму.

Не менее важно осязание и для двигательной деятельности. В движении человек соприкасается с опорой, предметами, воздухом. Кожа в одних местах растягивается, в других — сжимается. Все это раздражает осязательные рецепторы. Сигналы от них, поступающие в чувствительно-двигательную зону, коры полушарий, помогают ощутить движение всего тела и его частей. Температурные рецепторы представлены холодовыми и тепловыми точками. Они, как и другие рецепторы кожи, распределены неравномерно.

Наиболее чувствительна к воздействию температурных раздражителей кожа лица и живота. Кожа ног по сравнению с кожей лица в два раза менее чувствительна к холоду и в четыре — к теплу. Температурные раздражители помогают ощущать структуру комбинации движений и скорость. Происходит это потому, что при быстром изменении положения частей тела или большой скорости передвижения возникает прохладный ветерок. Он воспринимается температурными рецепторами как изменение температуры кожи, а осязательными — как прикосновение воздуха.

Афферентное звено кожного анализатора представлено нервными волокнами спинномозговых нервов и тройничного нерва; центральные отделы, главным образом, в таламусе, а корковое представительство проецируется в постцентральную извилину.

В коже представлена тактильная, температурная и болевая рецепция. На 1 см² кожи, в среднем, приходится 12-13 Холодовых точек, 1-2 тепловых, 25 тактильных и около 100 болевых.

Тактильный анализатор является частью кожного анализатора. Он обеспечивает ощущения прикосновения, давления, вибрации и щекотки. Периферический отдел представлен различными рецепторными образованиями, раздражение которых приводит к формированию специфических ощущений. На поверхности кожи, лишенной волос, а также на слизистых оболочках на прикосновение реагируют специальные рецепторные клетки (тельца Мейснера), расположенные в сосочковом слое кожи. На коже, покрытой волосами, на прикосновение реагируют рецепторы волосяного фолликула, обладающие умеренной адаптацией. На давление реагируют рецепторные образования (диски Меркеля), расположенные небольшими группами в глубоких слоях кожи и слизистых оболочек. Это медленно адаптирующиеся рецепторы. Адекватным стимулом для них служит прогибание эпидермиса при действии механического стимула на кожу. Вибрацию воспринимают тельца Пачини, располагающиеся как в слизистой, так и на не покрытых волосами частях кожи, в жировой ткани подкожных слоев, а также в суставных сумках, сухожилиях. Тельца Пачини обладают очень быстрой адаптацией и реагируют на ускорение при смещении кожи в результате действия механических стимулов, одновременно вовлекаются в реакцию несколько телец Пачини. Щекотание воспринимают свободно лежащие, неинкапсулированные нервные окончания, расположенные в поверхностных слоях кожи.

Тактильная сенсорная система предназначена для анализа давления и прикосновения. Ее рецепторы представляют собой свободные нервные окончания и сложные образования (тельца Мейснера, тельца Пачини), в которых нервные окончания заключены в специальную капсулу. Они находятся в верхних и нижних слоях кожи, в кожных сосудах, в основаниях волос. Особенно их много на пальцах рук и ног, ладонях, подошвах, губах. Это механорецепторы, реагирующие на растяжение, давление и вибрацию.

Путь тактильной информации следующий: рецептор- 1-й нейрон в спинномозговых узлах -2-й нейрон в спинном или продолговатом мозге — 3-й нейрон в промежуточном мозге (таламус) — 4-й нейрон в задней центральной извилине коры больших полушарий (первичная соматосенсорная зона).

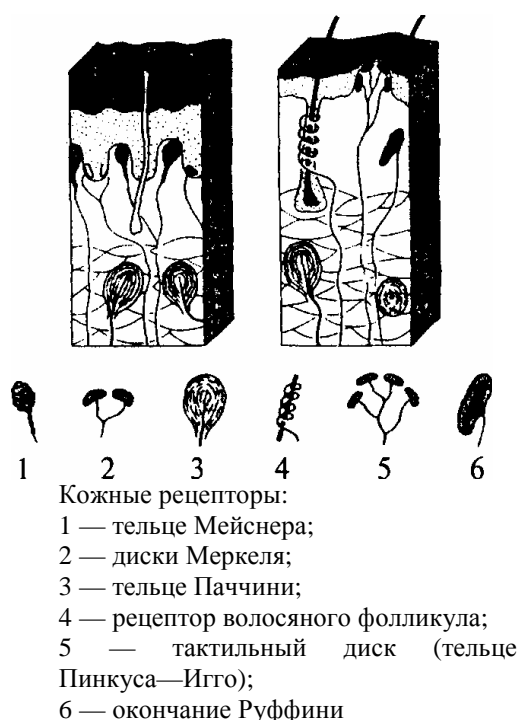
Температурный кожный анализатор обеспечивает информацию о температуре внешней среды и формирование температурных ощущений, что имеет большое значение для осуществления процессов терморегуляции и поведенческих приспособительных реакций. Как и тактильный, он относится к соматосенсорному анализатору.

Периферический отдел представлен двумя видами рецепторов: одни реагируют на холодные стимулы, другие — на теплоту. Тепловые рецепторы — это тельца Руффини, а холодные — колбы Краузе. Существует зона температуры кожи, в пределах которой в результате адаптации к температуре внешней среды происходит полное исчезновение температурных ощущений. Эта зона получила название зоны комфорта, или нейтральной зоны. Изменения температуры кожи и отклонения от зоны комфорта происходят под влиянием факторов внешней и внутренней сред организма и сопровождаются возникновением ощущения тепла или холода.

Температурная рецепция осуществляется холодowymi рецепторами (колбы Краузе) и тепловыми (тельца Руффини, Гольджи-Маццони). При температуре кожи 31-37°C эти рецепторы почти неактивны. Ниже этой границы холодowe рецепторы активизируются пропорционально падению температуры, затем их активность падает и совсем прекращается при +12°C. При температуре выше 37°C активизируются тепловые рецепторы, достигая максимальной активности при +43°C, затем резко прекращают ответы.

Болевая рецепция, как считает большинство специалистов, не имеет специальных воспринимающих образований. Болевые раздражения воспринимаются свободными нервными окончаниями, а также возникают при сильных температурных и механических раздражениях в соответствующих термо- и механорецепторах.

Температурные и болевые раздражения передаются в спинной мозг, отсюда в промежуточный мозг и в соматосенсорную область коры.



Особенности расположения кожных рецепторов.

Каждому виду чувствительности соответствуют особые рецепторные образования, которые делят на четыре группы: тактильные, тепловые, холодowe и болевые. Количество различного типа рецепторов, приходящихся на единицу поверхности, неодинаково. В среднем на 1 квадратный сантиметр кожной поверхности приходится 50 болевых, 25 тактильных, 12 холодowych и 2 тепловые точки. Рецепторы кожи локализируются на разной глубине, так, например, холодowe рецепторы располагаются ближе к поверхности кожи (на глубине 0,17 мм), чем тепловые, расположенные на глубине 0,3 – 0,6 мм.

Абсолютная специфичность, т.е. способность реагировать только на какой-то один вид раздражения, характерна лишь для некоторых рецепторных образований кожи. Многие из них реагируют на раздражители разной модальности. Возникновение различных ощущений зависит не только от того, какое рецепторное образование кожи подверглось раздражению, но и от характера импульсации, идущей от этого рецептора в центральную нервную систему.

Чувство осязания (прикосновения) возникает при легком надавливании на кожу, при соприкосновении кожной поверхности с окружающими предметами, оно дает возможность судить об их свойствах и ориентироваться во внешней среде. Оно воспринимается осязательными тельцами, количество которых на различных участках кожи неодинаково. Дополнительным рецептором осязания являются нервные волокна, оплетающие волосяной фолликул (так называемая

волосковая чувствительность). Чувство глубокого давления воспринимается пластинчатыми тельцами.

Боль воспринимается главным образом свободными нервными окончаниями, расположенными как в эпидермисе, так и в дерме.

Терморецептор - чувствительное нервное окончание, реагирующее на изменения температуры окружающей среды, а при глубоком расположении - на изменения температуры тела. Температурное чувство, восприятие тепла и холода, имеет большое значение для рефлекторных процессов, регулирующих температуру тела. Предполагают, что тепловые раздражения воспринимаются тельцами Руффини, а холодовые – концевыми колбами Краузе. Холодовых точек на всей поверхности кожи значительно больше, чем тепловых.

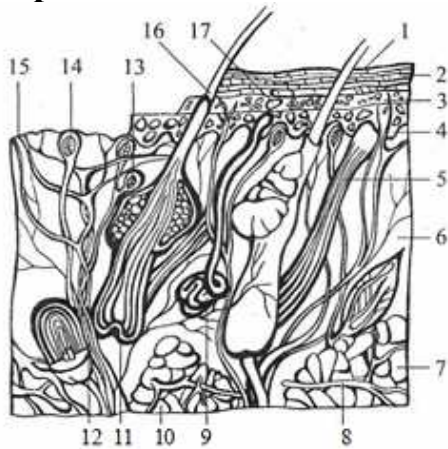
Рецепторы кожи

- Болевые рецепторы.
- Тельца Пачини — капсулированные рецепторы давления в округлой многослойной капсуле. Располагаются в подкожно-жировой клетчатке. Являются быстроадаптирующимися (реагируют только в момент начала воздействия), то есть регистрируют силу давления. Обладают большими рецептивными полями, то есть представляют грубую чувствительность.
- Тельца Мейснера — рецепторы давления, расположенные в дерме. Представляют собой слоистую структуру с нервным окончанием, проходящим между слоями. Являются быстроадаптирующимися. Обладают малыми рецептивными полями, то есть представляют тонкую чувствительность.
- Диски Меркеля — некапсулированные рецепторы давления. Являются медленноадаптирующимися (реагируют на всей продолжительности воздействия), то есть регистрируют продолжительность давления. Обладают малыми рецептивными полями.
- Рецепторы волосяных луковиц — реагируют на отклонение волоса.
- Окончания Руффини — рецепторы растяжения. Являются медленноадаптирующимися, обладают большими рецептивными полями.

Основные функции кожи: Защитная функция кожи представляет собой защиту кожи от механических внешних воздействий: давления, ушибов, разрывов, растяжения, радиационного облучения, химических раздражителей; Иммунная функция кожи. Присутствующие в коже Т-лимфоциты распознают экзогенные и эндогенные антигены; клетки Ларгенганса доставляют антигены в лимфатические узлы, где они нейтрализуются; Рецепторная функция кожи – способность кожи воспринимать болевое, тактильное и температурное раздражение; Терморегулирующая функция кожи заключается в её способности поглощать и выделять тепло; Обменная функция кожи объединяет собой группу частных функций: секреторную, экскреторную, резорбционную и дыхательную активность. Резорбционная функция – способность кожи поглощать различные вещества, в том числе лекарственные; Секреторная функция осуществляется сальными и потовыми железами кожи, выделяющими сало и пот, которые, смешиваясь, образуют на

поверхности кожи тонкую пленку водно-жировой эмульсии; Дыхательная функция - способность кожи поглощать кислород и выделять углекислый газ, которая усиливается при повышении температуры окружающей среды, во время физической работы, при пищеварении, развитии в коже воспалительных процессов.

Строение кожи



Схематический разрез кожи: 1 — роговичный слой; 2 — чистый слой; 3 — гранулезный слой; 4 — базальный слой; 5 — мышца, выпрямляющая сосочек; 6 — дерма; 7 — гиподерма; 8 — артерия; 9 — потовая железа; 10 — жировая ткань; 11 — волосяная луковица; 12 — вена; 13 — сальная железа; 14 — тельце Краузе; 15 — кожный сосочек; 16 — волос; 17 — потовая пора

16.2. Ноцицептивная чувствительность и её физиологическая роль. Проекционные и отражённые боли.

Болевая, или ноцицептивная чувствительность – это восприятие стимулов, вызывающих в организме ощущение боли.

В настоящее время нет общепринятого понятия боли. В узком смысле *боль – это неприятное ощущение, возникающее при действии сверхсильных раздражителей, вызывающих структурно-функциональные изменения в организме.*

Физиологическая роль боли заключается в следующем:

1. Выполняет роль сигнала об угрозе или повреждении тканей организма и предупреждает их.
2. Является фактором мобилизации защитно-приспособительных реакций при повреждении его органов и тканей
3. Имеет познавательную функцию: через боль человек начиная с раннего детства учится избегать возможные опасности внешней среды.
4. Эмоциональный компонент боли выполняет функцию подкрепления при образовании условных рефлексов даже при однократном сочетании условного и безусловного раздражителей.

Причины боли. Боль возникает при нарушении, во-первых, целостности защитных покровных оболочек тела (кожи, слизистых оболочек) и внутренних полостей организма (мозговых оболочек, плевры, брюшины и др.) и, во-вторых, кислородного режима органов и тканей до уровня, вызывающего структурно-функциональные повреждения.

Классификация боли. Выделяют два вида боли:

1. Соматическую, возникающую при повреждении кожи и опорно-двигательного аппарата. Соматическую боль подразделяют на поверхностную и глубокую. Поверхностной болью называется боль кожного происхождения, а если ее источник локализован в мышцах, костях и суставах, она называется глубокой

болью. Поверхностная боль проявляется в покалывании, пощипывании. Глубокая боль, как правило, тупая, плохо локализуется, обладает тенденцией иррадиировать в окружающие структуры, сопровождается неприятными ощущениями, тошнотой, сильным потоотделением, падением артериального давления.

2. Висцеральную, возникающую при повреждении внутренних органов и имеющую аналогичную картину с глубокой болью.

Проекционные и отраженные боли. Существуют особые виды боли – проекционная и отраженная.

