

УДК 612:577.25(075.8)

ББК 28.073я73

Ш957

**Рецензенты:**

акад. РАМН, проф. *К. В. Судаков* (зав. кафедрой нормальной физиологии  
Московской медицинской академии им. И. М. Сеченова);  
д-р биол. наук, проф. *В. М. Смирнов* (зав. кафедрой нормальной физиологии  
Российского государственного медицинского университета)

**Шульговский В. В.**

**Ш957** Физиология высшей нервной деятельности с основами  
нейробиологии : учебник для студ. высш. учеб. заведений /  
В. В. Шульговский. — 2-е изд., испр. и доп. — М. : Изда-  
тельский центр «Академия», 2008. — 528 с.

ISBN 978-5-7695-5092-8

В учебнике приведены классические сведения по проблемам обучения и памяти, изложены данные о современном состоянии физиологии головного мозга. Отражены такие вопросы, как роль мотиваций в формировании поведения, типы высшей нервной деятельности, проблема асимметрии полушарий головного мозга человека, участие генома в процессах обучения и памяти и ряд других. Во 2-м издании расширены разделы, посвященные физиологии анализаторов и нейрофизиологическим механизмам сна.

Для студентов высших учебных заведений.

УДК 612:577.25(075.8)

ББК 28.073я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью  
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом  
без согласия правообладателя запрещается*

© Шульговский В. В., 2003

© Шульговский В. В., 2008, с изменениями

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2008

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2008

ISBN 978-5-7695-5092-8

# ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник написан нейробиологом, который в своей профессиональной деятельности тесно связан как с биологами различных специальностей, так и с психологами и клиническими неврологами. Автор включил в учебник современные данные по кругу вопросов, которые были обозначены еще И. П. Павловым.

Известно, что И. П. Павлов в 1903 г. на Мадридском международном конгрессе прочитал доклад, в котором содержался план развития новейшего для того времени раздела физиологии головного мозга — физиологии коры больших полушарий головного мозга (по И. П. Павлову). Ученый сформулировал основные проблемы исследований в этой области и написал в своей книге «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» следующее: «Деятельность высшего отдела нервной системы представлялась нам в виде двух основных нервных механизмов: во-первых, в виде *механизма временной связи* (курсив мой. — Авт.), как бы временного замыкания проводниковых цепей между явлениями внешнего мира и реакциями на них организма, и, во-вторых, — *механизма анализаторов* (курсив мой. — Авт.)» (Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. III. — Кн. 1. — С. 116).

В настоящем учебнике дана картина развития нейробиологии XX столетия, изложена история развития физиологии высшей нервной деятельности. В книге нашли отражение успехи современной молекулярной нейробиологии, этологии, нейрогенетики. При описании физиологии сна и измененных состояний психики наряду с современными представлениями приведены также воззрения И. П. Павлова и его учеников. Читатель может сравнить концепции того времени и настоящее состояние этих разделов знания.

Во втором издании учебника уточнены некоторые определения. В главу 14 «Физиология анализаторов» вклю-

чен раздел по физиологии и психофизиологии слуха, в главу 10 «Нейробиология и нейрофизиология сна» — небольшой раздел, отражающий современные данные по молекулярным и клеточным механизмам сна. Небольшие дополнения и изменения внесены и в другие главы учебника. Однако в целом в книге сохранена прежняя логика построения глав.

В настоящее время на Земле обитают тысячи видов животных. Все многоклеточные животные имеют более или менее сложную нервную систему, при участии которой они приспосабливаются к условиям существования. Приведем два примера. Один пример — примитивное многоклеточное животное — пресноводная гидра, обычный обитатель пресноводных водоемов, размером от 1 до 3 мм. Мешкообразное тело гидры базальным концом прикреплено к субстрату, а на другом его конце находится отверстие, окаймленное щупальцами: ими животное непрерывно «ощупывает» окружающее пространство. Если гидру поместить близко к краю так, что в своих поисковых движениях она будет периодически ощупывать воздух, то движения в сторону суши будут постепенно сокращаться и наконец полностью исчезнут (рис. В.1); наступит *привыкание*. Другой пример — асцидии, которые ведут сидячий образ жизни, прикрепившись основанием к каменистому дну моря. Эти животные в личиночной стадии имеют хорду, но у взрослых форм она утрачивается, и асцидии переходят к неподвижному существованию фильтраторов. На рис. В.2 изображена установка для изучения поведения асцидии. Безусловным сигналом была капля воды, которая падала на поверхность аквариума, в ответ животное закрывало сифон. Условным сигналом служил электрический звонок, укрепленный на столе. Звонок включали на 5 с, и в самом конце этого интервала падала капля воды. Через 20—30 таких сочетаний лишь включение звонка вызывало у асцидии защитный рефлекс сжимания сифона. Однако подобная реакция возникала у нее не только на звонок, но и на легкое постукивание по столу. Другими словами, образовался примитивный условный рефлекс в виде повышения возбудимости животного. Такой тип обучения получил название *суммационного рефлекса*.

На рис. В.3 показана схема «древа жизни». Линией *АВ* отмечена водная поверхность: все живые организмы ниже этой линии развиваются в воде, те, что выше, — на суше. В самой нижней части схемы находятся очень простые организмы — бактерии, грибы и пр. Затем образуются две мощные филы: одна ведет к типу членистоногих, другая — к позвоночным животным. У животных обеих фил развивается нервная система. С ее появлением реакции орга-

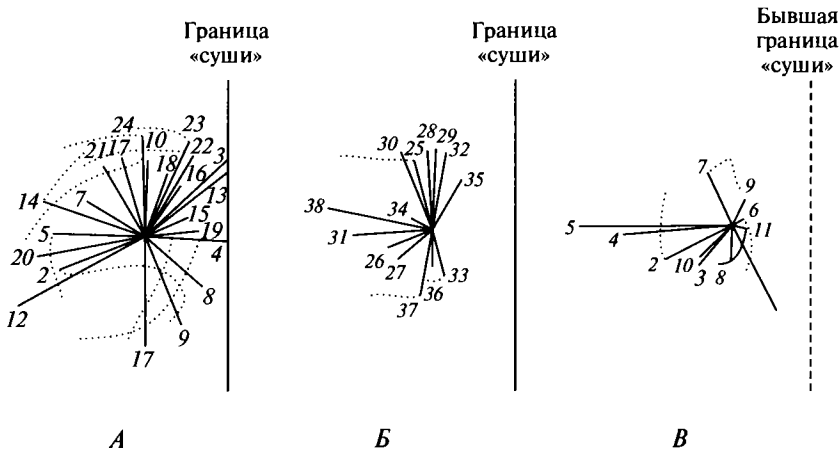


Рис. В.1. Изменение направлений поисковых движений пресноводной гидры (*Hydra vulgaris*):

*A* — вытягивание щупальцев в течение первых 67 мин после прикрепления на расстоянии 5 мм от края водоема; *B* — то же, в течение следующих 93 мин; *B* — то же, в течение 77 мин после отдаления границы между водой и «сушей» до 20 мм. Учитывались длина и продолжительность вытягивания. Пунктиром отмечены отклонения от первоначального направления вытягивания. Цифрами обозначено количество вытягиваний щупальцев в каждом направлении

низмов на внешние воздействия становятся сложными и даже складываются в целостные поведенческие акты. По мере нарастания количества нейронов в нервной системе поведение животных все более усложняется.

Прогрессивное направление развития животных на Земле характеризуется увеличением массы их головного мозга. Эта закономерность хорошо видна по индексу цефализации — отношению массы головного мозга к массе тела. Человек имеет самый высокий индекс цефализации, затем следует дельфин и только на третьем месте находится ближайший «родственник» человека — шимпанзе (табл. В.1). Возможно, приведенная схема не совсем соответствует реальной эволюции этих животных. Например, известно, что предки

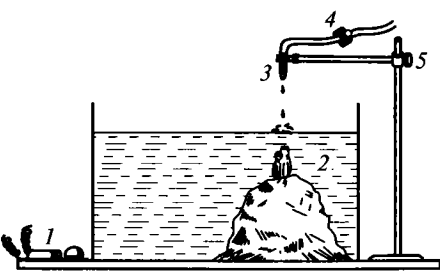


Рис. В.2. Выработка условных рефлексов у асцидии:  
 1 — звонок; 2 — асцидия; 3 — капельница; 4 — зажим; 5 — винт для закрепления капельницы на разной высоте

современных дельфинов, не выдержав конкуренции на суше, ушли в океан вторично. Мозг дельфинов по своей конструкции, которую можно объективно оценить по характеру образования борозд и извилин (герификации коры больших полушарий), ближе всего соответствует мозгу хищных, копытных и подобных им животных.