В качестве примера **проекционной боли** можно привести резкий удар по локтевому нерву. Подобный удар вызывает неприятное, трудно описываемое ощущение, распространяющееся на те участки руки, которые иннервируются этим нервом. Их возникновение основано на законе проекции боли: какая бы часть афферентного пути не раздражалась, боль ощущается в области рецепторов данного сенсорного пути. Одна из распространенных причин проекционных болей – это пережатие спинальных нервов в местах их вхождения в спинной мозг в результате повреждения межпозвонковых хрящевых дисков. Афферентные импульсы в ноцицептивных волокнах при такой патологии вызывают болевые ощущения, которые проецируются в область, связанную с травмируемым спинальным нервом. К проекционным (фантомным) болям относятся также боли, которые ощущают больные в области удаленной части конечности.

Отраженными болями называются болевые ощущения не во внутренних органах, от которых поступают болевые сигналы, а в определенных частях кожной поверхности (зоны Захарьина-Геда). Так, при стенокардии кроме болей в области сердца ощущается боль в левой руке и лопатке. Отраженная боль отличается от проекционной боли тем, что она вызывается не прямой стимуляцией нервных волокон, а раздражением каких-либо рецептивных окончаний. Возникновение этих болей связано с тем, нейроны, проводящие болевые импульсы от рецепторов пораженного органа и рецепторов соответствующего участка кожи, конвергируют на одном и том же нейроне спиноталамического пути. Раздражение этого нейрона с рецепторов пораженного органа в соответствии с законом проекции боли приводит к тому, что боль ощущается и в области кожных рецепторов.

Противоболевая (антиноцицептивная) система. Во второй половине XX были получены данные о существовании физиологической системы, ограничивающей проведение и восприятие болевой чувствительности. Важным ее компонентом является «воротный контроль» спинного мозга. Он осуществляется в задних столбах тормозными нейронами, которые путем пресинаптического торможения ограничивают передачу болевых импульсов по спиноталамическому пути.

Ряд структур головного мозга оказывает нисходящее активирующее влияние на тормозные нейроны спинного мозга. К ним относятся центральное серое вещество, ядра шва, голубое пятно, латеральное ретикулярное ядро, паравентрикулярное и преоптическое ядра гипоталамуса. Соматосенсорная область коры объединяет и контролирует деятельность структур противоболевой системы. Нарушение этой функции может вызвать нестерпимую боль.

Важнейшую роль в механизмах противоболевой функции ЦНС играет эндогенная опиантная система (опиантные рецепторы и эндогенные стимуляторы).

Эндогенными стимуляторами опиантных рецепторов являются энкефалины и эндорфины. Некоторые гормоны, например, кортиколиберин могут стимулировать их образование. Эндорфины действуют преимущественно через морфинные рецепторы, которых особенно много в головном мозге: в центральном сером веществе, ядрах шва, среднем таламусе. Энкефалины действуют через рецепторы, расположенные преимущественно в спинном мозге.

Теории боли. Существует три теории боли:

1. Теория интенсивности. Согласно этой теории боль не является специфическим чувством и не имеет своих специальных рецепторов, а возникает при действии сверхсильных раздражителей на рецепторы пяти органов чувств. В формировании боли участвуют конвергенция и суммация импульсов в спинном и головном мозге.

2. Теория специфичности. В соответствии с данной теорией боль является специфическим (шестым) чувством, имеющим собственный рецепторный аппарат, афферентные пути и структуры головного мозга, перерабатывающие болевую информацию.

3. Современная теория боли базируется преимущественно на теории специфичности. Было доказано существование специфичных болевых рецепторов.

Вместе с тем в современной теории боли использовано положение о роли центральной суммации и конвергенции в механизмах боли. Наиболее важным достижением в разработке современной теории боли является исследование механизмов центрального восприятия боли и противоболевой системы организма.

Болевые рецепторы (ноцирецепторы)

Болевые рецепторы являются свободными окончаниями чувствительных миелиновых и безмиелиновых нервных волокон, расположенных в коже, слизистых оболочках, надкостнице, зубах, мышцах, органах грудной и брюшной полости и других органах и тканях. Число ноцирецепторов в коже человека примерно 100-200 на 1 кв. см. кожной поверхности. Общее число таких рецепторов достигает 2-4 млн.

Выделяют следующие основные виды болевых рецепторов:

1. Механоноцицепторы: реагируют на сильные механические раздражители, проводят быструю боль и быстро адаптируются.

2. Механотермические ноцицепторы: реагируют на сильные механические и тепловые (более 40 градусов) раздражители, проводят быструю механическую и термическую боль, быстро адаптируются.

3. Полимодальные ноцицепторы: реагируют на механические, термические и химические раздражители, проводят плохо локализованную боль, медленно адаптируются.

Проводящие пути болевой чувствительности. Болевая чувствительность туловища и конечностей, внутренних органов, от рецепторов которых отходят волокна первых нейронов, находятся в спинальных узлах. Аксоны этих нейронов входят в спинной мозг и переключаются на вторые нейроны, расположенные в

задних рогах. Часть болевой импульсации первых нейронов переключается на мотонейроны сгибателей и участвует в формировании защитных болевых рефлексов. Основная часть болевой импульсации (после переключения в задних рогах) поступает в восходящие пути, среди которых главными являются боковой спиноталамический и спинно-ретикулярный.

Болевая чувствительность лица и полости рта передается по волокнам первых нейронов тройничного ганглия, которые переключаются на вторые нейроны, расположенные преимущественно в спинальном ядре (от рецепторов кожи) и мостовом ядре (от рецепторов мышц, суставов) тройничного нерва. От этих ядер болевая импульсация проводится по бульботаламическим путям. По этим путям проводится и часть болевой чувствительности от внутренних органов по афферентным волокнам блуждающего и языкоглоточного нервов в ядро одиночного пути.

Таким образом, болевые ощущения передаются в мозг с помощью двух систем – медиальной и латеральной.

Медиальная система проходит через центральные участки мозга. Она ответственна за стойкую боль, передает сигналы в лимбическую систему, участвующую в эмоциональном поведении. Именно эта медиальная система обеспечивает эмоциональный компонент боли, который выражается в таких ее характеристиках, как «ужасная», «невыносимая» и т.п. Медиальная система состоит преимущественно из мелких волокон и завершается в таламусе. Эта система проводит сигналы медленно, не приспособлена для точного и быстрого проведения информации о сильных раздражителях в критических ситуациях. Она передает диффузные неприятные ощущения.

Латеральная система боли состоит из нервных трактов, проецирующихся в соматосенсорную кору головного мозга. Она наиболее активна при внезапной, резкой (фазической) боли, боли с четко выраженной локализацией. Латеральные пути отвечают за сенсорное качество боли, т.е. характер ощущения – пульсирующая боль, укол, жжение и т.д. Активность латеральной системы быстр затухает, поэтому фазическая боль кратковременна, она подвергается мощному торможению со стороны других структур.

Роль структур головного мозга в формировании боли

Ретикулярная формация ствола передает болевую информацию в неспецифические ядра таламуса, затем в кору головного мозга, а также в гипоталамус и лимбическую систему, усиливает и пролонгирует защитные реакции спинного мозга и ствола, вовлекает в ответ вегетативную (особенно симпатическую) нервную систему.

Таламус участвует в передаче и переработке информации: специфические ядра таламуса обеспечивают анализ локализации болевого раздражения, его силы и длительности, неспецифические ядра таламуса участвуют в формировании мотивационно-аффективного аспекта боли.

Лимбическая система получает болевую информацию от передних ядер таламуса и формирует эмоциональный компонент боли, запускает вегетативные, соматические

и поведенческие реакции, обеспечивающие приспособительные реакции к болевому раздражителю.

Кора постцентральной извилины получает болевую информацию в основном от специфических ядер таламуса и создает ощущение боли.

Двигательная кора (совместно с базальными ганглиями и мозжечком) формирует моторные программы болевого поведения.

Лобная кора обеспечивает самооценку боли (ее когнитивный компонент) и формирование целенаправленного болевого поведения. (Перерезка связей между лобной корой и таламусом – лоботомия- сохраняет ощущение боли у больных, но она их не беспокоит).

16.3. Проприоцептивная сенсорная система, её роль в организации двигательного акта.

Проприоцепция - это группа сигналов, посылаемых в центральную нервную систему специальными терминалами (проприоцепторами), расположенными в суставных капсулах, связках, сухожилиях и мышцах.

Проприоцепторы, среди которых выделяют мышечные рецепторы, или мышечные веретена (рецепторы растяжения), сухожильные рецепторы, или органы Гольджи (рецепторы мышечной силы), а также суставные рецепторы относятся к механорецепторам, посылающим в ЦНС информацию о положении, деформации и смещениях различных частей тела.

Функционирование этих рецепторов обеспечивает координацию всех подвижных органов и тканей животного и человека в состоянии покоя и во время любых двигательных актов. При экспериментальном выключении проприоцепторов животные теряют способность поддерживать естественные позы, двигаться и целесообразно реагировать на внешние воздействия.

Если человек закроет глаза и попытается написать текст, то буквы будут написаны достаточно четко. Этим простым способом легко убедиться в умении человека пользоваться информацией, идущей от мышц и суставов.

Проприоцепторы составляют периферическую часть проприоцептивной сенсорной системы, или двигательного анализатора. Вместе с тем, несмотря на то, что миллионы людей ежедневно пользуются услугами этого анализатора, мы до сегодняшнего дня знаем сравнительно мало о его деятельности. Это особенно касается работы коркового отдела двигательного анализатора. Внутренние проприоцепторы находятся в мышцах, сухожилиях, сухожильных влагалищах, межкостных мембранах, фасциях, тканях суставов, надкостнице и т.д. Среди них имеются неспециализированные рецепторы, встречающиеся и в других частях тела (свободные нервные окончания, инкапсулированные рецепторы типа телец Руффини и Пачини), и специализированные — мышечные веретена и сухожильные органы (или рецепторы) Гольджи.

Двигательный, или кинестетический, анализатор (мышечная сенсорная система) обеспечивает формирование так называемого мышечного чувства при изменении напряжения мышц, суставных сумок, связок и сухожилий. Проблема мышечно-суставных ощущений имеет исключительное значение для физиологии и психологии. Специфические особенности человека появились благодаря более

совершенной организации мышечной сенсорной системы по сравнению с животными.

И.М. Сеченов считал, что мышечное чувство является ближайшим регулятором движений и одним из орудий ориентации человека в пространстве и времени. Ощущения положения и перемещения тела в пространстве, ощущения во время трудовой деятельности и членораздельная речь лежат в основе формирования сознания человека и его представлений об окружающем мире.

Мышечное чувство обладает тремя качествами. Это, во-первых, *ощущение положения конечностей*, когда человек может определить положение своих конечностей и их частей относительно друг друга. Во-вторых, *ощущение движения*, когда, изменяя угол сгибания в суставе, человек осознаёт скорость и направление движения. Третьим качеством является *ощущение усилия*, когда человек может оценить мышечную силу, нужную для движения или удерживания суставов в определённом положении при подъёме или перемещении груза.

Наряду с кожной, зрительной и вестибулярной сенсорными системами двигательный анализатор оценивает положение тела в пространстве, позу, участвует в координации мышечной деятельности.

Двигательная сенсорная система служит для анализа состояния двигательного аппарата — его движения и положения. Информация о степени сокращения скелетных мышц, натяжении сухожилий, изменении суставных углов необходима для регуляции двигательных актов и поз.

Общий план организации. Двигательная сенсорная система состоит из следующих 3-х отделов:

- периферический отдел, представленный проприорецепторами, расположенными в мышцах, сухожилиях и суставных сумках;
- проводниковый и отдел, который начинается биполярными клетками (первыми нейронами), тела которых расположены вне ЦНС — в спинномозговых узлах. Один их отросток связан с рецепторами, другой входит в спинной мозг и передает проприоцептивные импульсы ко вторым нейронам в продолговатый мозг (часть путей от проприорецепторов направляется в кору мозжечка), а далее к третьим нейронам — релейным ядрам таламуса (в промежуточный мозг);
- корковый отдел находится в передней центральной извилине коры больших полушарий.

Функции проприорецепторов

К проприорецепторам относятся мышечные веретена, сухожильные органы (или органы Гольджи) и суставные рецепторы (рецепторы суставной капсулы и суставных связок). Все эти рецепторы представляют собой механорецепторы, специфическим раздражителем которых является их растяжение.

Мышечные веретена человека, представляют собой продолговатые образования длиной несколько миллиметров, шириной десятые доли миллиметра, которые расположены в толще мышцы. В разных скелетных мышцах число веретен на 1 г ткани варьирует от нескольких единиц до сотни.

Таким образом, мышечные веретена как датчики состояния силы мышцы и скорости ее растяжения реагируют на два воздействия: периферическое — изменение длины мышцы, и центральное — изменение уровня активации гамма-мотонейронов. Поэтому реакции веретен в условиях естественной деятельности мышц довольно сложны. При растяжении пассивной мышцы наблюдается активация рецепторов веретен; она вызывает миотатический рефлекс, или рефлекс на растяжение. При активном сокращении мышцы уменьшение ее длины оказывает на рецепторы веретена дезактивирующее действие, а возбуждение гамма-мотонейронов, сопутствующее возбуждению альфа-мотонейронов, приводит к реактивации рецепторов. Вследствие этого импульсация от рецепторов веретен во время движения зависит от длины мышцы, скорости ее укорочения и силы сокращения.

Сухожильные органы (рецепторы) Гольджи человека располагаются в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием, последовательно по отношению к мышечным волокнам.

Сухожильные органы представляют собой структуру вытянутой веретенообразной или цилиндрической формы, длина которой у человека может достигать 1 мм. Этот первичночувствующий рецептор. В условиях покоя, т.е. когда мышца не сокращена, от сухожильного органа идет фоновая импульсация. В условиях мышечного сокращения частота импульсации возрастает прямо пропорционально величине мышечного сокращения, что позволяет рассматривать сухожильный орган как источник информации о силе, развиваемой мышцей. В тоже время сухожильный орган слабо реагирует на растяжение мышцы.

В результате последовательного крепления сухожильных органов к мышечным волокнам (а в ряде случаев — к мышечным веретенам), растяжение сухожильных механорецепторов происходит при напряжении мышц. Таким образом, в отличие от мышечных веретен, сухожильные рецепторы информируют нервные центры о степени напряжения мышцы, и скорости его развития.

Суставные рецепторы реагируют на положение сустава и на изменения суставного угла, участвуя, таким образом, в системе обратных связей от двигательного аппарата и в управлении им. Суставные рецепторы информируют о положении отдельных частей тела в пространстве и относительно друг друга. Эти рецепторы представляют собой свободные нервные окончания или окончания, заключенные в специальную капсулу. Одни суставные рецепторы посылают информацию о величине суставного угла, т.е. о положении сустава. Их импульсация продолжается в течение всего периода сохранения данного угла. Она тем большей частоты, чем больше сдвиг угла. Другие суставные рецепторы возбуждаются только в момент движения в суставе, т.е. посылают информацию о скорости движения. Частота их импульсации возрастает увеличением скорости изменения суставного угла.

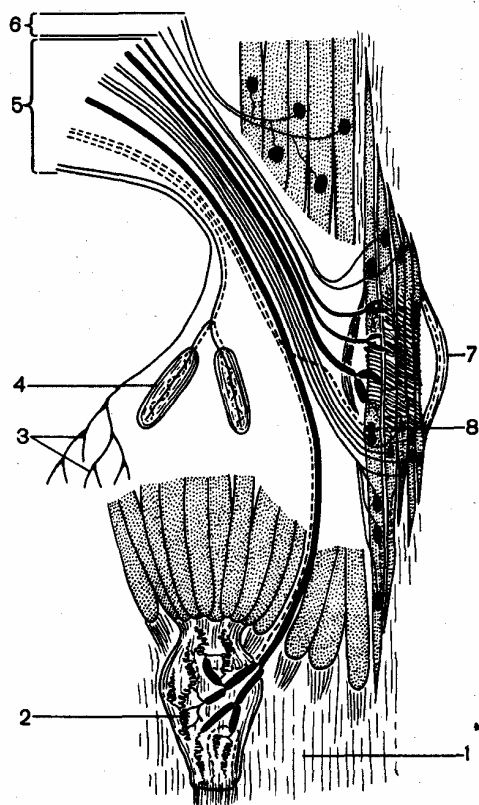


Рис. 76. Эфферентная иннервация скелетной мышцы:

1 — сухожилие мышцы; 2 — сухожильные рецепторы Гольджи; 3 — свободные окончания; 4 — тельца Фатера-Пачини; 5 — афферентные волокна; 6 — эфферентные волокна; 7 — мышечное веретено; 8 — окончания афферентных волокон.

Проводниковый и корковый отделы проприоцеп-тивного анализатора млекопитающих и человека. Информация от мышечных, сухожильных и суставных рецепторов поступает через аксоны первых афферентных нейронов, находящихся в спинномозговых ганглиях, в спинной мозг, где частично переключается на альфамотонейроны или на вставочные нейроны (например, на клетки Реншоу), а частично направляется по восходящим путям в высшие отделы головного мозга. В частности, по путям Флексига и Говерса проприоцептивная импульсация доставляется к мозжечку, а по пучкам Голля и Бурдаха, проходящим в дорсальных канатиках спинного мозга, она доходит до нейронов одноименных ядер, расположенных в продолговатом мозге.

Аксоны таламических нейронов (нейронов третьего порядка) оканчиваются в коре больших полушарий, главным образом, в соматосенсорной коре (постцентральная извилина) и в области сильвиевой борозды (соответственно, участки S-1 и S-2), а также частично в двигательной (префронтальной)

области коры. Эта информация используется двигательными системами мозга достаточно широко, в том числе для принятия решения о замысле движения, а также для его реализации. Кроме того, у человека на основе проприоцептивной информации формируются представления о состоянии мышц и суставов, а также, в целом, о положении тела в пространстве.

Сигналы, идущие от рецепторов мышечных веретен, сухожильных органов, суставных сумок и тактильных рецепторов кожи, называют кинестетическими, т. е. информирующими о движении тела. Их участие в произвольной регуляции движений различно. Сигналы от суставных рецепторов вызывают заметную реакцию в коре больших полушарий и хорошо осознаются. Благодаря им человек лучше воспринимает различия при движениях в суставах, чем различия в степени напряжения мышц при статических положениях или поддержании веса. Сигналы же от других проприорецепторов, поступающие преимущественно в мозжечок, обеспечивают бессознательную регуляцию, подсознательный контроль движений и поз.

Таким, образом, проприоцептивные ощущения дают человеку возможность воспринимать изменения положения отдельных частей тела в покое и во время совершаемых движений. Информация, поступающая от проприоцепторов, позволяет ему постоянно контролировать позу и точность произвольных движений,

дозировать силу мышечных сокращений при противодействии внешнему сопротивлению, например при подъеме или перемещении груза.

Проприоцептивное восприятие положения тела и движений происходит в результате объединения в соматосенсорной коре информации от всех разновидностей проприоцепторов.

Вестибулярный анализатор - анализатор, обеспечивающий анализ информации о положении и перемещениях тела в пространстве.

ЛИМБИЧЕСКАЯ СИСТЕМА



ЛИМБИЧЕСКИЕ КРУГИ

Большой круг Пейпса:

Гиппокамп → свод → мамиллярные тела → мамиллярно-таламический пучок Вик-д'Азира → таламус → поясная извилина → гиппокамп.

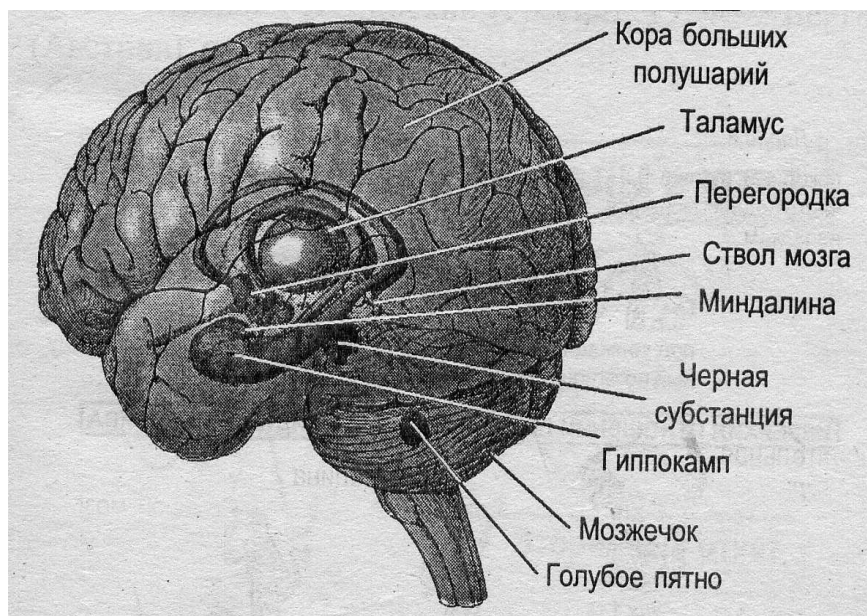
Малый круг НАУТА:

Миндалина → конечная полоска → гипоталамус → перегородка → миндалина.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ЛИМБИКИ ПО МАКЛИНУ (1970)

1. Нижний отдел – миндалины и гиппокамп – центры эмоций и поведения для выживания и самосохранения
2. Верхний отдел – поясная извилина и височная кора – центры общительности и сексуальности
3. Средний отдел – гипоталамус и поясная извилина – центры биосоциальных инстинктов

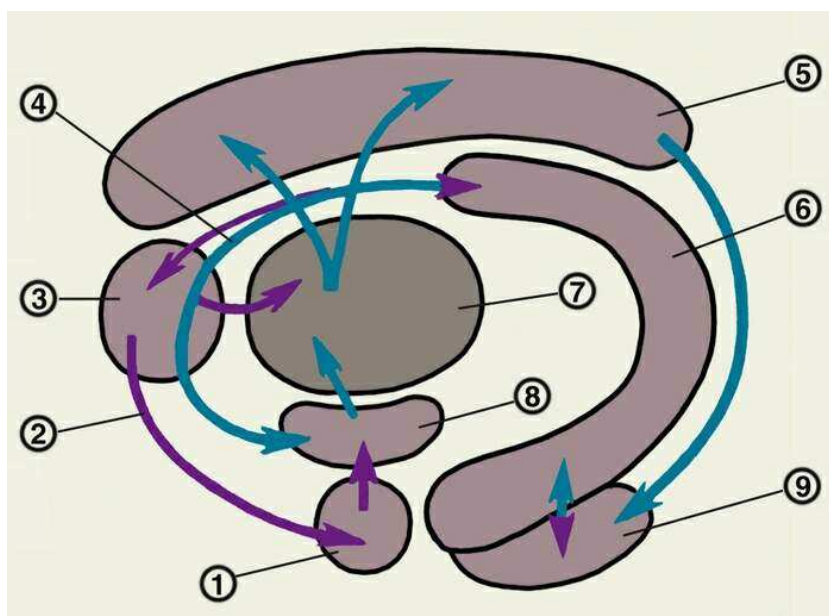
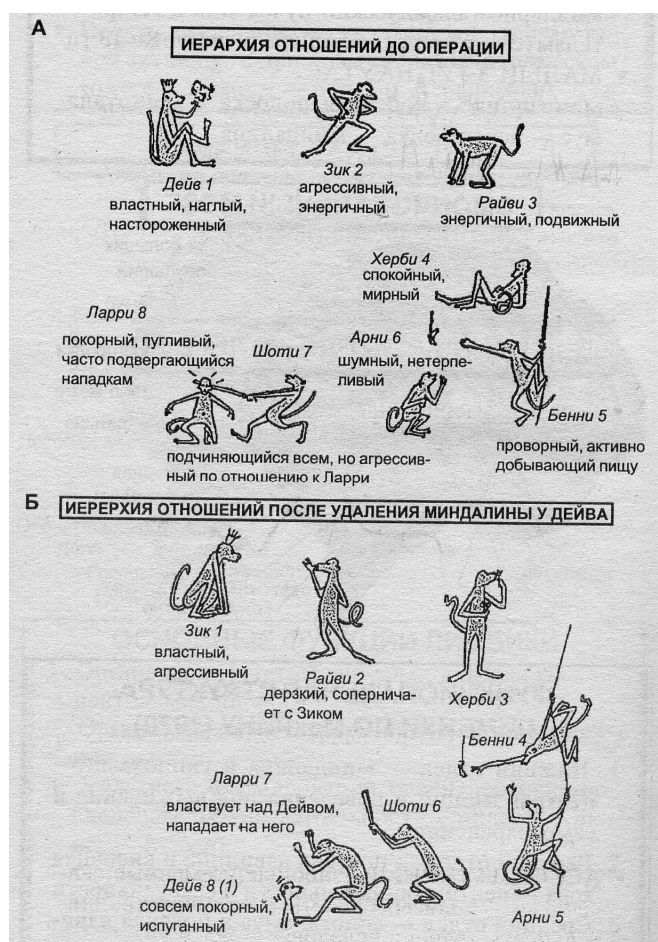
ЭМОЦИОНАЛЬНЫЙ МОЗГ



ЭФФЕКТЫ ПОРАЖЕНИЯ СТРИОПАЛЛИДАРНОЙ СИСТЕМЫ

- Поражения хвостатого ядра – гиперкинезы-атетозы и хорей (пляска святого Витта)
- Поражения паллидум – обеднение двигательной активности при повышенном пластическом тоне и треморе – Болезнь Паркинсона

РОЛЬ МИНДАЛИНЫ В ИЕРАРХИЧЕСКОМ ПОВЕДЕНИИ (по К.ПРИБРАМ)



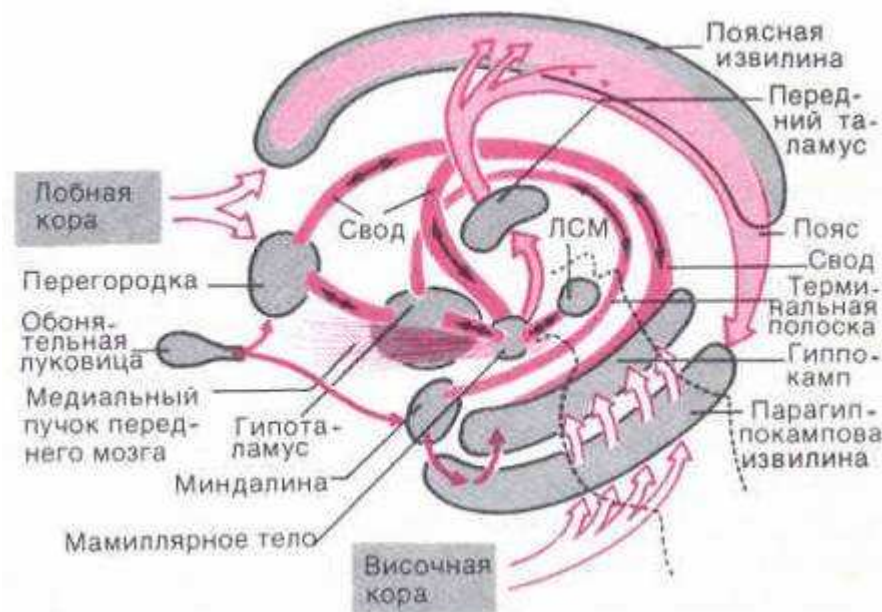
Морфофункциональная характеристика лимбической системы — схема взаимодействия структур круга Пейпса: 1 — амигдалоидная область; 2 — обонятельная система; 3 — перегородка; 4 — свод 5 — поясная извилина 6 — гиппокамп 7 — переднее ядро таламуса 8 — гипоталамус 9 — энторинальная кора; синими стрелками обозначены морфологические связи круга Пейпса, фиолетовыми — связи, не входящие в него.