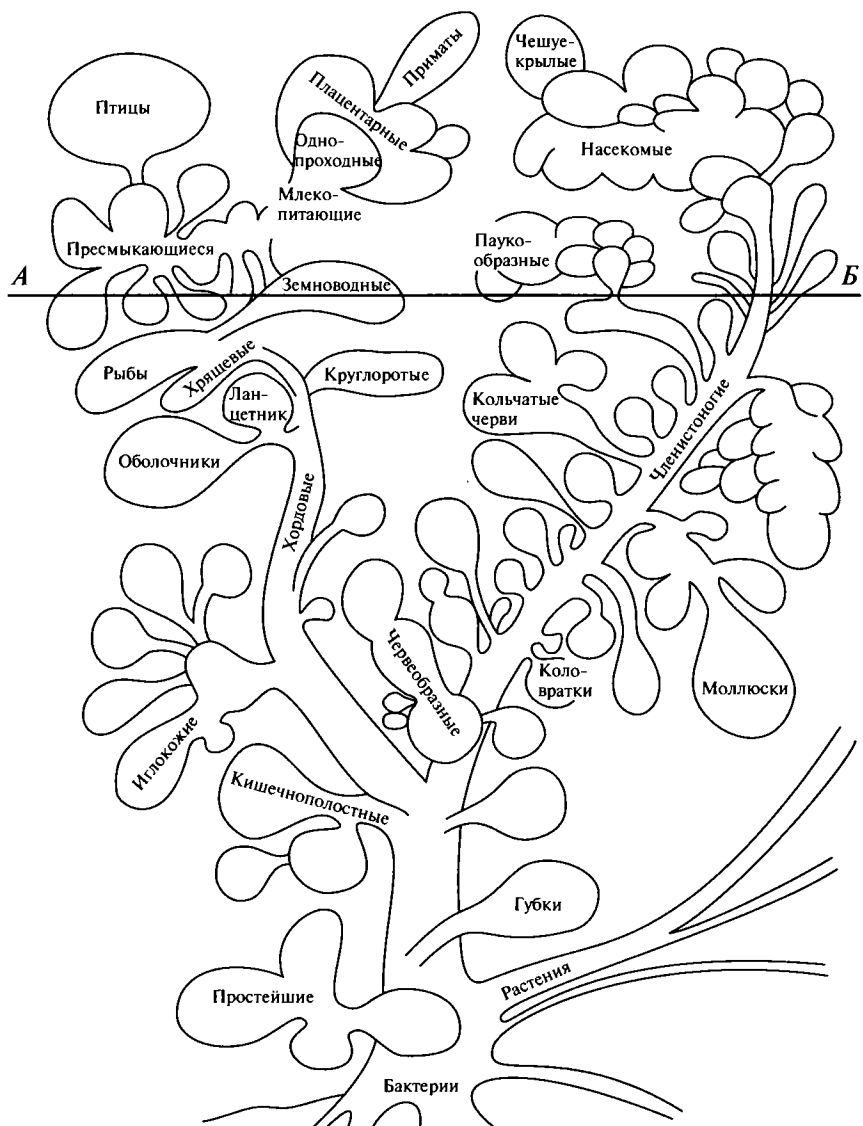


Рис. В.3. «Древо жизни» современных животных. Линия АБ разделяет водных и наземных животных

**Индексы цефализации для 21 вида млекопитающих**  
(по Дж. Расселу, 1979)

1. Человек	0,89	12. Собака	0,14
2. Дельфин афалина	0,64	13. Белка	0,13
3. Шимпанзе	0,30	14. Дикая свинья	0,12
4. Беличья обезьяна	0,28	15. Кошка	0,12
5. Макака-резус	0,25	16. Лошадь	0,10
6. Слон	0,22	17. Овца	0,10
7. Кит	0,21	18. Вол	0,06
8. Мармозетка	0,21	19. Мышь	0,06
9. Лиса	0,19	20. Крыса	0,05
10. Морж	0,15	21. Кролик	0,05
11. Верблюд	0,14		

Несмотря на то что индекс цефализации является довольно грубой оценкой уровня развитости головного мозга, он все же дает некоторый ориентир в оценке сложности поведения животных с разной массой головного мозга. Общая тенденция состоит в том, что чем больше масса головного мозга, тем более сложным поведением обладает данный вид животного. На рис. В.4 показаны полигоны «масса мозга — масса тела». Так, полигон, соответствующий птицам, совпадает в своей нижней части с полигоном для млекопитающих и даже частично перекрывается полигоном для отряда приматов. Действительно, по способности решать логические задачи некоторые птицы, например из семейства врановых, не уступают по некоторым показателям низшим обезьянам. Полигон, соответствующий хрящевым рыбам, также перекрывается полигоном млекопитающих, тогда как полигон костистых рыб находится заметно ниже. Это противоречит мнению зоологов о примитивности хрящевых рыб по сравнению с костистыми, сменившими их в эволюции. С точки зрения нейробиолога, хрящевые рыбы, несмотря на достаточную примитивность их строения (отсутствие костного скелета, плавательного пузыря и некоторые другие примитивы, с точки зрения зоолога), выигрывают битву за существование благодаря массе своего головного мозга.

Следует обратить внимание еще на некоторые обстоятельства. Первое из них — генетика формирования нейронов. Несмотря на большое разнообразие форм нейронов у позвоночных и беспозвоночных животных, гены, определяющие их развитие из стволо-

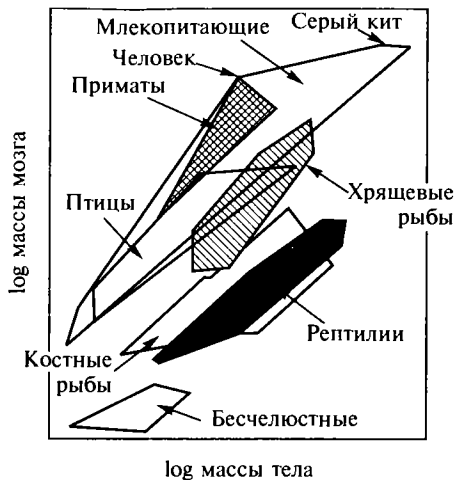


Рис. В.4. Полигоны «масса мозга — масса тела» у животных разных классов

вых клеток примитивного эпителия, одинаковы в обеих филах (см. рис. В.3). Это может свидетельствовать только об одном: сложность строения головного мозга определяется исключительной сложностью конструкции нейронной сети. Совершенно очевидно, что количество нейронов при известных условиях должно «переходить в качество», т.е. обеспечивать новые, более высокоорганизованные формы поведения.

В двух филах, о которых говорилось ранее, формирование мозга также идет разными путями. В филе, ведущей к членистоногим, нервная система формируется по типу ганглиев. В типе членистоногих образуется внешний скелет (экзоскелет), что, по-видимому, накладывает ограничения на размеры головного мозга. У хордовых животных развивается трубчатая нервная система, передний конец которой преобразуется в головной мозг. В данной группе животных развивается внутренний скелет (эндоскелет), который не ограничивает жестко размеры животного, в том числе размеры его головного мозга. Именно в этой филе, в ее высшей точке, появляется отряд приматов, в котором и формируется человек с головным мозгом чрезвычайно больших размеров.

Из сказанного можно сделать важный вывод: с приобретением и развитием нервной системы животные обладают все более сложным поведением. Другими словами, животные приобретают чрезвычайно пластичный и оперативный инструмент приспособления к условиям обитания. Примитивные животные осуществляют приспособление за счет «сверхпроизводства» потомства. Многие из них погибают, но некоторые выживают и снова дают многочисленное потомство. К таким животным принадлежат практически все бес-



достаточно сложные, а из позвоночных — например, рыбы. Животные с достаточно сложным поведением приносят многочисленное потомство и воспитывают его, обучают выживать в условиях среды. Цель данного курса и состоит в том, чтобы описать механизмы высшей нервной деятельности (поведения), которые позволяют успешно справляться с этой великой задачей.

Какие достижения в нейробиологии составили основу современных представлений о механизмах поведения? На первое место можно поставить исследования строения и деятельности отдельного нейрона, его взаимодействия с другой клеткой головного мозга — глияльной клеткой. К началу XX столетия полностью утвердилась нейронная доктрина строения нервной ткани. Выдающаяся роль в формировании данной доктрины принадлежит итальянцу К. Гольджи и испанцу С. Рамону-Кахалю. Первый изобрел метод окраски нейронов серебрением, а второй подвел итог многочисленным исследованиям, которые бесспорно утвердили *нейронную доктрину*.

В XX в. завершилось формирование представлений о деятельности нейрона. Окончательно была определена роль поверхностной мембраны нейрона в процессах его возбуждения и проведения этого возбуждения в виде потенциала действия к другим клеткам — другим нейронам, мышечным и железистым клеткам. Сложилось достаточно полное понимание процессов возбуждения и торможения применительно к нейрону. Еще в конце XIX в. физиологи считали, что торможение — это отсутствие возбуждения. Торможение в нервной системе даже называли «дренажем возбуждения». И. М. Сеченов в 1863 г. впервые показал, что торможение в нервной системе может быть *самостоятельным (активным) процессом*. Однако только в XX в. исследования физиологов поставили точку в данном вопросе.