Круги Пейпса и Наута

Функции лимбической системы мозга, состоящей из кругов Пейпса и Наута, в психических явлениях человека и высших животных и являются предметом познания психофизиологии. Психофизиология и нейропсихология - вот две базовые теории в построении общей психологии.

Важной структурой круга Пейпса является гиппокамп, благодаря которому поддерживается информация о текущих событиях. По орбитам круга Пейпса циркулируют паттерны - коды информации из нервных импульсов. Эти паттерны через таламус и поясную извилину передаются всей коре больших полушарий.

Круг Наута проходит через гипоталамус, через который психика управляет всей гормональной активностью организма. Круг Пейпса оперирует информацией, в круге Наута формируются мотивы ответного поведения. Оба круга взаимосвязаны через связь гипоталамуса с мамиллярным телом.



Круг Пейпса. Нейрофизиологам известна лимбическая система мозга (архипалеокортекс) под новой корой больших полушарий (неокортекс). Эту систему ещё называют эмоциональным мозгом - её мы и возьмём за основу для объяснения психических явлений человека.

Лимбическая система состоит из огромного множества замкнутых нервных волокон в которых циркулируют (реверберируют) нервные импульсы. Назовём одно такое волокно (замкнутую цепь нейронных аксонов) орбитой, систему нервных импульсов в орбите с определённым информационным кодом паттерном.



Круг Пейпса лимбической системы состоит из функционально важных для психики человека структур:

гиппокамп, гипоталамус, передний таламус, поясная извилина.

Поясная извилина имеет связь со всей корой больших полушарий. Гиппокамп является информационным центром лимбической системы. Гиппокамп имеет два вида нейронов, одни из которых поддерживают в памяти незнакомую информацию в течение 30 дней. Паттерны незнакомой информации от гиппокампа идут к гипоталамусу, повышая его гормональную активность и эмоциональное состояние, но в таламусе они прерываются. Таламус есть своего рода фильтр, который пропускает только известную информацию и отправляет её в поясную извилину, в неокортекс для формирования ответного поведения.

Не всегда следует с получением сведения сразу же запускать поведение, необходимо выждать время. И вся информация, отфильтрованная таламусом, реверберирует в круге Пейпса, её поддерживает второй вид нейронов гиппокампа. Паттерны, совершающие полный оборот по кругу Пейпса, есть сознание. Сознание есть вся совокупность оперативной информации, необходимая для регулирования текущего поведения. Как только поведение достигает определённой цели, имеющееся сознание в лимбической системе затухает, человек переходит к новому сознанию.

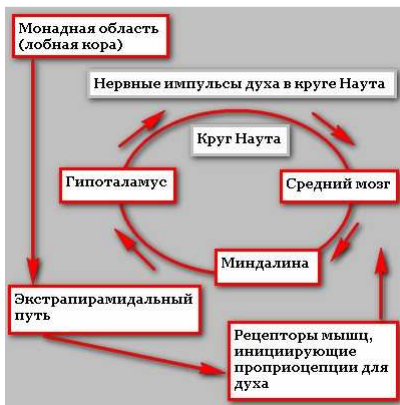
Гиппокамп, пропуская через себя сознание, одновременно поддерживает и подсознание, то есть те паттерны, которые не пропускает таламус, не укладываются они в его логических связях. Подсознание действует на гипоталамус, обуславливает состояние тревожности, но человек его не осмысливает, не понимает.

Вся совокупность сведений о предмете фиксируется в матрице. Матрица состоит из орбит и паттернов в этих орбитах. Причём, как и в матрице из линейной алгебры, на каждой орбите (строке) определённое количество паттернов (элементов). Достигается это в результате латерального торможения: если орбита более возбуждённая, имеет высокую плотность паттернов, то она доминирует и затормаживает соседние орбиты. Таким образом, в матрице сохраняются орбиты с равными плотностями паттернов. Менее возбуждённые орбиты отражают сведения о предмете, к которым субъективно мало интереса - и они выпадают из матрицы, из сознания.

Выпадение орбит из матрицы назовём редукцией. Редукция бывает эмоциональной и логической. Эмоциональную редукцию осуществляют доминирующие орбиты, затормаживающие орбиты с меньшим возбуждением. Логическая редукция протекает в структуре таламуса посредством нейронов с тормозным медиатором. Если два каких-то сведения исключают третье сведение, то соответствующие им орбиты затормаживают третью орбиту.

Вообще, ядра таламуса, имеющие связь с лимбической системой, назовём рассудком. Рассудок имеет наследственные или приобретённые логические связи из нейронов, которые обрабатывают сведения о предмете и направляют их к определённым нейронам неокортекса.

Функциональной единицей неокортекса является не нейрон, а колонка, состоящая из звёздчатых и одного пирамидного нейрона, расположенных друг над другом в шести слоях коры. У каждой матрицы есть определитель - это колонка неокортекса, соответствующая предмету.



Матрица реверберирует по кругу Пейпца, находится в сознании и одновременно поддерживает активность определителя. Если матрица не поддерживает активность определителя, то определитель спит и никак не реагирует на предмет восприятия.

КРУГ НАУТА в лимбической системе имеет меньший размер, чем круг Пейпца, но функциональное значение его гораздо выше.

Реверберируют по кругу нервные импульсы проприоцепций из рецепторов мышц. Сокращает рецепторы мышц лобная кора неокортекса.

Если таламус есть рассудок, то лобная кора (монадная область) есть разум человека.

Классификация рецепторов.

В основу классификации рецепторов положено несколько критериев.

- ❖ Психофизиологический характер ощущения: тепловые, холодовые, болевые и др.
- ❖ Природа адекватного раздражителя: механо-, термо-, хемо-, фото-, баро-, осморецепторы и др.
- ❖ Среда, в которой рецептор воспринимает раздражитель: экстеро-, интерорецепторы.
- ❖ Отношение к одной или нескольким модальностям: моно- и полимодальные (мономодальные преобразуют в нервный импульс только один вид раздражителя - световой, температурный и т. д., полимодальные могут несколько раздражителей преобразовать в нервный импульс - механический и температурный, механический и химический и т. д.).
- ❖ Способность воспринимать раздражитель, находящийся на расстоянии от рецептора или при непосредственном контакте с ним: контактные и дистантные.
- ❖ Уровень чувствительности (порог раздражения): низкопороговые (механорецепторы) и высокопороговые (ноцицепторы).
- ❖ Скорость адаптации: быстроадаптирующиеся, (тактильные), медленноадаптирующиеся (болевые) и неадаптирующиеся (вестибулярные рецепторы и проприорецепторы).
- ❖ Отношение к различным моментам действия раздражителя: при включении раздражителя, при его выключении, на протяжении всего времени действия раздражителя.
- ❖ Морфофункциональная организация и механизм возникновения возбуждения: первичночувствующие и вторичночувствующие.

В первичночувствующих рецепторах стимул действует на воспринимающий субстрат, заложенный в самом сенсорном нейроне, который при этом возбуждается непосредственно (первично) раздражителем. К первичночувствующим рецепторам относятся: обонятельные, тактильные рецепторы и мышечные веретена.

К вторичночувствующим относятся те рецепторы, у которых между действующим стимулом и сенсорным нейроном располагаются дополнительные рецептирующие клетки, при этом сенсорный нейрон возбуждается не непосредственно стимулом, а опосредовано (вторично) - потенциалом

рецептирующей клетки. К вторичночувствующим рецепторам относятся: рецепторы слуха, зрения, вкуса, вестибулярные рецепторы.

Механизм возникновения возбуждения у этих рецепторов различен. В первичночувствующем рецепторе трансформация энергии раздражителя и возникновение импульсной активности идет в самом сенсорном нейроне. У вторичночувствующих рецепторов между сенсорным нейроном и стимулом расположена рецептирующая клетка, в которой под влиянием раздражителя идут процессы трансформации энергии раздражителя в процесс возбуждения. Но в этой клетке не возникает импульсной активности. Рецепторные клетки синапсами соединены с сенсорными нейронами. Под влиянием потенциала рецептирующей клетки выделяется медиатор, который возбуждает нервное окончание сенсорного нейрона и вызывает в нем появление локального ответа - постсинаптического потенциала. Он оказывает деполяризующее действие на отходящее нервное волокно, в котором возникает импульсная активность.

Следовательно, у вторичночувствующих рецепторов локальная деполяризация возникает дважды: в рецептирующей клетке и в сенсорном' нейроне. Поэтому принято называть градуальный электрический ответ рецептирующей клетки рецепторным потенциалом, а локальную деполяризацию сенсорного нейрона генераторным потенциалом, имея в виду, что он генерирует в отходящем от рецептора нервном волокне распространяющееся возбуждение. У первичночувствующих рецепторов рецепторный потенциал является и генераторным. Таким образом, рецепторный акт можно изобразить в виде следующей схемы.

Для первичночувствующих рецепторов:

I этап - специфическое взаимодействие раздражителя с мембраной рецептора;

II этап - возникновение рецепторного потенциала в месте взаимодействия раздражителя с рецептором в результате изменения проницаемости мембраны для ионов натрия (или кальция);

III этап - электротоническое распространение рецепторного потенциала к аксону сенсорного нейрона (пассивное распространение рецепторного потенциала вдоль нервного волокна называется электротоническим);

IV этап - генерация потенциала действия;

V этап - проведение потенциала действия по нервному волокну в ортодромном направлении.

Для вторичночувствующих рецепторов:

I-III этапы совпадают с такими же этапами первичночувствующих рецепторов, но протекают они в специализированной рецептирующей клетке и заканчиваются на ее пресинаптической мембране;

IV этап - выделение медиатора пресинаптическими структурами рецептирующей клетки;

V этап - возникновение генераторного потенциала на постсинаптической мембране нервного волокна;

VI этап - электротоническое распространение генераторного потенциала по нервному волокну;

VII этап - генерация потенциала действия электрогенными участками нервного волокна;

VIII этап - проведение потенциала действия по нервному волокну в ортодромном направлении.

СЛУХОВЫЕ ФУНКЦИИ.

Анализ частоты звука (высоты тона). Звуковые колебания разной частоты вовлекают в колебательный процесс основную мембрану на всем ее протяжении неодинаково. Локализация амплитудного максимума бегущей волны на основной мембране зависит от частоты звука. Таким образом, в процесс возбуждения при действии звуков разной частоты вовлекаются разные рецепторные клетки спирального органа. В улитке сочетаются два типа кодирования, или механизма различения, высоты тонов: пространственный и временной. Пространственное кодирование основано на определенном расположении возбужденных рецепторов на основной мембране. Однако при действии низких и средних тонов, кроме пространственного, осуществляется и временное кодирование: информация передается по определенным волокнам слухового нерва в виде импульсов, частота следования которых повторяет частоту звуковых колебаний (см. рис. 14.14). О настройке отдельных нейронов на всех уровнях слуховой системы на определенную частоту звука свидетельствует наличие у каждого из них специфической частотно-пороговой характеристики — зависимости пороговой интенсивности звука, необходимой для возбуждения нейрона, от частоты звуковых колебаний. Для каждого нейрона существует оптимальная, или характеристическая, частота звука, на которую порог реакции нейрона минимален, а в обе стороны по диапазону частот от этого оптимума порог резко возрастает. При надпороговых звуках характеристическая частота дает и наибольшую частоту разрядов нейрона. Таким образом, каждый нейрон настроен на выделение из всей совокупности звуков лишь определенного, достаточно узкого участка частотного диапазона. Частотно-пороговые кривые разных клеток не совпадают, а в совокупности перекрывают весь частотный диапазон слышимых звуков, обеспечивая полноценное их восприятие.

Анализ интенсивности звука. Сила звука кодируется частотой импульсации и числом возбужденных нейронов. Увеличение числа возбужденных нейронов при действии все более громких звуков обусловлено тем, что нейроны слуховой системы отличаются друг от друга по порогам реакций. При слабом стимуле в реакцию вовлекается лишь небольшое число наиболее чувствительных нейронов, а при усилении звука в реакцию вовлекается все большее число дополнительных нейронов с более высокими порогами реакций. Кроме того, пороги возбуждения внутренних и наружных рецепторных клеток неодинаковы: возбуждение внутренних волосковых клеток возникает при большей силе звука, поэтому в зависимости от его интенсивности меняется соотношение числа возбужденных внутренних и наружных волосковых клеток.

Слуховые ощущения. Тональность (частота) звука. Человек воспринимает звуковые колебания с частотой 16—20 000 Гц. Этот диапазон соответствует 10—11 октавам. Верхняя граница частоты воспринимаемых звуков зависит от возраста человека: с годами она постепенно понижается и старики часто не слышат высоких тонов. Различение частоты звука характеризуется тем минимальным различием по частоте двух близких звуков, которое еще улавливается человеком. При низких и средних частотах человек способен заметить различия в 1—2 Гц. Встречаются люди

с абсолютным слухом: они способны точно узнавать и обозначать любой звук даже при отсутствии звука сравнения.

Слуховая чувствительность. Минимальную силу звука, слышимого человеком в половине случаев его предъявления, называют абсолютным порогом слуховой чувствительности. Пороги слышимости зависят от частоты звука. В области частот 1000—4000 Гц слух человека максимально чувствителен. В этих пределах слышен звук, имеющий ничтожную энергию. При звуках ниже 1000 и выше 4000 Гц чувствительность резко уменьшается: например, при 20 и при 20 000 Гц пороговая энергия звука в миллион раз выше (нижняя кривая AEF GD на рис. 14.16).

Усиление звука может вызвать неприятное ощущение давления и даже боль в ухе. Звуки такой силы характеризуют верхний предел слышимости (кривая ABCD на рис. 14.16) и ограничивают область нормального слухового восприятия.

Лекция 17. «Типы высшей нервной деятельности животных и человека»

17.1. Типы высшей нервной деятельности животных и человека

17.2. Генотип и фенотип

17.3. Качественная оценка типов высшей нервной деятельности

17.4. Специфические особенности высшей нервной деятельности человека

17.5. Типы высшей нервной деятельности, основанные на взаимодействии 1 и 2 сигнальных систем

17.1. Типы высшей нервной деятельности животных и человека

Разнообразие человеческих типов и характеров издавна привлекало внимание ученых. Первые попытки дать классификацию человеческих темпераментов принадлежат знаменитому древнегреческому врачу Гиппократу. В его классификации присутствуют 4 типа темперамента: меланхолик, сангвиник, флегматик и холерик. Каждый из этих типов был охарактеризован Гиппократом по особенностям поведения, склонности к различным заболеваниям, по характеру протекания тех или иных болезней, скорости выздоровления. Люди меланхолического темперамента, по описаниям Гиппократа, отличаются нерешительным, подчас трусливым поведением, пессимизмом, неуверенностью, склонностью к длительным затяжным болезням. Люди сангвинического темперамента характеризуются энергичностью, оптимистичностью взглядов, устойчивостью к жизненным невзгодам и болезням, высокой общительностью. Для людей флегматического темперамента свойственны спокойствие и невозмутимость, медлительность, постоянство в привычках и действиях, устойчивость к заболеваниям. И, наконец, люди холерического темперамента безудержны в проявлении своих эмоций и переживаний, что делает их поведение подчас неуправляемым и агрессивным.

Предложенная Гиппократом классификация человеческих темпераментов оказалась чрезвычайно точной и всеобъемлющей, в силу чего она и существует уже более 2000 лет. Однако, Гиппократ, описав основные темпераменты, не смог в силу объективных причин объяснить механизмы, лежащие в их основе.

Павлов подвел естественнонаучную основу под предложенную Гиппократом классификацию. Наблюдая за поведением животных в течение 60 лет своей научной деятельности, Павлов был поражен разнообразием в поведении животных, в их способности образовывать многочисленные условные рефлексы, вырабатывать и изменять динамические стереотипы и пр. Павлов пришел к выводу, что основу этих различий составляют индивидуальные особенности двух основных нервных процессов в коре больших полушарий — возбуждения и торможения. В качестве основных свойств возбуждения и торможения он выделил: 1. силу нервных процессов; 2. уравновешенность нервных процессов; 3. подвижность нервных процессов. Различные комбинации этих свойств возбуждения и торможения позволили Павлову выделить 4 основных типа высшей нервной деятельности и соотнести их с типами темпераментов Гиппократа. Согласно схеме, всех животных можно разделить на 2 группы в зависимости от силы нервных процессов: слабый тип и сильные типы (рис. 16). Для представителей слабого типа характерна слабость, как процесса возбуждения, так и процесса торможения. Слабость процесса возбуждения проявляется в том, что животные не могут реагировать усилением условных реакций на усиление условных раздражителей. Это связано с низкой

работоспособностью корковых клеток, в которых развивается запредельное торможение как мера биологической защиты клеток от переутомления. У представителей сильного типа увеличение или удлинение времени действия условного сигнала сопровождается усилением условнорефлекторного ответа. Представители слабого типа соответствуют меланхолическому темпераменту по классификации Гиппократ.



Рис. 16. Классификация типов нервной системы

Животных с сильным типом делят на 3 группы в зависимости от уравновешенности и подвижности нервных процессов. Так, есть животные с сильными, неуравновешенными процессами, у которых возбуждение преобладает над торможением. Это, как правило, легко возбудимые, агрессивные животные. По классификации Гиппократ они относятся к холерическому типу. Сильный уравновешенный тип подразделяется на 2 подгруппы в зависимости от подвижности нервных процессов. Это свойство подразумевает скорость смены возбуждения торможением и торможения возбуждением в коре больших полушарий. Сильный, уравновешенный, малоподвижный (инертный) тип характеризуется сильными процессами возбуждения и торможения, их уравновешенностью и инертностью, то есть у представителей этого типа возбуждение с трудом сменяется торможением, а торможение — возбуждением. Последнее свойство проявляется в том, что у таких животных очень трудно переделать динамический стереотип. Данный тип, по классификации Гиппократ, относится к флегматическому темпераменту. И, наконец, четвертый тип — сильный, уравновешенный, подвижный. У животных такого типа, в отличие от предыдущего, возбуждение



Рис. 17. Четыре типа реагирования на одну и ту же ситуацию в зависимости от темперамента

и торможение легко сменяют друг друга, что проявляется в относительной легкости переделки старых и выработки новых динамических стереотипов. По классификации Гиппократ этот тип относится к сангвиническому темпераменту.

Таким образом, предложенная Гиппократом характеристика основных типов, получила свое естественно-научное объяснение в трудах И.П.Павлова, положившего

в основу классификации основные свойства нервных процессов - силу, уравновешенность и подвижность.

Надо отметить, что представители основных типов темпераментов в чистом виде встречаются крайне редко как у животных, так и у человека. Гораздо чаще наблюдаются смешанные типы, позволяющие говорить о вариациях основных типов - меланхолика, холерика, сангвиника и флегматика. Поведенческие особенности четырех типов темпераментов в одной и той же критической ситуации хорошо иллюстрирует рисунок художника Бидструпа (рис. 17).

17.2. Генотип и фенотип

Основные свойства нервных процессов — возбуждения и торможения (сила, уравновешенность, подвижность), составляющие основу четырех базисных типов и их вариаций, передаются по наследству и составляют, следовательно, генотип животных и человека. В ходе индивидуального развития (онтогенеза) на основе генотипа формируется характер, или фенотип. Фенотип, таким образом, является итогом воздействия на генотип биологических и социальных факторов внешней среды. Особую роль в формировании характера человека играют социальные факторы, определяющие совокупность социально значимых черт личности, таких как чувство ответственности, чувство долга, честность, порядочность, целеустремленность, трудолюбие, отзывчивость и целый ряд других качеств. Социальная среда, представленная семьей, школой, группами по интересам, на основе одного и того же генотипа может сформировать совершенно различные по социальной значимости характеры. Примером могут служить результаты исследований типов высшей нервной деятельности у учащихся выпускных классов, проведенных сотрудниками Павлова.

Анализируя успеваемость выпускников и исследуя типы их нервной деятельности, ученые пришли к неожиданному на первый взгляд выводу: как среди отличников, так и среди неуспевающих были ученики всех типов высшей нервной деятельности. Таким образом, отношение к учебе определяется не врожденными свойствами высшей нервной деятельности генотипом), а теми социально значимыми качествами личности, которые составляют основу характера и формируются воспитанием. Другим примером являются наблюдения за ткачихами-многостаночницами, работа которых на нескольких станках предполагает наличие сильного типа нервной системы. Однако, оказалось, что среди этих женщин представлены все типы, в том числе и слабый. Анализируя работу женщин, исследователи обнаружили, что тип нервной системы определял выбор тактики и организации рабочего дня. Женщины со слабым типом нервной системы, в отличие от женщин с сильным типом, заранее принимали все возможные меры, обеспечивающие в течение рабочего дня бесперебойную работу станков, что давало возможность работать в оптимальном для слабого типа, не приводящем к переутомлению.

17.3. Качественная оценка типов высшей нервной деятельности

Павлов утверждал, что различные типы ВНД характеризуются неодинаковой устойчивостью к заболеваниям, в силу чего сангвиник и флегматик были отнесены им к «золотой середине» человечества, в то время как меланхолик и холерик были названы «крайними типами» склонными, в частности, к нервно-психическим расстройствам. В современных условиях, когда резко возросли стрессовые нагрузки, провоцирующие развитие заболеваний сердечно-сосудистой системы,

онкологических, язвенных болезней, диабета, несомненным лидером по склонности к сердечно-сосудистой патологии являются люди с холерическим темпераментом. Таким образом, генотип определяет индивидуальную устойчивость к заболеваниям различного рода, что подтверждает гениальные догадки Гиппократ, высказанные им более 2000 лет назад. Следовательно, качественная оценка типа ВНД предполагает медицинский аспект, но не социальный, поскольку социальная значимость личности определяется не генотипом, а фенотипом или характером.

17.4. Специфические особенности высшей нервной деятельности человека

Наряду с общими для животных и человека типами высшей нервной деятельности, описанные выше, у человека выделяют ещё несколько типов, связанных со спецификой его высшей нервной деятельности. Павлов создал учение о первой и второй сигнальных системах действительности. К первой сигнальной системе относятся общие для животных и человека системы условных и безусловных рефлексов на непосредственные сигналы внешнего мира. У животных эта сигнальная система является единственной, обеспечивая надлежащей мере процессы адаптации и выживания к изменяющимся условиям внешней среды. У человека в силу социальной природы, группового образа жизни и совместной трудовой деятельности сформировалась вторая сигнальная система действительности «чрезмерная прибавка» по выражению Павлова. Ко второй сигнальной системе относятся слова – видимые, слышимые, произносимые то есть речь, как способ коммуникации людей. Появление, развитие, совершенствование второй сигнальной системы дало человеку неоспоримые преимущества даже перед его высокоорганизованными предшественниками – обезьянами. Благодаря слову, мир человека как бы удвоился, поскольку каждый реальный предмет, событие получили вербальный (словесный) эквивалент. В силу этого человек может оперировать реальными предметами, как животное, но и вербальными символами, отвлекаясь от реальной действительности. Иными словами, в отличие от животных, обладающих конкретно-чувственным мышлением на базе первой сигнальной системы, а человек способен к абстрактно-логическому мышлению на базе второй сигнальной системы. Этот качественный скачок дал человеку огромные преимущества перед животными. Действительно, вся история цивилизации стала возможной, лишь благодаря развитию второй сигнальной системы, обеспечивающей развитие науки, искусства, образования. В мире животных есть также виды, для которых характерен групповой образ жизни, предусматривающий определенные формы обмена информации между особями (пчелы, осы, муравьи, млекопитающие, птицы, ведущие стадный, стайный образ жизни). Вся система коммуникаций у животных осуществляется на основе первой сигнальной системы, включая реакции на запахи (феромоны), жесты, позы, звуки и т.д. Эти реакции могут быть, как врожденными, так и условными, но все они обеспечивают конкретное поведение на конкретные стимулы. Как известно, среди птиц есть виды, способные к звукоподражанию в такой степени, что может сложиться впечатление об осмысленном произношении слов, например, попугаями, скворцами. В действительности, в данном случае речь идет о выработке условных имитационных голосовых реакций, воспроизводимых в определенной конкретной ситуации, которая и является условным стимулом. Хорошим доказательством того факта, что животные не понимают смысла слов, на которые у них выработаны условные рефлексы, является следующее наблюдение. У собаки слово «врач» подкреплялось

едой, в результате чего у неё выработался пищевой условный рефлекс в форме слюноотделения на слово «врач». Если, однако, собака услышит слово «доктор», то никакой условный рефлекс не будет наблюдаться, так как для неё важен просто набор определенных звуков, но не смысл слов, который для них не доступен.

В отличие от животных, человек, у которого выработан определенный, например, двигательный условный рефлекс на слово «врач», будет положительно реагировать и на слово «доктор», то есть для человека важен смысл слов, в силу чего синонимы основного условного словесного сигнала будут вызывать те же условные рефлексы. У человека, в отличие от животного, можно наблюдать следующую закономерность. Если выработать условный рефлекс на слово «врач» в виде нажатия, например, на определенную клавишу компьютера, то такую реакцию у человека будет вызывать предъявление на табло написанного слова «врач» или «доктор». Таким образом, способность животных реагировать на слова основана на принципах образования условных рефлексов на определенный набор звуков, в то время как у человека основным свойством слов является их смысловое значение. Следовательно, животные не обладают зачатками второй сигнальной системы даже в примитивной форме. Оперирование словами, символами реальных вещей и событий, присуще только человеку, обеспечивая возможность его ориентации в прошлом, настоящем и способность прогнозировать будущее.

Первая и вторая сигнальные системы человека находятся в непрерывном взаимодействии, обеспечивая его адаптацию к внешнему миру. Наличие такого взаимодействия иллюстрируется следующим опытом. У человека вырабатывается условный двигательный рефлекс на гудок в виде нажатия на определенную кнопку. После выработки данного условного рефлекса произнесенное экспериментатором слово «гудок» вызовет у испытуемого ту же условную реакцию. Звучание гудка, подкрепленное движением испытуемого, сопровождается выработкой двигательного условного рефлекса по принципу первосигнальности. Возможность произносимого экспериментатором слова «гудок» вызывать сразу же подобную реакцию у испытуемого, свидетельствует об иррадиации возбуждения из первой сигнальной системы во вторую сигнальную систему.

Взаимодействие систем может выражаться и в форме подавления реакций. Так, если выработан описанный выше условный рефлекс на гудок, то при одновременном звучании гудка и слов «гудок не гудит» условное движение тормозится. В этом случае вторая сигнальная система тормозит первую сигнальную систему.