В начале XX в. Ю. Бернштейн формулирует представление о *полупроницаемой мембране*, но неправильно понимает роль ионов (в частности, иона калия) в процессах возбуждения. А. Ходжкин и А. Хаксли (1952) подводят итог исследованиям механизмов возбуждения. С их именами связана «натриевая» гипотеза возбуждения, которая послужила основой многочисленных исследований строения и физиологии биологических мембран. Стали очевидными удивительное единообразие строения биологических мембран (даже заговорили о «мембранной биологии») и чрезвычайная важность их в жизнедеятельности не только нейронов, но и всех живых клеток.

Ч. Шеррингтон, обозначив место контакта между аксоном нейрона и другой клеткой как *синапс* (контакт), открыл тем самым новую главу в нейробиологии. Другим основополагающим открытием было убедительное обоснование Отто Леви *химической природы синаптической передачи* (20-е годы XX в.). До него существовали лишь косвенные свидетельства химической передачи между ней-

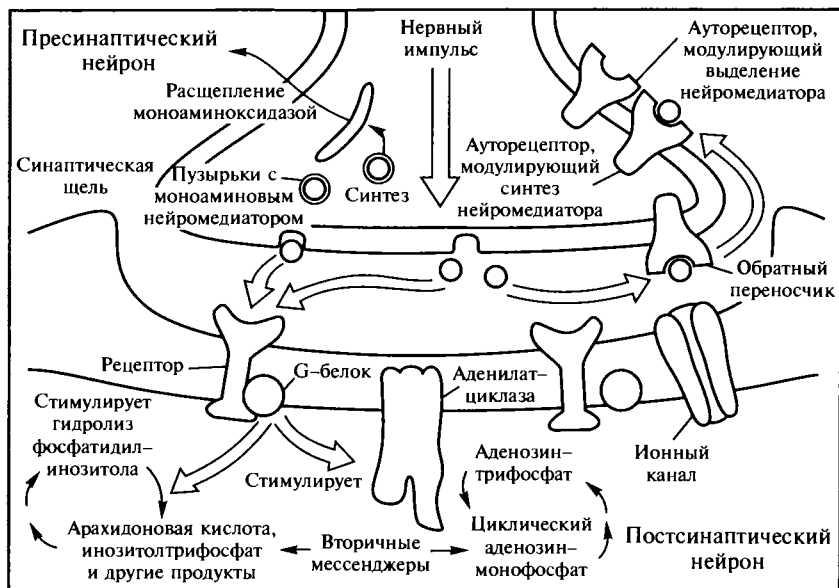


Рис. В.5. Схема синапса

Показаны возможные молекулярные события в синапсе, постсинаптической клетке и синаптической щели

роном и другими клетками. Например, А. Ф. Самойлов, измерив  $Q_{10}^*$ , предположил, что синаптическое проведение связано с химической реакцией, так как  $Q_{10}$  приблизительно был равен 3. Леви не только описал сам процесс передачи возбуждения от окончания вегетативного нейрона на сердечную мышцу, но и открыл вещество-посредник, выделяющийся в синаптическую щель, — *медиатор*, в данном случае *ацетилхолин*, и фермент *ацетилхолинэстеразу*, который быстро разрушает использованный медиатор. Таким образом, впервые была представлена вся последовательность возможных реакций перехода возбуждения с нервного волокна на мышцу. На рис. В.5 показана значительно упрощенная схема синапса.

Современные исследования структуры синапса сделали очевидной его важность для передачи возбуждения от нейрона к другим клеткам, а также для процессов, определяющих обучение, память и другие явления психики. В этом особую роль сыграли представления американского теоретика Д. Хебба, получившие в научном мире название «синапс Хебба». По сути, Хебб переформулировал применительно к синапсу понятие временной связи, разработанное в

\*  $Q_{10}$  — коэффициент ускорения реакции при повышении температуры на  $10^\circ\text{C}$ . Для химической реакции  $Q_{10} \approx 3$ , а для физического процесса  $Q_{10} \approx 1$ . Для проведения через нервно-мышечный синапс  $Q_{10} \approx 3$ .

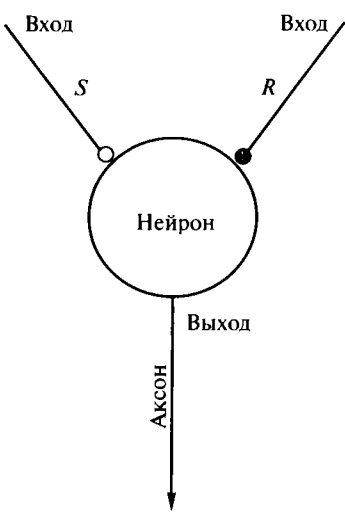


Рис. В.6. Синапс Д. Хебба

школе И. П. Павлова. В соответствии с концепцией Хебба (рис. В.6) на нейроне есть два типа синапсов: одни настолько мощные (*R*), что всегда возбуждают данный нейрон, другие слабые (*S*), исходно не способные его возбудить. Однако если возбуждение нейрона через эти синапсы совпадает по времени, то это «усиливает» проведение через «слабый» синапс и, как следствие, при достаточном количестве сочетаний сигналов, приходящих к данному нейрону по *S*- и *R*-синапсам, для возбуждения нейрона достаточно активации только *S*-входа. В павловской школе такой процесс называют *замыканием временной связи*. Идея была сформулирована Д. Хеббом в 50-х годах XX столетия и стимулировала

поиск клеточных механизмов обучения и памяти. Эти поиски привели к открытию явления потенциации в нейронных цепях гиппокампа позвоночных (см. гл. 6), а позже и в нервных системах других животных. Вообще нужно отметить, что успехи нейробиологии в понимании механизмов высшей нервной деятельности в значительной степени обязаны исследованиям на простых аналогах нервных систем, таких, как прижизненные срезы (слайсы) гиппокампа, мозжечка и некоторых других структур головного мозга, а также нервных системы моллюсков, насекомых и других беспозвоночных животных. Основанием для такого рода исследований служат единые генетические программы, обуславливающие формирование нейронов, а следовательно, и их свойства. Исследования простых нервных систем рассмотрены в гл. 6.

И. П. Павлов очень интересовался генетикой высшей нервной деятельности. В г. Колтуши, «столице условных рефлексов», впервые было построено здание лаборатории генетики высшей нервной деятельности и перед ним установлен бюст основоположника классической генетики Грегора Менделя. Для И. П. Павлова была очевидна наследуемость характеристик нервных процессов, лежащих в основе высшей нервной деятельности, — так называемые типы высшей нервной деятельности (подробнее см. в гл. 9). Однако нужно признать, что в те годы успехи в анализе генетики типов высшей нервной деятельности были очень скромными ввиду крайней сложности генетических исследований этого феномена на собаках в лабораторных условиях. Сейчас это легко объяснить тем, что наследование такого сложного фенотипического признака осуществляется огромным числом генов (*полигения*) и каждый из них вли-

яет на большое число признаков (*плейотропия*). Геном принимает непосредственное участие не только в наследовании определенных признаков поведения, но и в процессах обучения и памяти (см. гл. 6).

Весь XIX и начало XX в. были посвящены описанию и изучению рефлексов, которые И. П. Павлов обозначил как *безусловные*. Они формируются в нервной системе в процессе ее развития. Другими словами, эти рефлексы генетически обусловлены. В данной области были сделаны выдающиеся открытия. Назовем двух ученых, которым удалось обобщить результаты, полученные трудами многих исследователей. Это Ч. Шеррингтон и Р. Магнус. Ч. Шеррингтону принадлежит *описание основных рефлексов и нервных процессов спинного мозга* — иррадиации, суммации, общего конечного пути и др. Р. Магнус подробно описал *рефлексы мозгового ствола*, связанные с установкой тела, головы и туловища в пространстве, в поле земного притяжения. Исследования Магнуса послужили фундаментом современной авиационной и космической физиологии.

Работы Шеррингтона и Магнуса сыграли двоякую роль в понимании процессов высшей нервной деятельности. Во-первых, понятие рефлекса, имевшее уже многовековую историю (см. гл. 1), наполнилось новым физиологическим смыслом. Выяснилось, что рефлексы могут быть достаточно сложными, вовлекающими при своем осуществлении целые системы органов. Примеры таких рефлексов — ходьба, установка головы, глаз и туловища в пространстве. Было показано, что рефлекторный принцип лежит в основе всех процессов в организме, связанных с поддержанием жизнедеятельности (дыхания, кровообращения, пищеварения и др.), двигательной активностью, процессами восприятия и т. д. Во-вторых, при исследовании отдельных рефлексов были выработаны такие понятия, как рефлекторная дуга, рецептивное поле, порог и ряд других. Физиологи, стремясь изучить механизмы разнообразных рефлексов, сформулировали некоторые положения, например возбуждение и торможение, иррадиация, суммация и пр. Другими словами, возникли представления о *нервных процессах и их взаимодействии* при осуществлении того или иного рефлекса. Эти понятия, как известно, стали широко применяться в павловской школе для описания условных рефлексов.