Совместная трудовая деятельность людей явилась первотолчком для развития речи и необходимым условием ее постоянного развития и совершенствования. Есть ли элементы трудовой деятельности у животных? Безусловно, животные очень деятельны, что проявляется в форме инстинктивных действий по добыванию пищи, постройки гнезд и убежищ, ухода за потомством и др. Однако, животные не используют, в отличие от человека, орудий труда, не хранят, не совершенствуют их. Подчас животные демонстрируют «догадливость», используя для определенных целей подсобные средства. Например, орел, взяв в клюв камень, взлетает и бросает его на панцирь черепахи, разбивая его, таким образом. Маленькие птички Дарвинские выюрки, чтобы достать насекомых из-под коры деревьев, улетают в поисках кактуса, отламывают от него колючку и возвращаются к нужному дереву, где с помощью колючки извлекают насекомых из трещин коры. Используемые

животными подсобные средства не являются орудиями труда в том смысле, в каком они являются для человека. Человек создает, совершенствует орудия труда, хранит их, передает следующим поколениям, в силу чего и возможен был прогресс в орудиях труда, отправной точкой в котором были камень и палка, а конечным продуктом на данном этапе развития общества являются компьютеры, интернет, космические корабли, атомные реакторы и пр.

17.5. Типы высшей нервной деятельности, основанные на взаимодействии 1 и 2 сигнальных систем

Первая сигнальная система, обеспечивающая восприятие непосредственных стимулов внешнего мира, связана с правым полушарием, отвечающим за конкретно-чувственное мышление. Вторая сигнальная система связана в основном с левым полушарием, обеспечивающим в силу этих причин абстрактно-логическое мышление. Таким образом, взаимодействие между двумя сигнальными системами у человека определяется взаимодействием правого и левого полушарий. Если правое и левое полушария уравновешены в своих функциях, то у человека в его поведении и психике проявляется уравновешенность первой и второй сигнальных систем, то есть человек в равной степени способен к конкретно-чувственному и абстрактно-логическому мышлению. Подавляющее большинство людей относятся к такому типу, называемому средним типом.

У некоторых людей более активным является правое полушарие, в силу чего у них доминирует первая сигнальная система, обеспечивающая конкретно-чувственное, яркое, образное восприятие внешнего мира. Как правило, эти люди художественно одарены и способны к творческой деятельности в различных областях искусства и литературы. Это художественный тип, к которому относятся поэты, художники, актеры, музыканты.

Противоположный тип людей, у которых доминирует левое полушарие, получил название мыслительного. Люди этого типа с хорошо развитой второй сигнальной системой, способны к абстрактному мышлению, и, следовательно, к занятиям научной деятельностью. И, наконец, крайне редко встречаются люди художественно-мыслительного типа, у которых по сравнению со средним типом гипертрофированны (функционально) и правое, и левое полушария, что обеспечивает мощное развитие и конкретно-чувственного, и абстрактно-логического мышления. Эти люди сочетают в себе способности к художественному и научному творчеству. К столь редким в истории человечества гениям относятся Леонардо да Винчи, Микеланджело, Гете, Ломоносов. Как известно, творчество этих людей охватывало не только сферы искусства, но и сферы науки и познания.

Лекция 18. Межнейронные связи коры больших полушарий (принцип Маунткасла).

18.1. Модульное строение нервной системы

18.2. Крупная единица новой коры, обрабатывающая информацию; картирование многих переменных в пакете мини-колонок

18.3. Кора большого мозга

18.4. Сенсорные области

18.5. Моторные области

18.6. Ассоциативные области

18.7. Электрические проявления активности коры большого мозга

18.8. Межполушарные взаимоотношения

18.1. Модульное строение нервной системы

Общая идея заключается в том, что крупные образования в нервной системе, известные под названиями задний рог, ретикулярная формация, дорсальный таламус, зальные ганглии, новая кора и т. д., в свою очередь состоят из локальных цепей. Эти цепи образуют модули, которые в разных местах варьируют по числу клеток структурной организации или способу обработки информации нейронами, но которые на первом уровне анализа оказываются сходными в любом крупном образовании. Модули, группируются в эти образования на основе преобладающей внешней связи, необходимости повторов общей функции в пределах топографического поля или на основе некоторых межмодульных взаимодействий. Не все элементы в группе модулей, составляющих единое образование, обязательно соединены со всеми его внешними связями; так, вся группа модулей, составляющая данное образование, разбита на подгруппы разными связями с обособленными таким же образом подгруппами в других крупных образованиях. Эти специфические связи могут сохранять отношения с соседними элементами в топографическом смысле и во всех случаях сохранять топологический порядок. Таким образом, тесно соединенные подгруппы нескольких разных крупных образований составляют строго распределенные системы; предполагается, что эти распределенные системы обслуживают распределенные функции.

Колончатая организация новой коры: основная единица

Основная единица функции в новой коре представляет собой вертикально ориентированную группу клеток, соединенных множеством связей по вертикальной оси, проходящей через все слои коры, и с малым числом связей по горизонтали. Такая мысль сначала возникла как предсказание на основании анатомического изучения внутрикорковой клеточной структуры и получила самое серьезное подтверждение благодаря результатам электрофизиологических исследований первичных сенсорных областей новой коры. В последнее время дополнительные свидетельства в пользу этой гипотезы принесли многочисленные работы по изучению внутренних и внешних корковых связей, особенно те работы, в которых применены новые методы идентификации клеток, дающих начало другим связям, и локусов, где оканчиваются связующие аксоны.

Я обозначаю основную модульную единицу новой коры как мини-колонку. Это вертикально ориентированная цепь клеток, образованная миграцией нейронов из зародышевого эпителия нервной трубки вдоль, радиальных глиальных клеток к местам—их назначения в коре, как это описано Ракичем. Если эта мини-колонка

сравнима по величине с корковыми цилиндрами, в которых Рокел и др. производили подсчеты нейронов, то она содержит около 110 клеток. Эта цифра остается почти неизменной в разных областях новой коры и у разных видов млекопитающих, за исключением стриарной коры приматов, где она составляет 260. Такая цепь клеток занимает в пространстве коры слегка изогнутый, почти вертикальный цилиндр диаметром около 30 мкм. Общий объем новой коры человека составляет около 1000 см³. Если принять ее среднюю толщину равной 2500 мкм, то тогда новая кора головного мозга, человека имеет поверхность около 4000 см² и содержит около 600 млн. мини-колонок и примерно 50 млрд. нейронов.

18.2. Крупная единица новой коры, обрабатывающая информацию; картирование многих переменных в пакете мини-колонок

Изучение первичной соматосенсорной и моторной коры и двух областей гомотипической коры теменной доли оказало, что в новой коре можно идентифицировать обрабатывающие, информацию единицы гораздо крупнее мини-колонок. Есть указания, что диаметры или ширина этих более крупных единиц составляют для разных областей от 500 до 1000 мкм. Кроме того, ясно, что такие единицы варьируют по форме своего поперечного разреза — они могут быть круглыми или овальными или иметь форму палочек. Если учесть размеры более крупной обрабатывающей информацию единицы в зрительной коре, которую я назвал макро-колодкой, то можно рассчитать что новая кора человека содержит около 600 000 крупных единиц, причем каждая из них содержит несколько сот мини-колонок. Эти вычисления сделаны с высокой степенью неопределенности и приводятся здесь, только чтобы показать порядок величин.

Эта крупная обрабатывающая информацию единица охарактеризована как по статическим, так и по динамическим свойствам ее нейронов. Что касается зрительной коры, то место в ней такой единицы, разумеется, определяется прежде всего местом в поле зрения. Крупная единица характеризуется ориентацией и тем, с каким глазом она связана. Ориентационные свойства являются результатом обработки информации внутри коры, тогда афферентными входами они определяются только в топографическом смысле. В соматосенсорной коре исходными определяющими параметрами служат место на поверхности тела и модальность, но пока еще не ясно, требуются ли для определения места два измерения; если так, тогда модальность становится третьим, конгруэнтно картированным определяющим параметром. Для слуховой коры определяющими параметрами являются частота звука и те свойства бинаурального взаимодействия, которые определяют локализацию звука в пространстве. Далее, в пространстве, занимаемом этими крупными единицами, осями X и Y без нарушения топологических отношений могут картироваться другие переменные, особенно переменные динамического характера. Я предполагаю, что это “субкартирование” осуществляется группами мини-колонок, а в предельных случаях — одной группой. Согласно этой гипотезе, мини-колодка представляет собой неделимо малую единицу, дорабатывающую информацию в новой коре. Возможно, например, что мини-колодка служит единицей картирования параметра ориентационной специфичности в каждой доминантной по глазу половине пары, составляющей макро-колодку стриарной коры. Таким же примером могут служить медиально-латеральная карта доминирования правого или левого уха и разные формы

бинаурального взаимодействия, наблюдаемые вдоль равночастотных полос слуховой коры.

Расположение многих переменных на одной карте является существенным свойством организации в отношении кортикальных единиц и одной из ее важных характеристик в отношении корковой функции. Должен существовать ряд компромиссов между степенью дробности топографического представительства и числом картированных на нем переменных. Так, например, в соматосенсорной или зрительной коре специфичность, нужная для представительства места, может заметно ограничить число переменных, одновременно картированных на этих участках. В тех гомотипических областях новой коры, где топография гораздо менее точна или совсем отсутствует, в данной области может быть картировано большое число переменных с сохранением упорядоченных отношений между группами у источника, группами внутри области и группами в конечных структурах. Иными словами, в данной области коры может картироваться несколько распределенных систем, что делает возможной интеграцию их активности (их функций) со свойствами этой области, определяемыми каким-либо другим входом в нее.

Корковая колонка — это сложная обрабатывающая и распределяющая единица, которая связывает ряд входов с несколькими выходами. Клетки, дающие начало разным выходным путям, очевидно, резко разграничены по корковым слоям. Хотя каналы внутри колонок, образующие эти связи, несомненно, должны перекрываться и взаимодействовать, но, по некоторым данным, характер нейронной активности может быть разным в разных каналах. Поджио с сотрудниками приводят примеры такого явления в своей работе по зрительной коре у бодрствующих обезьян. Они нашли, что динамические свойства пространственно-частотной настройки, чувствительности к движению и грубой стереоскопии выражены в различных выходных каналах по-разному. Весьма вероятно, что другие пути входа к выходу могут быть очень короткими, даже моносинаптическими. Наличием таких “сквозных” путей подчеркивается распределительная функция корковой колонки, возможность быстрой передачи некоторых свойств входных сигналов на выходные элементы для дальнейшей обработки.

Важным свойством внутрикорковых механизмов обработки является то, что я назвал торможением вокруг колонки. Это мощный механизм функциональной изоляции активных колонок от их соседей, который приводит понятие о колончатой организации в соответствие с понятием о частично сдвинутом перекрывании. Это последнее представляет собой общий принцип, согласно которому, стимул ограниченных размеров, сдвигаясь понемногу по рецепторному слою, приводит в действие ряд сдвинутых, но перекрывающихся популяций корковых элементов. Торможение вокруг колонки должно резко ограничивать латеральное распространение активности из групп колонок, наиболее сильно активированных таким локальным стимулом. Этот принцип, несомненно, сохраняет свое значение также и для других областей коры, помимо сенсорных.

18.3. Кора большого мозга

Высшим отделом ЦНС является кора большого мозга (кора больших полушарий). Она обеспечивает совершенную организацию поведения животных на основе врожденных и приобретенных в онтогенезе функций.

Морфофункциональная организация

Кора большого мозга имеет следующие морфофункциональные особенности:

- многослойность расположения нейронов;
- модульный принцип организации;
- соматотопическая локализация рецептирующих систем;
- экрanness, т. е. распределение внешней рецепции на плоскости нейронального поля коркового конца анализатора;
- зависимость уровня активности от влияния подкорковых структур и ретикулярной формации;
- наличие представительства всех функций нижележащих структур ЦНС;
- цитоархитектоническое распределение на поля;
- наличие в специфических проекционных сенсорных и моторной системах вторичных и третичных полей с ассоциативными функциями;
- наличие специализированных ассоциативных областей;
- динамическая локализация функций, выражающаяся в возможности компенсаций функций утраченных структур;
- перекрытие в коре большого мозга зон соседних периферических рецептивных полей;
- возможность длительного сохранения следов раздражения;
- реципрокная функциональная взаимосвязь возбудительных и тормозных состояний;
- способность к иррадиации возбуждения и торможения;
- наличие специфической электрической активности.

Глубокие борозды делят каждое полушарие большого мозга на лобную, височную, теменную, затылочную доли и островок. Островок расположен в глубине сильвиевой борозды и закрыт сверху частями лобной и теменной долей мозга. Кора большого мозга делится на древнюю (archicortex), старую (paleocortex) и новую (neocortex). Древняя кора наряду с другими функциями имеет отношение к обонянию и обеспечению взаимодействия систем мозга. Старая кора включает поясную извилину, гиппокамп. У новой коры наибольшее развитие величины, дифференциации функций отмечается у человека. Толщина новой коры колеблется от 1,5 до 4,5 мм и максимальна в передней центральной извилине.

Функции отдельных зон новой коры определяются особенностями ее структурно-функциональной организации, связями с другими структурами мозга, участием в восприятии, хранении и воспроизведении информации при организации и реализации поведения, регуляции функций сенсорных систем, внутренних органов.

Особенности структурно-функциональной организации коры большого мозга обусловлены тем, что в эволюции происходила кортикализация функций, т. е. передача коре большого мозга функций нижележащих структур мозга. Однако эта передача 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 эти сигналы, формирование в своих и в других заинтересованных структурах мозга памятных следов о сигнале, его характеристиках, значении и характере реакции на него. В дальнейшем, по мере автоматизации реакция начинает выполняться подкорковыми структурами.

Общая площадь коры большого мозга человека около 2200 см², число нейронов коры превышает 10 млрд. В составе коры имеются пирамидные, звездчатые, веретенообразные нейроны. 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 в структуры ЦНС. Звездчатые клетки имеют короткие хорошо ветвящиеся дендриты и короткий аксон, обеспечивающий связи нейронов в пределах самой коры большого мозга. Веретенообразные нейроны обеспечивают вертикальные или горизонтальные взаимосвязи нейронов разных слоев коры.

Кора большого мозга имеет преимущественно шестислойное строение

Слой I — верхний молекулярный, 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.

Слой II — наружный зернистый, состоит из звездчатых клеток, определяющих длительность циркулирования возбуждения в коре большого мозга, т. е. имеющих отношение к памяти.

Слой III — наружный пирамидный, формируется из пирамидных клеток малой величины и вместе со II слоем обеспечивают корко-корковые связи различных извилин мозга.

Слой IV — внутренний зернистый, содержит преимущественно звездчатые клетки. Здесь заканчиваются специфические таламокортикальные пути, т. е. пути, начинающиеся от рецепторов анализаторов.

Слой V — внутренний пирамидный, слой крупных пирамид, которые являются выходными нейронами, аксоны их идут в ствол мозга и спинной мозг.

Слой VI — слой полиморфных клеток, большинство нейронов этого слоя образуют кортико-таламические пути.

Клеточный состав коры по разнообразию морфологии, функции, формам связи не имеет себе равных в других отделах ЦНС. Нейронный состав, распределение нейронов по слоям в разных областях коры различны, что позволило выделить в мозге человека 53 цитоархитектонических поля. Разделение коры большого мозга на цитоархитектонические поля более четко формируется по мере совершенствования ее функции в филогенезе.

У высших млекопитающих в отличие от низших от двигательного 4 поля хорошо дифференцируются вторичные поля 6, 8 и 10, функционально обеспечивающие высокую координацию, точность движений; вокруг зрительного поля 17 — вторичные зрительные поля 18 и 19, участвующие в анализе значения зрительного стимула (организация зрительного внимания, управление движением глаза). Первичные слуховое, соматосенсорное, кожное и другие поля также имеют рядом расположенные вторичные и третичные поля, обеспечивающие ассоциацию функций данного анализатора с функциями других анализаторов. Для всех анализаторов характерен соматотопический принцип организации проекции на кору большого мозга периферических рецептирующих систем. Так, в сенсорной области коры второй центральной извилины имеются участки представительства локализации каждой точки кожной поверхности, в двигательной области коры каждая мышца имеет свою топику (свое место), раздражая которую можно получить движение данной мышцы; в слуховой области коры имеется топическая локализация определенных тонов (топотопическая локализация), повреждение

локального участка слуховой области коры приводит к потере слуха на определенный тон.

Точно так же в проекции рецепторов сетчатки глаза на зрительное поле коры 17 имеется топографическое распределение. В случае гибели локальной зоны поля 17 изображение не воспринимается, если оно падает на участок сетчатки, проецирующийся на поврежденную зону коры большого мозга.

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 поле нейронов, которое образуется их коллатеральными и связями. В результате сигнал фокусируется не точка в точку, а на множестве разнообразных нейронов, что обеспечивает его полный анализ и возможность передачи в другие заинтересованные структуры. Так одно волокно, приходящее в зрительную область коры, может активировать зону размером 0,1 мм. Это значит, что один аксон распределяет свое действие на более чем 5000 нейронов.

Входные (афферентные) импульсы поступают в кору снизу, поднимаются к звездчатым и пирамидным клеткам III—V слоев коры. От звездчатых клеток IV слоя сигнал идет к пирамидным нейронам III слоя, а отсюда по ассоциативным волокнам — к другим полям, областям коры большого мозга. Звездчатые клетки поля 3 переключают сигналы, идущие в кору, на пирамидные нейроны V 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 этого служит следующее: если микроэлектрод погружать перпендикулярно в кору, то на своем пути он встречает нейроны, реагирующие на один вид раздражения, если же микроэлектрод вводить горизонтально по коре, то он встречает нейроны, реагирующие на разные виды стимулов.

Диаметр колонки около 500 мкм и определяется она зоной распределения коллатералей восходящего афферентного таламокортикального волокна. Соседние колонки имеют взаимосвязи, организующие участки множества колонок в организации 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 при повторном раздражении в реакции участвует не вся группа нейронов, а ее часть. Причем каждый раз часть участвующих нейронов может быть разной по составу, т. е. формируется группа активных нейронов (вероятностный принцип), среднестатистически достаточная для обеспечения нужной функции (статистический принцип).

Как уже упоминалось, разные области коры большого мозга имеют разные поля, определяющиеся по характеру и количеству нейронов, толщине слоев и т. д. Наличие структурно различных полей предполагает и разное их функциональное предназначение (рис. 4.14). Действительно, в коре большого мозга выделяют сенсорные, моторные и ассоциативные области.

18.4. Сенсорные области

Корковые концы анализаторов имеют свою топографию и на них проецируются определенные афференты проводящих систем. Корковые концы анализаторов разных сенсорных систем перекрываются. Помимо этого, в каждой сенсорной системе коры имеются полисенсорные нейроны, которые реагируют не только на «свой» адекватный стимул, но и на сигналы других сенсорных систем.

Кожная рецептирующая система, таламокортикальные пути проецируются на заднюю центральную извилину. Здесь имеется строгое соматотопическое деление. На верхние отделы этой извилины проецируются рецептивные поля кожи нижних конечностей, на средние — туловища, на нижние отделы — руки, головы.

На заднюю центральную извилину в основном проецируются болевая и температурная чувствительность. В коре теменной доли (поля 5 и 7), где также оканчиваются проводящие пути чувствительности, осуществляется более сложный анализ: локализация раздражения, дискриминация, стереогноз.

При повреждениях коры более грубо страдают функции дистальных отделов конечностей, особенно рук.

Зрительная система представлена в затылочной доле мозга: поля 17, 18, 19. Центральный зрительный путь заканчивается в поле 17; он информирует о наличии и интенсивности зрительного сигнала. В полях 18 и 19 анализируются цвет, форма, размеры, качества предметов. Поражение поля 19 коры большого мозга приводит к тому, что больной видит, но не узнает предмет (зрительная агнозия, при этом утрачивается также цветовая память).

Слуховая система проецируется в поперечных височных извилинах (извилины Гешля), в глубине задних отделов латеральной (силвиевой) борозды (поля 41, 42, 52). Именно здесь заканчиваются аксоны задних бугров четверохолмий и латеральных колленчатых тел.

Обонятельная система проецируется в области переднего конца гиппокампальной извилины (поле 34). Кора этой области имеет не шести-, а трехслойное строение. При раздражении этой области отмечаются обонятельные галлюцинации, повреждение ее ведет к аносмии (потеря обоняния).

Вкусовая система проецируется в гиппокампальной извилине по соседству с обонятельной областью коры (поле 43).

18.5. Моторные области

Впервые Фритч и Гитциг (1870) показали, что раздражение передней центральной извилины мозга (поле 4) вызывает двигательную реакцию. В то же время признано, что двигательная область является анализаторной.

В передней центральной извилине зоны, раздражение которых вызывает движение, представлены по соматотопическому типу, но вверх ногами: в верхних отделах извилины — нижние конечности, в нижних — верхние.

Спереди от передней центральной извилины лежат премоторные поля 6 и 8. Они организуют не изолированные, а комплексные, координированные, стереотипные движения. Эти поля также обеспечивают регуляцию тонуса гладкой мускулатуры, пластический тонус мышц через подкорковые структуры.

В реализации моторных функций принимают участие также вторая лобная извилина, затылочная, верхнетеменная области.

Двигательная область коры, как никакая другая, имеет большое количество связей с другими анализаторами, чем, видимо, и обусловлено наличие в ней значительного числа полисенсорных нейронов.

18.6. Ассоциативные области

Все сенсорные проекционные зоны и моторная область коры занимают менее 20% поверхности коры большого мозга. Остальная кора составляет ассоциативную область. Каждая ассоциативная область коры связана мощными связями с несколькими проекционными областями. Считают, что в ассоциативных областях происходит ассоциация разносенсорной информации. В результате формируются сложные элементы сознания. Ассоциативные области мозга у человека наиболее выражены в лобной, теменной и височной долях.

Каждая проекционная область коры окружена ассоциативными областями. Нейроны этих областей чаще полисенсорны, обладают большими способностями к обучению. Так, в ассоциативном зрительном поле 18 число нейронов, «обучающихся» условнорефлекторной реакции на сигнал, составляет более 60% от числа фоновых нейронов. Для сравнения: таких нейронов в проекционном поле 17 всего 10—12%.

Повреждение поля 18 приводит к зрительной агнозии. Больной видит, обходит предметы, но не может их назвать.

Полисенсорность нейронов ассоциативной области коры обеспечивает их участие в интеграции сенсорной информации, взаимодействие сенсорных и моторных областей коры.

В теменной ассоциативной области коры формируются субъективные представления об окружающем пространстве, о нашем теле. Это становится возможным благодаря сопоставлению соматосенсорной, проприоцептивной и зрительной информации.

Лобные ассоциативные поля имеют связи с лимбическим отделом мозга и участвуют в организации программ действия при реализации сложных двигательных поведенческих актов.

Первой и наиболее характерной чертой ассоциативных областей коры является мультисенсорность их нейронов, причем сюда поступает не первичная, а достаточно обработанная информация с выделением биологической значимости сигнала. Это позволяет формировать программу целенаправленного поведенческого акта.

Вторая особенность ассоциативной области коры заключается в способности к пластическим перестройкам в зависимости от значимости поступающей сенсорной информации.

Третья особенность ассоциативной области коры проявляется в длительном хранении следов сенсорных воздействий. Разрушение ассоциативной области коры приводит к грубым нарушениям обучения, памяти. Речевая функция связана как с сенсорной, так и с двигательной системами. Кортикальный двигательный центр речи расположен в заднем отделе третьей лобной извилины (поле 44) чаще левого полушария и был описан вначале Даксом (1835), а затем Брока (1861).

Слуховой центр речи расположен в первой височной извилине левого полушария (поле 22). Этот центр был описан Вернике (1874). Моторный и слуховой центры речи связаны между собой мощным пучком аксонов.

Речевые функции, связанные с письменной речью, — чтение, письмо — регулируются ангулярной извилиной зрительной области коры левого полушария мозга (поле 39).

При поражении моторного центра речи развивается моторная афазия; в этом случае больной понимает речь, но сам говорить не может. При поражении слухового центра речи больной может говорить, излагать устно свои мысли, но не понимает чужой речи, слух сохранен, но больной не узнает слов. Такое состояние называется сенсорной слуховой афазией. Больной часто много говорит (логорея), но речь его неправильная (аграмматизм), наблюдается замена слогов, слов (парафазии).

Поражение зрительного центра речи приводит к невозможности чтения, письма.

Изолированное нарушение письма — аграфия, возникает также в случае расстройства функции задних отделов второй лобной извилины левого полушария.

В височной области расположено поле 37, которое отвечает за запоминание слов. Больные с поражениями этого поля не помнят названия предметов. Они напоминают забывчивых людей, которым необходимо подсказывать нужные слова. Больной, забыв название предмета, помнит его назначения, свойства, поэтому долго описывает их качества, рассказывает, что делают этим предметом, но назвать его не может. Например, вместо слова «галстук» больной, глядя на галстук, говорит: «это то, что надевают на шею и завязывают специальным узлом, чтобы было красиво, когда идут в гости».

Распределение функций по областям мозга не является абсолютным. Установлено, что практически все области мозга имеют полисенсорные нейроны, т. е. нейроны, реагирующие на различные раздражения. Например, при повреждении поля 17 зрительной области его функцию могут выполнять поля 18 и 19. Кроме того, разные двигательные эффекты раздражения одного и того же двигательного пункта коры наблюдаются в зависимости от текущей моторной деятельности.

Если операцию удаления одной из зон коры провести в раннем детском возрасте, когда распределение функций еще не жестко закреплено, функция утраченной области практически полностью восстанавливается, т. е. в коре имеются проявления механизмов динамической локализации функций, позволяющих компенсировать функционально и анатомически нарушенные структуры.

Важной особенностью коры большого мозга является ее способность длительно сохранять следы возбуждения.

Следовые процессы в спинном мозге после его раздражения сохраняются в течение секунды; в подкорково-стволовых отделах (в форме сложных двигательных координаторных актов, доминантных установок, эмоциональных состояний) длятся часами; в коре мозга следовые процессы могут сохраняться по принципу обратной связи в течение всей жизни. Это свойство придает коре исключительное значение в механизмах ассоциативной переработки и хранения информации, накопления базы знаний.

Сохранение следов возбуждения в коре проявляется в колебаниях уровня ее возбудимости; эти циклы длятся в двигательной области коры 3—5 мин, в зрительной — 5—8 мин.

Основные процессы, происходящие в коре, реализуются двумя состояниями: возбуждением и торможением. Эти состояния всегда реципрокны. Они возникают, например, в пределах двигательного анализатора, что всегда наблюдается при движениях; они могут возникать и между разными анализаторами. Тормозное влияние одного анализатора на другие обеспечивает сосредоточенность внимания на одном процессе.

Реципрокные отношения активности очень часто наблюдаются в активности соседних нейронов.

Отношение между возбуждением и торможением в коре проявляется в форме так называемого латерального торможения. При латеральном торможении вокруг зоны возбуждения формируется зона заторможенных нейронов (одновременная индукция) и она по протяженности, как правило, в два раза больше зоны возбуждения. Латеральное торможение обеспечивает контрастность восприятия, что в свою очередь позволяет идентифицировать воспринимаемый объект. Помимо латерального пространственного торможения, в нейронах коры после возбуждения всегда возникает торможение активности и наоборот, после торможения — возбуждение — так называемая последовательная индукция. В тех случаях когда торможение не в состоянии сдерживать возбудительный процесс в определенной зоне, возникает иррадиация возбуждения по коре. Иррадиация может происходить от нейрона к нейрону, по системам ассоциативных волокон I слоя, при этом она имеет очень малую скорость — 0,5—2,0 м/с. В другом случае иррадиация возбуждения возможна за счет аксонных связей пирамидных клеток III слоя коры между соседними структурами, в том числе между разными анализаторами. Иррадиация возбуждения обеспечивает взаимоотношение состояний систем коры при организации условнорефлекторного и других форм поведения. Наряду с иррадиацией возбуждения, которое происходит за счет импульсной передачи активности, существует иррадиация состояния торможения по коре. Механизм иррадиации торможения заключается в переводе нейронов в тормозное состояние под влиянием импульсов, приходящих из возбужденных участков коры, например, из симметричных областей полушарий.