Нейрофизиология XX столетия сделала выдающиеся успехи в изучении функционирования отдельных структур и систем головного мозга. Перечислим только самые важные, к которым будем неоднократно возвращаться. Мнение И. П. Павлова о решающей роли коры больших полушарий в высшей нервной деятельности полностью оправдалось. Например, нейропсихология собрала огромный клинический материал по исследованию нарушений психических функций (речи, восприятия, регуляции мнестических и

интеллектуальных действий и др.) вследствие поражения коры больших полушарий головного мозга человека. В начале XX в. И. П. Павлов в соответствии с известными в то время фактами рассматривал кору больших полушарий как гигантскую станцию («телефонная станция») для образования многообразных временных (условных) связей между корковыми ядрами отдельных анализаторов. Современные исследования коры больших полушарий головного мозга оставляют все меньше «молчащих» ассоциативных областей; они заполняются проекционными зонами. В качестве примера приведем структуру зрительной системы: в ней насчитывают уже более 30 каналов, которые заканчиваются корковыми проекционными зонами. Эти зоны занимают области стыка между затылочными, т. е. «классическими» зрительными полями (17, 18, 19), теменными и височными областями коры (см. гл. 14).

Исследования тех структур головного мозга, которые во времена И. П. Павлова обозначались как «подкорка», в наши дни наполнились ясным смыслом. Например, в конце XIX — первой трети XX в. ничего не было известно о функциях ретикулярной формации мозгового ствола, гиппокампа, миндалина и других структур, которые сейчас объединяют в *лимбическую систему головного мозга*. Исследования функции этих мозговых структур позволили расшифровать ряд процессов высшей нервной деятельности. Например, во времена И. П. Павлова нейрофизиологический механизм пищевых условных рефлексов практически полностью связывали только с пищевым возбуждением. Сейчас очевидно, что к нему причастны определенные ядра гипоталамуса (этот вопрос специально разобран в гл. 5 и 8), кроме того, известны медиаторы и нейропептиды, с помощью которых этот механизм функционирует. Накопление знаний в данной области способствует все более глубокому проникновению в нейробиологические процессы высшей нервной деятельности.

К важнейшим направлениям физиологии высшей нервной деятельности относится *физиология второй сигнальной системы*, исследование которой было начато в лаборатории И. П. Павлова. В наши дни совершенно ясно, что ключевую роль в работе второй сигнальной системы играет *асимметрия полушарий* головного мозга человека. На это указывает открытие в левом полушарии у правой моторного и сенсорного центров речи, сделанное в XIX столетии П. Брока и К. Вернике. Возникновение человеческого языка имеет, по-видимому, биологические корни. Высокоразвитые «языки» есть у беспозвоночных (перепончатокрылых), млекопитающих (например, у китообразных, высших обезьян) и других животных. Шимпанзе можно научить языку глухонемых или другим способам сигнализации. Но все это не идет ни в какое сравнение с языком человека (подробно речевая функция рассмотрена в гл. 17). Конструкция мозга человека уникальна за счет *асимметрии полушарий*

головного мозга. Асимметрия делает возможным своеобразное «удвоение» копии окружающего мира: левое полушарие создает логическую копию событий внешнего мира, а правое — образную. Вторым свойством языка является *овладение памятью*, не только текущей, но и исторической (памятью о прошлом). Именно благодаря этому появилась наша цивилизация, которая продолжает стремительно накапливать знания. Нужно заметить, что появление языка — уникальное явление в естественной истории Земли.

Одним из важнейших отличий языка человека от «языка» животных является то, что человек создал его *внешние знаки* (алфавит, систему счисления и пр.). Благодаря им пользование языком у человека иное, чем у животных. Человек невероятно развил знаковые обозначения языка. Они начинают играть двоякую роль, прежде всего с опорой на них может разворачиваться сама *психическая функция*. Л. С. Выготский называл это свойство *экстракортикальной локализацией* психических функций в коре головного мозга человека (1999). Внешний знак — это способ передачи и накопления человечеством гигантской информации (историческая память).

Благодаря второй сигнальной системе у человека формируется *праксис* (целенаправленные действия). Ярким примером сохранения всего объема двигательной функции при полной потере праксиса являются больные с поражениями лобных областей головного мозга. Нужно упомянуть, что некоторые свойства таких нарушений демонстрируют и животные (кошки, собаки) при разрушении лобных областей мозга. Исследования становления языковой функции в онтогенезе показывают ее роль в формировании произвольных действий человека. Л. С. Выготский в своей известной дискуссии с Ж. Пиаже выделяет в процессе развития ребенка речь эгоцентрическую, шепотную и, наконец, интаризацию — возникновение *внутренней речи*. Под влиянием внутренней речи меняется поведение ребенка от условно-рефлекторного к так называемому произвольному.

Нейронауки в своем развитии сейчас подошли к возможности обсудить проблему *сознания* в ряду других нейробиологических проблем. Трудности проблемы сознания связаны прежде всего с решением вопроса: есть ли биологические предтечи этой функции? Например, П. В. Симонов полагает, что «сознание определяется как знание, которое с помощью слов, математических символов и обобщающих художественных произведений может быть передано, может стать достоянием других членов общества. Сознание — это знание вместе с кем-то (сравните: со-чувствование, со-переживание, со-трудничество и т. п.). Осознать — значит приобрести потенциальную возможность сообщить, передать свое знание другому, в том числе другим поколениям в виде памятников культуры» (2001). Другими словами, сознанием обладает только человек — единственное существо на Земле, владеющее языком. Вместе с тем

довольно сложный семантический анализ может проходить без участия сознания. Например, анализ информации, направленной только в правое полушарие, не вербализуется; субъект не в состоянии что-либо произнести, и для внешнего наблюдателя это может означать, что знание не осознается субъектом. Однако тот же человек на предъявленное в правое полушарие изображение предмета может его выбрать левой рукой (см. гл. 13). Это безусловно свидетельствует о том, что семантический анализ не требует сознания в вышеуказанном смысле этого слова (т. е. вербализации). Известно также, что ассоциативное (павловское) обучение может происходить помимо сознания субъекта. В качестве другого примера приведем феномен «слепозрячих» больных (см. гл. 14). Это люди, получившие обширные травмы области корковой проекции зрения. Сами они характеризуют себя как «слепые», но могут скопировать рисунок, хотя не способны понять, что нарисовано. Высказывается гипотеза, что для восприятия как психического феномена необходим синтез сенсорной информации со следами памяти. Сопоставление сенсорной и несенсорной информации обеспечивается механизмом возврата возбуждения из подкорковых центров эмоций и мотиваций и некоторых отделов коры, включая ассоциативные зоны, в область первичной проекции зрительного анализатора. В случае «слепозрячих» из-за отсутствия зоны первичной проекции в результате травмы мозга такое наложение становится невозможным и осознания зрительного образа в виде психического акта зрительного восприятия не происходит.

Сознание и другие психические феномены являются самым высоким уровнем деятельности мозга, но у биологов не должно быть сомнений в том, что в их основе лежат *нейробиологические процессы мозга*. Проблема состоит в детальном объяснении, как в этих случаях работает мозг. Возможно, в XXI столетии решение проблемы нейробиологии сознания станет самым важным открытием третьего тысячелетия. Вероятно, мы заблуждаемся, считая, что нейроны и синапсы — анатомические единицы сознания. Скорее всего, оно является результатом кооперативной деятельности ряда мозговых систем, а для человека — и речевого полушария (подробнее данная проблема обсуждается в гл. 8, 10, 11, 12, 14, 17).

Изучение коммуникации высших млекопитающих животных дает нам доказательства, что они обладают психическими переживаниями и сознательно общаются друг с другом. Многие животные (кошки, собаки и др.) реагируют на зеркало, как будто они видят других особей своего вида. С другой стороны, шимпанзе и орангутаны могут узнавать в зеркале себя. Молодые шимпанзе, рожденные на воле, пользовались зеркалом, чтобы чистить те части своего тела, которые другим путем видеть невозможно. Все это может свидетельствовать о том, что у высших антропоидов есть определенные элементы сознания.