18.7. Электрические проявления активности коры большого мозга

Оценка функционального состояния коры большого мозга человека является трудной и до настоящего времени нерешенной задачей. Одним из признаков, косвенно свидетельствующем о функциональном состоянии структур головного мозга, является регистрация в них колебаний электрических потенциалов.

Каждый нейрон имеет заряд мембраны, который при активации уменьшается, а при торможении — чаще увеличивается, т. е. развивается гиперполяризация. Глия мозга также имеет заряд клеток мембран. Динамика заряда мембраны нейронов, глии, процессы, происходящие в синапсах, дендритах, аксонном холмике, в аксоне — все это постоянно изменяющиеся, разнообразные по интенсивности, скорости процессы, интегральные характеристики которых зависят от функционального состояния нервной структуры и суммарно определяют ее электрические показатели. Если эти показатели регистрируются через микроэлектроды, то они отражают активность локального (до 100 мкм в диаметре) участка мозга и называются фокальной активностью.

В случае, если электрод располагается в подкорковой структуре, регистрируемая через него активность называется субкортикограммой, если электрод располагается в коре мозга — кортикограммой. Наконец, если электрод располагается на поверхности кожи головы, то регистрируется суммарная активность как коры, так и подкорковых структур. Это проявление активности называется электроэнцефалограммой (ЭЭГ).

Все виды активности мозга в динамике подвержены усилению и ослаблению и сопровождаются определенными ритмами электрических колебаний. У человека в

покое при отсутствии внешних раздражений преобладают медленные ритмы изменения состояния коры мозга, что на ЭЭГ находит отражение в форме так называемого альфа-ритма, частота колебаний которого составляет 8—13 в секунду, а амплитуда — приблизительно 50 мкВ.

Переход человека к активной деятельности приводит к смене альфа-ритма на более быстрый бета-ритм, имеющий частоту колебаний 14—30 в секунду, амплитуда которых составляет 25 мкВ.

Переход от состояния покоя к состоянию сосредоточенного внимания или ко сну сопровождается развитием более медленного тета-ритма (4—8 колебаний в секунду) или дельта-ритма (0,5—3,5 колебаний в секунду). Амплитуда медленных ритмов составляет 100—300 мкВ (см. рис. 4.15).

Когда на фоне покоя или другого состояния мозга предъявляется новое быстрое нарастающее раздражение, на ЭЭГ регистрируются так называемые вызванные потенциалы (ВП). Они представляют собой синхронную реакцию множества нейронов данной зоны коры.

Латентный период, амплитуда ВП зависят от интенсивности наносимого раздражения. Компоненты ВП, количество и характер его колебаний зависят от адекватности стимула относительно зоны регистрации ВП.

ВП может состоять из первичного ответа или же из первичного и вторичного. Первичные ответы представляют собой двухфазные, позитивно-негативные колебания. Они регистрируются в первичных зонах коры анализатора и только при адекватном для данного анализатора стимуле. Например, зрительная стимуляция для первичной зрительной коры (поле 17) является адекватной. Первичные ответы характеризуются коротким латентным периодом (ЛП), двухфазностью колебания: вначале положительная, затем — отрицательная. Первичный ответ формируется за счет кратковременной синхронизации активности близлежащих нейронов. Вторичные ответы более вариабельны по ЛП, длительности, амплитуде, чем первичные. Как правило, вторичные ответы чаще возникают на сигналы, имеющие определенную смысловую нагрузку, на адекватные для данного анализатора стимулы; они хорошо формируются при обучении.

18.8. Межполушарные взаимоотношения

Взаимоотношение полушарий большого мозга определяется как функция, обеспечивающая специализацию полушарий, облегчение выполнения регуляторных процессов, повышение надежности управления деятельностью органов, систем органов и организма в целом. Роль взаимоотношений полушарий большого мозга наиболее четко проявляется при анализе функциональной межполушарной асимметрии. Асимметрия в функциях полушарий впервые была обнаружена в XIX в., когда обратили внимание на различные последствия повреждения левой и правой половины мозга.

В 1836 г. Марк Дакс выступил на заседании медицинского общества в Монпелье (Франция) с небольшим докладом о больных, страдающих потерей речи — состояния, известного специалистам под названием афазии. Дакс заметил связь между потерей речи и поврежденной стороной мозга. В его наблюдениях более чем у 40 больных с афазией имелись признаки повреждения левого полушария. Ученому не удалось обнаружить ни одного случая афазии при повреждении только правого полушария. Суммировав эти наблюдения, Дакс сделал следующее заключение:

каждая половина мозга контролирует свои, специфические функции; речь контролируется левым полушарием.

Его доклад не имел успеха. Спустя некоторое время после смерти Дакса Брока при посмертном исследовании мозга больных, страдавших потерей речи и односторонним параличом, отчетливо выявил в обоих случаях очаги повреждения, захватившие части левой лобной доли. С тех пор эта зона стала известна как зона Брока; она была им определена, как область в задних отделах нижней лобной извилины. Проанализировав связь между предпочтением одной из двух рук и речью, он предположил, что речь, большая ловкость в движениях правой руки связаны с превосходством левого полушария у праворуких. Через 10 лет после публикации наблюдений Брока концепция, известная теперь как концепция доминантности полушарий, стала основной точкой зрения на взаимоотношения двух полушарий мозга.

В 1864 г. английский невролог Джон Джексон писал: «Не так давно редко кто сомневался в том, что оба полушария одинаковы как в физическом, так и в функциональном плане, но теперь, когда благодаря исследованиям Дакса, Брока и других стало ясно, что повреждение одного полушария может вызвать у человека полную потерю речи, прежняя точка зрения стала несостоятельной».

Д. Джексон выдвинул идею о «ведущем» полушарии, которую можно рассматривать как предшественницу концепции доминантности полушарий. «Два полушария не могут просто дублировать друг друга, — писал он, — если повреждение только одного из них может привести к потере речи. Для этих процессов (речи), выше которых ничего нет, наверняка должна быть ведущая сторона». Далее Джексон сделал вывод о том, «что у большинства людей ведущей стороной мозга является левая сторона так называемой воли, и что правая сторона является автоматической».

К 1870 г. и другие исследователи стали понимать, что многие типы расстройств речи могут быть вызваны повреждением левого полушария. К. Вернике нашел, что больные при повреждении задней части височной доли левого полушария часто испытывали затруднения и в понимании речи.

У некоторых больных при повреждении левого, а не правого полушария обнаруживались затруднения при чтении и письме. Считалось также, что левое полушарие управляет и «целенаправленными движениями».

Совокупность этих данных стала основой представления о взаимоотношении двух полушарий. Одно полушарие (у праворуких обычно левое) рассматривалось как ведущее для речи и других высших функций, другое (правое), или «второстепенное», считали находящимся под контролем «доминантного» левого.

Выявленная первой речевая асимметрия полушарий мозга предопределила представление об эквипотенциальности полушарий большого мозга детей до появления речи. Считается, что асимметрия мозга формируется при созревании мозолистого тела.

Концепция доминантности полушарий, согласно которой во всех гностических и интеллектуальных функциях ведущим у «правшей» является левое полушарие, а правое оказывается «глухим и немым», просуществовала почти столетие. Однако постепенно накапливались свидетельства, что представление о правом полушарии как о второстепенном, зависимом, не соответствует действительности. Так, у больных с нарушениями левого полушария мозга хуже

выполняются тесты на восприятие форм и оценку пространственных взаимосвязей, чем у здоровых. Неврологически здоровые испытуемые, владеющие двумя языками (английским и идиш), лучше идентифицируют английские слова, предъявленные в правом поле зрения, а слова на идиш — в левом. Был сделан вывод, что такого рода асимметрия связана с навыками чтения: английские слова читаются слева направо, а слова идиш — справа налево.

Почти одновременно с распространением концепции доминантности полушарий стали появляться данные, указывающие на то, что правое, или второстепенное, полушарие также обладает своими особыми способностями. Так, Джексон выступил с утверждением о том, что в задних долях правого мозга локализована способность к формированию зрительных образов.

Повреждение левого полушария приводит, как правило, к низким показателям по тестам на вербальные способности. В то же время больные с повреждением правого полушария обычно плохо выполняли невербальные тесты, включавшие манипуляции с геометрическими фигурами, сборку головоломок, восполнение недостающих частей рисунков или фигур и другие задачи, связанные с оценкой формы, расстояния и пространственных отношений.

Обнаружено, что повреждение правого полушария часто сопровождалось глубокими нарушениями ориентации и сознания. Такие больные плохо ориентируются в пространстве, не в состоянии найти дорогу к дому, в котором прожили много лет. С повреждением правого полушария были связаны также определенные виды агнозий, т. е. нарушений в узнавании или восприятии знакомой информации, восприятии глубины и пространственных взаимоотношений. Одной из самых интересных форм агнозии является агнозия на лица. Больной с такой агнозией не способен узнать знакомого лица, а иногда вообще не может отличать людей друг от друга. Узнавание других ситуаций и объектов, например, может быть при этом не нарушено. Дополнительные сведения, указывающие на специализацию правого полушария, были получены при наблюдении за больными, страдающими тяжелыми нарушениями речи, у которых, однако, часто сохраняется способность к пению. Кроме того, в клинических сообщениях содержались данные о том, что повреждение правой половины мозга может привести к утрате музыкальных способностей, не затронув речевых. Это расстройство, называемое амузией, чаще всего отмечалось у профессиональных музыкантов, перенесших инсульт или другие повреждения мозга.

После того как нейрохирурги осуществили серию операций с комиссуротомией и были выполнены психологические исследования на этих больных, стало ясно, что правое полушарие обладает собственными высшими гностическими функциями.

Существует представление, что межполушарная асимметрия в решающей мере зависит от функционального уровня переработки информации. В этом случае решающее значение придается не характеру стимула, а особенностям гностической задачи, стоящей перед наблюдателем. Принято считать, что правое полушарие специализировано в переработке информации на образном функциональном уровне, левое — на категориальном. Применение такого подхода позволяет снять ряд трудноразрешимых противоречий. Так, преимущество левого полушария, обнаруженное при чтении нотных и пальцевых знаков, объясняется тем, что эти процессы протекают на категориальном уровне переработки информации.

Сравнение слов без их лингвистического анализа успешнее осуществляется при их адресации правой гемисфере, поскольку для решения этих задач достаточна переработка информации на образном функциональном уровне.

Межполушарная асимметрия зависит от функционального уровня переработки информации: левое полушарие обладает способностью к переработке информации как на семантическом, так и на перцептивном функциональных уровнях, возможности правого полушария ограничиваются перцептивным уровнем.

В случаях латерального предъявления информации можно выделить три способа межполушарных взаимодействий, проявляющихся в процессах зрительного опознания.

1. Параллельная деятельность. Каждое полушарие перерабатывает информацию с использованием присущих ему механизмов.
2. Избирательная деятельность. Информация перерабатывается в «компетентном» полушарии.
3. Совместная деятельность. Оба полушария участвуют в переработке информации, последовательно играя ведущую роль на тех или иных этапах этого процесса.

Основным фактором, определяющим участие того или иного полушария в процессах узнавания неполных изображений, является то, каких элементов лишено изображение, а именно какова степень значимости отсутствующих в изображении элементов. В случае, если детали изображения удалялись без учета степени их значимости, опознание в большей мере было затруднено у больных с поражениями структур правого полушария. Это дает основание считать правое полушарие ведущим в опознании таких изображений. Если же из изображения удалялся относительно небольшой, но высокозначимый участок, то опознание нарушалось в первую очередь при поражении структур левого полушария, что свидетельствует о преимущественном участии левой гемисферы в опознании подобных изображений.

В правом полушарии осуществляется более полная оценка зрительных стимулов, тогда как в левом оцениваются наиболее существенные, значимые их признаки. Когда значительное число деталей изображения, подлежащего опознанию, удалено, вероятность того, что наиболее информативные, значимые его участки не подвергнутся искажению или удалению, невелика, а потому левополушарная стратегия опознания значительно ограничена. В таких случаях более адекватной является стратегия, свойственная правому полушарию, основанная на использовании всей содержащейся в изображении информации. Трудности в реализации левополушарной стратегии в этих условиях усугубляются еще и тем обстоятельством, что левое полушарие обладает недостаточными «способностями» к точной оценке отдельных элементов изображения. Об этом свидетельствуют также исследования, согласно которым оценка длины и ориентации линий, кривизны дуг, величины углов нарушается прежде всего при поражениях правого полушария.

Иная картина отмечается в случаях, когда большая часть изображения удалена, но сохранен наиболее значимый, информативный его участок. В подобных ситуациях более адекватным является способ опознания, основанный на анализе наиболее значимых фрагментов изображения — стратегия, используемая левым полушарием. В процессе узнавания неполных изображений участвуют структуры как правого, так и левого полушария, причем степень участия каждого из них зависит от особенностей предъявляемых изображений, и в первую очередь от того,

содержит ли изображение наиболее значимые информативные элементы. При наличии этих элементов преобладающая роль принадлежит левому полушарию; при их удалении преимущественную роль в процессе опознания играет правое полушарие.