Вместе с тем сознание — трудный объект для научных исследований, потому что его чрезвычайно трудно определить. Мы не можем подобрать в той или иной степени подходящее научное определение сознания, а само сознание не просто наблюдать. Сознание субъективно, поэтому полно мистики. Можно думать, что сознание является внутренним качественным субъективным состоянием, обычно присущим человеку и высшим млекопитающим. Сейчас неизвестно, насколько далеко по филогенетической шкале простирается это свойство, и до сих пор нет адекватного научного определения свойства сознания, которое позволит избежать ошибок, например, при ответе на вопросы: «Есть ли сознание у улитки?» и «Какова эволюционная функция сознания?» Для иллюстрации того, что может представлять собой сознание, приведем аналогию из молекулярной физики. Температура газа есть мода распределения скоростей молекул газа в данном объеме. Следовательно, это статистическая функция, и ее нельзя приписать одной молекуле или малой группе молекул. Молекул должно быть много, чтобы эта величина имела устойчивое (в статистическом смысле слова) значение. Будущим исследователям необходимо показать, что *сознание есть не что иное, как активность нейронов*. И ничто другое.

В начале XX в. И. П. Павлов определил *предметом физиологии высшей нервной деятельности исследование высших (психических) форм деятельности мозга*. Клеточкой, единицей этой деятельности, был назван *условный рефлекс*: в нем отражается весь сложный мир процессов высшей нервной деятельности.

Размышляя на эту тему, профессор Л. Г. Воронин (1975) предложил выделять *филогенетические уровни высшей нервной деятельности*: до-условно-рефлекторные рефлексы (суммационный рефлекс и другие формы изменения возбудимости нервной системы), нестойкий условный рефлекс (начиная с круглых червей), стойкий условный рефлекс (начиная с кольчатых червей), сложные формы условно-рефлекторной деятельности, такие, например, как цепные условные рефлексы, перенос, рефлексы *n*-го порядка и многие другие, и, наконец, абстрактно-логические условные связи, определяющие абстрактно-логические функции мозга высших млекопитающих, прежде всего человека. Таким образом, в работах Л. Г. Воронина и его сотрудников было показано, что психогенез зарождается уже у животных с весьма простой нервной системой (см. гл. 4).

Профессор Л. В. Крушинский (1977) выделил еще один не условно-рефлекторный тип высшей нервной деятельности — *рассудочную деятельность*, которую, по мысли автора, следует считать биологической предтечей интеллекта. Такая форма высшей нервной деятельности есть только у высших млекопитающих и представителей некоторых семейств птиц (см. гл. 7).



## КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

*Античная наука и ее попытки понять место человека в Природе. Идея рефлекса у Р. Декарта. Закон Белла — Мажанди. «Рефлексы головного мозга» И. М. Сеченова. Московская и петербургская физиологические школы. Возникновение и развитие физиологии высшей нервной деятельности в России. Научная деятельность И. П. Павлова.*

Античная наука о Природе породила многочисленные попытки проникнуть в сущность мыслительной деятельности человека. Под влиянием повседневных наблюдений, под впечатлением, например, картин смерти, когда с последним вздохом от человека отлетает сознание и он превращается в бесчувственный, неподвижный труп, в умах древних мыслителей складывалось понятие *психического* (от греч. *psichos* — душа). Однако надо признать, что древние греки еще не вкладывали в него религиозно-мистического содержания, это произошло позднее, в эпоху Средневековья.

Два великих мыслителя IV в. до н. э. Платон и Аристотель были родоначальниками европейского идеализма и на протяжении многих веков оказывали глубокое влияние на философскую мысль человечества. В философии Аристотеля хотя и содержались некоторые постулаты идеализма (прежде всего постулат о том, что двигателем всех земных существ является высшая бестелесная форма), его учение имело некоторые черты биологического направления, другими словами, в нем доминировали материалистические тенденции. Аристотель учил, что душа состоит из трех частей. Растительная часть регулирует питание, рост, размножение. Животная часть ведаёт простой чувствительностью, подвижностью, эмоциями. Наконец, человеческая часть осуществляет мышление, т. е. умственную деятельность. Душа, согласно Аристотелю, — это целесообразно работающая органическая система. «Если бы глаз был живым существом, душою его было бы зрение», — писал Аристотель (цит. по М. Г. Ярошевскому, 1985). С Аристотелем связывают также первую попытку определить физиологический механизм ассоциаций. Он полагал, что душа обладает способностью посредством «общего чувствилища» восстанавливать в органах чувств следы прежних впечатлений, которые производились внешними объектами. С именем Аристотеля связано описание некоторых феноме-

нов психики. Например, он описал последовательные образы, явления сенсорной адаптации, некоторые иллюзии восприятия и вместе с тем отвергал представление о том, что органом психики является мозг. Аристотель исходил из установленного факта, что поверхность мозга не обладает чувствительностью<sup>1</sup>.

Римский врач К. Гален (II в. н. э.) высказал догадку, что душевная деятельность осуществляется головным мозгом и собственно является его функцией. Имеются сведения, что опыты ставились на живых людях (на гладиаторах и приговоренных к смерти преступниках), которым, например, механическим путем раздражали обнаженный мозг. Органами души Гален считал мозг, сердце и печень. Каждому из них приписывалась одна из психических функций, предложенных еще Платоном: печень — носитель вождельней, сердце — гнева, мозг — разума. Гален указывал, что в головном мозге есть центры глотания, жевания, мимики. Другой выдающийся врач древности Гиппократ предложил теорию темпераментов человека, которая дошла до наших дней (см. гл. 9). Нужно отметить, что развитие психофизиологических представлений в античном мире приостановилось на уровне системы представлений Галена. Только спустя примерно полторы тысячи лет научное знание о строении и функциях организма получило свое дальнейшее развитие.

Наряду с этими догадками начинают складываться и религиозно-мистические представления о деятельности психики человека — духовное противопоставляется телесному. Таковы, например, «бессмертная душа» Дальтона или «энтелехия» позднего Аристотеля. С усилением религиозных влияний подобные взгляды получают все более широкое распространение. Душа отделяется от тела, и «душевное» становится мистическим.

Глубокие изменения в Средние века произошли в анатомии и медицине. Был поколеблен, а затем низвергнут авторитет Галена. Появился трактат А. Везалия (1514—1564) «О строении человеческого тела» (1543). Одновременно появилась знаменитая книга Н. Коперника «Об обращении небесных сфер», которая произвела переворот не только в астрономии, но и в мировоззрении людей того времени.

У истоков материалистической мысли стоит Р. Декарт (1596—1650). Начиная с Декарта термины «тело» и «душа» наполняются новым содержанием. Во всех воззрениях до Декарта устройство организма мыслилось подобным механическим машинам и организующим началом считалась душа. Декарт выдвинул гипотезу, согласно которой есть две сущности. Тело является одной сущностью — протяженной субстанцией, тогда как душа является суб-

---

<sup>1</sup> Эти наблюдения были сделаны преимущественно на гладиаторах, которые в результате схваток на арене цирка получали смертельные ранения.

станцией, т. е. особой сущностью. Душа состоит из непротяженных явлений сознания, или «мыслей». К этой категории были отнесены не только разум, но и ощущения, чувства, представления — все, что осознается. Так возникло знаменитое высказывание Декарта: «*cogito ergo sum*» («Я мыслю, следовательно, я существую»).

Крупнейшим событием XVII в. было открытие рефлекторного принципа в поведении организмов. Понятие о рефлексе возникло в физике Декарта и было призвано завершить механистическую картину мира, включив в нее и поведение живых существ. Декарт полагал, что взаимодействие организма с внешней средой опосредовано «нервной машиной», состоящей из мозга как центра и нервных трубок, расходящихся от него радиусами. Такая конструкция очень напоминала систему кровообращения, открытую У. Гарвеем. Нервный импульс мыслился близким по составу и способу действия процессу перемещения крови по сосудам. Потoki этих частиц Декарт обозначил термином «животные духи», который часто употреблялся учеными того времени. Термин «рефлекс» в трудах Декарта отсутствовал, но основные контуры этого понятия были четко намечены. Рефлекторную реакцию Р. Декарт представлял так: «Если, например, огонь приближается к ноге, то мельчайшие частицы этого огня, движущиеся, как вам известно, с большой скоростью, обладают способностью привести в движение то место кожи, к которому они прикасаются. Нажимая этим самым на нежное волокно, прикрепленное к этому месту кожи, они в тот же момент открывают поры (мозга), у которых заканчивается это волоконце, так же, как мы дергаем за веревку, чтобы зазвонил колокольчик на другом ее конце. Когда эти поры открыты, то животные духи из углубления входят в трубку и переносятся ею частично к мускулам, отдергивающим ногу от огня, частично к тем мускулам, которые заставляют голову повернуть к огню и глаза смотреть на огонь, и, наконец, к тем, которые служат для того, чтобы протянуть руки и согнуть все тело для его предохранения» (цит. по П. К. Анохину, 1945). «Животные духи» по трубкам от места ожога устремляются к мозгу, затем отражаются от шишковидной железы возвращаются назад и «раздувают» соответствующие мышцы, что и вызывает реакцию отдергивания (рис. 1.1).

Р. Декарт отдавал себе отчет в сложности рефлексов. Например, он строил замысловатые схемы расположения нервных «трубочек», по которым «животные духи» могли не только приводить в движение мышцы, но и усиливать при этом кровообращение. Декарт, в частности, считал, что жизненный опыт может «настроить» мозг и зрительный образ посредством чувствительных нервов будет направлять «животные духи» по другим двигательным нервам, чем раньше. Согласно его концепции, если жизненный опыт показывает, что вид чего-либо является признаком опасности, то будут открываться заслонки в такие нервные трубочки, которые при-

водят в движение ноги, т.е. идет подготовка к бегству. Вместе с тем Декарт не распространял рефлекторный принцип деятельности на «высший разум». В этом, безусловно, проявлялся его дуализм: сознательная жизнь людей не подчинялась материалистическому объяснению.

XVIII столетие ознаменовалось тем, что понятие рефлекса, которое строилось на принципах физики, получило в трудах чешского физиолога И. Прохазки (1749—1820) биологическое обоснование. Он ввел термин «рефлекс» и развивал представление о рефлексах как механизме приспособления организма к условиям жизни. В работе «Физиология, или Учение о человеке» Прохазка утверждал, что понятие рефлекса должно объяснить деятельность всей нервной системы, включая головной мозг. «Тем самым учение о рефлекторной структуре поведения было обогащено рядом новых идей: понятием о биологическом назначении этой структуры (биология, а не механика), о пригодности ее для анализа всех уровней психической деятельности (монизм, а не дуализм), о детерминирующем влиянии чувствования (утверждение активного участия психики в регуляции поведения, а не эпифеноменализм)», — пишет известный историк науки М. Г. Ярошевский (1985).

Материалистические идеи стали чрезвычайно быстро распространяться по Европе и прежде всего во Франции. Это был канун Великой французской революции. Очень интересна фигура французского врача Ж. О. де Ламетри (1709—1751). Он писал, что разделение Декартом двух субстанций представляло собой не более чем «стилистическую хитрость», придуманную для обмана теологов. Душа действительно существует, но ее невозможно отделить от тела. Если тело — машина, то и человек в целом со всеми его душевными способностями всего лишь чувствующая, мыслящая и стремящаяся к наслаждениям машина. В 1748 г. Ламетри издал книгу «Человек — машина». Даже само название книги для современников звучало как вызов. Эта книга ознаменовала поворот философской мысли к воинствующему материализму.

Представление о различных уровнях интеграции органов «человеческой машины» развил П. Ж. Кабанис (1757—1808). Он был не-



Рис. 1.1. Ответная реакция организма (по Р. Декарту)

посредственным участником французской революции. Именно ему Конвент поручил выяснить, не причиняет ли нож гильотины физические страдания человеку, которому отсекают голову. Ответ Кабаниса был отрицательным. Он заключил, что движения обезглавленного тела носят чисто рефлекторный характер, а сознательные ощущения после отсечения головы невозможны. По странному стечению обстоятельств, И. П. Павлов также интересовался этой проблемой<sup>1</sup>. Вывод Кабаниса был основан на представлении о трех уровнях поведения: рефлекторном, полусознательном и сознательном. Преемственность между ними, по его мнению, выражалась в том, что «низшие центры при отпадении высших способны к самостоятельной активности».

Открытия в области анатомии спинного мозга, сделанные в XIX в., еще больше укрепляют учение о рефлексах. Английский невролог Ч. Белл (1774—1842) установил различие в функции задних и передних корешков спинного мозга. Благодаря этому открытию достаточно умозрительное представление о рефлексе превратилось в естественно-научный факт. Независимо от Белла к такому же выводу пришел французский физиолог Ф. Мажанди (1783—1855). Переход импульсов с задних корешков на передние корешки спинного мозга получил название закона Белла—Мажанди. Таким образом, идея рефлекса впервые получила бесспорное анатомическое подтверждение.

Другим важным направлением в европейской науке была физиология органов чувств. Немецкий ученый И. Мюллер (середина XIX столетия) провозгласил принцип «специфической энергии органов чувств». Согласно этому принципу, каждый из органов чувств воспринимает только специфическую для него энергию. Даже если орган чувств (глаз, ухо и др.) возбудить не свойственным ему видом энергии, например вместо световой энергии нанести по глазу механический удар, все равно в нашем мозгу возникнет световое ощущение, так называемый фосфен. На этой идее ученики и последователи Мюллера построили трехкомпонентную теорию цветового зрения (теория Юнга—Гельмгольца). Этот период характеризуется открытиями в физиологии зрения аккомодации, закона смещения цветов (Г. Гельмгольц). Английский физик Ч. Уитстон (1802—1875) открыл диспаратность сетчаточных изображений, которая лежит в основе стереоскопии зрения. Чешский ученый Я. Пуркинье (1787—1869) открыл ряд феноменов зрительного восприятия: «фигура Пуркинье» (наблюдение кровеносных сосудов сетчатки), «феномен Пуркинье» (изменение светло-синего и красного цветов при сумеречном освещении). Это был период формирования психофизики. В западной науке XIX столе-

<sup>1</sup> Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. II. — Кн. I. — С. 242.

тия он был завершён Г. Фехнером и Е. Вебером, сформулировавшими основной закон психофизики: постоянство дифференциального порога (см. гл. 14).

Ученые Средневековья знали о существовании желудочков головного мозга и в каждый из желудочков помещали одну из известных в то время психических функций (см. рис. 13.1). В XVIII столетии в качестве субстрата психической деятельности стала рассматриваться кора головного мозга, а не его желудочки. Возникает учение австрийского врача и анатома Ф. Галля (1758—1828) — френология, основанная на том, что различные психические способности (ум, память и др.) локализуются в определенных областях головного мозга. По мнению Галля и его последователей, этим областям коры соответствуют «шишки» и другие рельефы на поверхности черепа (см. рис. 13.2). Однако довольно скоро французский физиолог Ж. Флуранс (1794—1867) опроверг френологию как науку. Применив метод экстирпации, он пришел к выводу, что основные психические процессы (интеллект, восприятие и др.) являются продуктом головного мозга как целостного органа. Флуранс впервые экспериментально установил, например, что мозжечок координирует движения, а четверохолмия связаны со зрением.

В 40-х годах XIX в. в Германии группа учеников И. Мюллера, среди которых были Г. Гельмгольц (создатель физиологической оптики) и Э. Дюбуа-Реймон (основоположник электрофизиологии), образовала «незримый колледж», известный в истории как физико-химическая школа. В число «вождей» этой школы вошли будущие корифеи европейской науки — Г. Гельмгольц, Э. Дюбуа-Реймон, К. Людвиг, Э. Брюкке и др. Нужно признать, что они явились, по сути, основоположниками современного здания европейских физиологических научных школ.

Огромная роль в создании современной физиологии принадлежит выдающемуся французскому ученому К. Бернару (1813—1878). Он разработал концепцию, согласно которой все клетки организма находятся в межклеточной среде (*milieu interieur*) с постоянными параметрами — постоянным солевым составом, напряжением кислорода и других газов и т. п. Поддержание постоянства внутренней среды организма происходит вопреки постоянным дестабилизирующим факторам внешней среды. Таким образом, Бернар ввел понятие *саморегуляции* как основополагающего принципа жизнедеятельности. Идеи К. Бернара благодаря работам выдающегося американского физиолога У. Кеннона (1871—1945) прочно вошли в арсенал современной физиологии. Кеннон обозначил саморегуляцию внутренней среды термином *гомеостаз*, который закрепился в современной науке. Важное отличие концепции гомеостаза от предшествующих воззрений состояло в том, что организм регулируется собственными компонентами, т. е. саморегули-

руется. В отличие от этого «живые машины», по мысли ученых того времени, от Декарта до Ламетри, управлялись рукой существа (Всевышнего), одаренного Сознанием и Волей.

В XIX в. на повестку науки был поставлен вопрос о включении живых организмов в физическую картину природы. Задача была принципиально решена Ч. Дарвином в «Происхождении видов...» (1859). Был сформулирован новый объяснительный принцип — *движущая сила развития организмов лежит в приспособительных взаимоотношениях с окружающей средой*. Книга имела чрезвычайную убедительность для ученых также потому, что содержала огромное количество доказательств, взятых непосредственно из природы. Коренным образом изменилось понимание организма. Предшествующая биология со времен К. Линнея (1707—1778) считала виды неизменными, а организм животного своеобразной машиной с фиксированной (сотворенной) физической и психической конструкцией. По Дарвину, организм есть продукт постоянного взаимодействия со средой. Развитие организма в онто- и филогенетическом смысле обусловлено законами эволюции. Согласно концепции Дарвина, наследственность становится важнейшей детерминантой жизни отдельной особи. Известно, что первым переводчиком книги Дарвина «Происхождение видов...» на русский язык была супруга И. М. Сеченова, на мировоззрение которого этот труд, безусловно, оказал огромное влияние.

Внешним проявлением функции мозга является *поведение*. Свою самую известную книгу И. П. Павлов назвал «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных». Анализ поведения, его физиологических механизмов имеет богатую историю в науке. Под поведением понимают комплекс ответных реакций, обусловленных действием на организм внешних и внутренних условий. Благодаря поведению организм осуществляет связь с внешней средой. Человеку в отличие от животных свойственна *деятельность* — процесс, всегда связанный с трудом, в результате которого создается продукт труда. Мы неоднократно будем сравнивать человека и животных. Это сопоставление на протяжении многих веков было камнем преткновения как для философов, так и для биологов, психологов, врачей.

Тенденцией последнего времени является создание целого комплекса нейронаук — *нейробиологии*. Она включает все научные направления, связанные с изучением строения и функций нервной системы.

Поведение животных характеризуется прежде всего *целенаправленностью*. Со времен Г. Гегеля именно понятие «цель» лежало в основе объяснения различий между техническими устройствами и живыми организмами. Понятие «цель» имеет богатую научную историю. Древние философы формулировали его как «телос» или «энтелехия» (душа). В то время понятия «детерминизм» и «цель» не

противопоставлялись. По мере развития механики стали противопоставлять «цель» и «причину». Единственно научным считалось объяснение явлений природы в терминах линейно связанных причин и следствий. Философская телеология стала изгоняться из науки, а вместе с ней и понятие «цель», даже по отношению к поведению человека. Ч. Дарвину биологическая наука обязана тем, что *целесообразность* в живой природе была признана реальным фактом и из нее была удалена «энтелехия» (душа). Целесообразность стала научным фактом, требующим объяснения и исследования. Таким образом, при анализе поведения животных и человека ставятся два вопроса: «для чего?» (цель) и «почему?» (причина); эти два вопроса не исключают друг друга. Задача физиологии высшей нервной деятельности может состоять в нахождении причины (физиологических механизмов, как любил повторять мой учитель профессор Л. Г. Воронин) целесообразной деятельности (поведения) животных и человека.

Благодаря провозглашенному рефлексорному принципу деятельности нервной системы естествознание начинает приближаться к пониманию сложнейших проявлений поведения животных и человека, включая психические процессы. Поведение стали понимать как результат сложнейшей работы нервной системы. Вместе с тем на этом пути были и крайности, и упрощения. Например, в исследованиях середины XIX — начала XX в. нередко утверждалось, что «мозг выделяет мысль, как печень выделяет желчь». Такое толкование, безусловно, можно отнести к вульгарно-материалистическому. Подобные воззрения, распространившиеся в середине XIX в., не могли объяснить своеобразия психического и оказывались бессильными перед вечным вопросом о соотношении духа и тела.

Знаменательный шаг в исследовании психического был сделан русским физиологом Иваном Михайловичем Сеченовым. В 1863 г. он опубликовал книгу «Рефлексы головного мозга», где приводил убедительные доказательства рефлексорной природы психической деятельности. Сеченов писал, что ни одно впечатление, ни одна мысль не возникают сами по себе, а всегда по какому-нибудь поводу, в результате действия какой-нибудь причины — физиологического раздражителя. С другой стороны, самые разнообразные переживания, чувства, мысли в конечном итоге ведут, как правило, к каким-то ответным действиям. Он писал: «Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге — везде окончательным фактом является мышечное движение». Сеченов не оставил без объяснения и такие случаи, когда человек только подумал о чем-то, но ничего не сделал. Этот факт он объяснял торможением исполнительного звена рефлекса. Та-





И. М. Сеченов

кой рефлекс с «задержанным концом» является, по И. М. Сеченову, основой мысли, не приведенной в действие.

Обширный материал был получен Сеченовым во время тщательных наблюдений за формированием поведения и сознания ребенка (см. гл. 16). Эти наблюдения ясно показывали, как простые врожденные рефлексы с возрастом постепенно усложняются. Благодаря воспитанию и обучению они входят во все новые отношения друг с другом и в конечном итоге создают громадную сложность человеческого поведения. И. М. Сеченов был убежден, что «...все, даже самые сложные проявления психической деятельности, по способу своего происхождения суть — рефлексы». Его книга положила начало экспериментальному научному исследованию явлений психики.

Отношение к книге И. М. Сеченова в России со стороны общественности и официальных властей было прямо противоположным. Она была арестована, автор привлечен к суду. Обвинительный акт гласил: «Эта материалистическая теория, разрушая моральные устои общества в земной жизни, уничтожает и религиозный догмат жизни будущей; она не согласна ни с христианством, ни с уголовно-юридическим воззрением и ведет положительно к развращению нравов». В ожидании суда Сеченов говорил друзьям: «Не буду я брать адвокатов, а возьму с собой лягушку и покажу судьям мои опыты: пусть прокурор их опровергает». Однако про-

тест широких общественных кругов предотвратил судебную расправу над ученым. В год 100-летнего юбилея «Рефлексов головного мозга» ЮНЕСКО объявило день выхода книги И. М. Сеченова в свет Днем этой книги. Труды научной конференции, прошедшей в Москве в 1965 г., были опубликованы на русском и английском языках.

В ряде статей Сеченов доказывает, что материальные процессы мозговой деятельности являются первичными, а психические, духовные — вторичными. Наше сознание представляет собой лишь отражение действительности окружающего мира. Развитие психики обусловлено совершенствованием нервной организации мозга, его историческим и индивидуальным развитием.

**Исторические предпосылки возникновения физиологии высшей нервной деятельности в России.** Заглянем в далекий для нас XIX в. Для подготовки к профессорскому званию в области физиологии в Дерптский университет (1827) из Москвы прибыл Н. И. Пирогов, из Петербурга — П. А. Загорский, из Харькова — А. М. Филомафитский.

А. М. Филомафитский (1807—1849) стал впоследствии основоположником Московской университетской физиологической школы. Успешно закончив курс в Дерптском университете, Филомафитский направляется в лабораторию И. Мюллера, где основательно овладевает современными методами исследования, входя в курс тех проблем, которые волнуют мировую (европейскую) физиологию. В 1835 г. Филомафитский становится преподавателем Московского университета по курсу физиологии. Предмет вводится в университете на втором (физико-математическом) отделении философского факультета как «Физиология и сравнительная анатомия», а на медицинском факультете — как «Физиология здорового человека». Филомафитский выступает горячим поборником экспериментального метода в физиологии. Его книга «Физиология, изданная для руководства своих слушателей» (1836) была первым в России учебником по экспериментальной физиологии. Она получила высокую оценку современников и была награждена Демидовской премией Академии наук в 1841 г. (премия присуждалась с 1831 г.). Рецензент академик К. Бэр в своем отзыве писал, что учебник Филомафитского стоит на уровне лучших руководств по физиологии.

А. М. Филомафитский одним из первых в России применил микроскоп



А. М. Филомафитский

Плессля для исследования кровяных телец. Интересными и новыми для того времени были его эксперименты с перерезкой блуждающего нерва для исследования нервно-рефлекторного характера реакции кашля. С применением метода перерезки блуждающего нерва Филомафитский исследовал химизм желудочного пищеварения. Архивные материалы свидетельствуют, что медицинский факультет Московского университета получал деньги на экспериментальное исследование действия болеутоляющих веществ. К работе привлекались профессор физиологии А. М. Филомафитский и профессор хирургии Н. И. Пирогов. Результатом этих исследований было применение Пироговым эфира в качестве обезболивающего средства при оказании помощи раненым во время осады Салты. Н. И. Пирогов с гордостью писал: «Россия, опередив Европу нашими действиями при осаде Салты, показывает всему просвещенному миру не только возможность в претворении, но неоспоримое благодетельное действие эфирования над ранеными, на поле самой битвы. Мы надеемся, что отныне эфирный прибор будет составлять, точно так же как и хирургический нож, необходимую принадлежность каждого врача во время его действия на бранном поле».<sup>1</sup>

Значение учебника А. М. Филомафитского было огромно: по этой книге выучилось целое поколение русских врачей и физиологов, в том числе И. М. Сеченов. Особенной заслугой Филомафитского было также то, что он впервые ввел в преподавание физиологии демонстрацию опытов на животных. На своих лекциях он демонстрировал собак с операцией искусственного свища, наложенного его современником, профессором-хирургом В. А. Басовым (1812—1879), в то время занимавшим в Московском университете кафедру хирургии.

В Москве в 40-е годы XIX в. выходит ряд ценных книг по физиологии и фармакологии. На русский язык были переведены две книги выдающегося французского ученого Ф. Мажанди — «Краткое основание физиологии» и «Фармакография». В Петербурге в переводе с немецкого было издано руководство по физиологии Эбле — «Ручная книга физиологии человека».

В 1851 г. студентом медицинского факультета Московского университета стал И. М. Сеченов. (К этому времени 22-летний Сеченов окончил курс Михайловского инженерного училища и в чине прапорщика находился на военной службе в саперной части в Киеве. Перед поступлением в университет вышел в отставку.) В университете учителем И. М. Сеченова по физиологии был профессор И. Т. Глебов (1806—1884). Глебов много работал в лучших лабораториях Европы и был горячим поклонником французских физиологов К. Бернара и Ж. Флуранса. Он был также одним из перевод-

<sup>1</sup> Военно-медицинский журнал. — 1847. — Ч. 40. — № 1.

чиков книг Ф. Мажанди на русский язык. Наряду с Глебовым лекции по физиологии в тот период в Московском университете читал профессор Н. А. Варнек (1823—1876). Лекции этих физиологов сумели заинтересовать молодого Сеченова: «В этом же году я убедился, что не призван быть медиком, и стал мечтать о физиологии...» (И. М. Сеченов, 1945. С. 64).

Лекции по фармакологии на медицинском факультете читал декан медицинского факультета Н. Б. Анке (1803—1873), о котором Сеченов в «Автобиографических записках» вспоминает как о профессоре, возглавляющем немецкую партию. В связи с этим вопреки мнению группы профессоров, которую возглавлял профессор А. И. Иноземцев, на кафедру физиологии университета после окончания срока заграничной командировки был избран не Сеченов, а его однокурсник — немец Ф. Эйнбродт. Этот период в России характеризуется деятельностью выдающихся писателей-демократов — Н. Г. Чернышевского, Н. А. Добролюбова и др. Выходит роман И. С. Тургенева «Отцы и дети» (1858), в котором впервые в мировой литературе главным героем является революционер-натуралист Базаров. Базаров, а также Кирсанов из романа Чернышевского «Что делать?» — это врачи-физиологи, новые люди русской общественной жизни.

Русские физиологи второй половины XIX в. переняли лучшие традиции физиологов европейской экспериментальной школы — Я. Пуркинье, Г. Гельмгольца, К. Бернара, Л. Людвига. Так, в лаборатории Гельмгольца Сеченов производит наблюдения за флуоресценцией хрусталика глаза. Приехав в эту лабораторию учеником, он предлагает свою конструкцию абсорбциометра. Об оценке успехов Сеченова мы узнаем из писем Людвигу к нему. В письме от 29 августа 1859 г. он пишет: «Если Вы мне позволите, я бы хотел в учебнике упомянуть о сделанном Вами наблюдении». Гельмгольц писал Брюкке: «...Вы открыли ясно выраженную флуоресценцию хрусталика...». В письме от 2 января 1860 г. Людвиг пишет Сеченову: «Я с удовольствием прочел Вашу статью о флуоресценции хрусталика, она не уступает работе Вашего парижского конкурента. Очень благодарен за Ваши заботы о газовом аппарате. Когда доктор Шеффер, наконец, приступит к работе, мы воспользуемся Вашим советом... Между нами говоря, хотя он хороший и ловкий человек и обладает эрудицией, но ему не хватает Вашей подвижности и энергии в работе. Если бы Вы были, у нас многое было бы сделано» (цит. по Х. С. Коштоянцу, 1946. С. 167).

Современниками И. М. Сеченова в России были выдающиеся физиологи, впоследствии основавшие собственные научные направления, — А. И. Бабухин, Ф. В. Овсянников и Н. М. Якубович.

А. И. Бабухин (1835—1891) — крупный гистолог и основоположник московской гистологической школы. Обучался в Московском университете с Сеченовым и одновременно с ним начал на-

учную деятельность. После окончания университета был зачислен прозектором по кафедре физиологии (1859). В 1860 г. Бабухин опубликовал первую научную работу «Тетаническое сокращение сердца», а в 1862 г. — свою диссертацию «Об отношении блуждающего нерва к сердцу». Наибольшую известность ему принесли работы по изучению электрических органов рыб и двустороннему распространению возбуждения в нервах. Эти работы оказали заметное влияние на развитие нервно-мышечной физиологии и электрофизиологии.

Н. М. Якубович (1817 — 1879) с 1857 г. был профессором гистологии и физиологии Военно-медицинской академии. Он выполнил фундаментальные работы по гистологии центральной нервной системы, удостоенные Монтионовской премии Парижской академии наук. Совместно с Овсянниковым Якубович опубликовал работу «Микроскопическое исследование начал нервов в большом мозге». Эта работа положила начало правильному пониманию происхождения симпатической нервной системы. Именем Якубовича названо одно из ядер III пары черепно-мозговых нервов (глазодвигательного нерва).

Ф. В. Овсянников (1827 — 1906), один из основоположников самостоятельных школ русских физиологов в Казанском и Петербургском университетах, долгие годы занимал кафедру физиологии Академии Наук. В 1860 г. Овсянников работал в лаборатории К. Бернара. В Петербургском университете занимал кафедру физиологии с 1864 по 1875 г. В числе его учеников был И. П. Павлов. Ф. В. Овсянников опубликовал ряд исследований по рефлекторной регуляции дыхательных движений и сосудистых центров. Он был разносторонним биологом и выполнил ряд исследований в области гистологии и эмбриологии.

Хотя в трудах Бабухина, Якубовича и Овсянникова преобладали исследования по гистологии, ценнейшие исследования они выполнили и в области физиологии.

В 60-х годах XIX в. начали свою научную деятельность такие выдающиеся физиологи, как И. Ф. Цион, И. П. Щелков, Н. Н. Бакст, В. Я. Данилевский и др.

К концу 1858 г. И. М. Сеченов фактически заканчивает свои научные исследования за границей. В 1860 г. (1 февраля) он приезжает в Петербург, и его утверждают адъюнктом Академии. Профессора Якубович и Сеченов поделили между собой преподавание. Первые лекции Сеченова о животном электричестве сопровождались прекрасно обставленными, демонстративными и эффектными электрофизиологическими опытами. Они производили огромное впечатление на студентов. Их описание скоро вышло отдельным изданием. За работу «О животном электричестве» Сеченов получил Демидовскую премию. Отзыв о ней дал профессор Ф. В. Овсянников.

В дальнейшем Овсянников, уже будучи академиком, приглашается в Петербургский университет организатором и руководителем физиологического кабинета. В качестве преподавателей он приглашает (1866—1868) физиологов И. Ф. Циона и Н. Н. Бакста. Цион был тогда известен благодаря открытию нерва-депрессора и описанию новой рефлекторной формы регуляции сердечно-сосудистой системы, а Бакст зарекомендовал себя чрезвычайно тонкими работами в области нервной физиологии, выполненными в лаборатории Гельмгольца.

Овсянников, Цион и Бакст не только поставили на высокий уровень преподавание физиологии, но и организовали научно-исследовательскую работу в физиологическом кабинете, куда с начала 70-х годов стали тянуться наиболее талантливые студенты. Сюда в 1870 г. пришел студент Иван Павлов.

Научный авторитет И. М. Сеченова особенно возрос после открытия им в 1862 г. *центрального торможения*. С этим открытием его имя вошло в мировую физиологию. Работая в 1862 г. в Париже в лаборатории К. Бернара, Сеченов показал, что при послойном отделении головного мозга от спинного можно установить определенный участок головного мозга лягушки, раздражение которого наложением на поперечный срез кристаллика соли вызывает угнетение спинномозговых рефлексов. Работа Сеченова была опубликована в трудах Парижской академии наук по представлению К. Бернара. В 1863 г. Сеченов опубликовал ее в России.

В 1871 г. Сеченов покидает Медико-хирургическую академию. Официальным поводом послужило забаллотирование в профессора академии его друга, профессора И. И. Мечникова. В этом же году Сеченов переехал работать в Новороссийский университет. В Одессе он пробыл в качестве профессора около 6 лет и в этот период выполнил свои выдающиеся работы по газовому составу крови. Вместо Сеченова профессором физиологии Медико-хирургической академии был назначен И. Ф. Цион. В 1875 г. Цион уехал во Францию, а на кафедру физиологии академии был избран молодой физиолог И. Р. Тарханов (Моурави Тархнишвили, 1846—1908). И. Р. Тарханов руководил кафедрой почти 20 лет. Выйдя в отставку в 1894/95 г., он продолжил чтение лекций по общей физиологии в Петербургском университете.

## **ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В РОССИИ**

В России становление и развитие исследований высшей нервной деятельности связаны с именем Ивана Петровича Павлова. Он не был прямым учеником И. М. Сеченова. Судьба распорядилась так, что когда Павлов обучался в Медико-хирургической академии, там

уже не было Сеченова, а физиологической кафедрой руководил И. Ф. Цион. Когда Сеченов вновь вернулся в Петербург в 1876 г. в качестве профессора Петербургского университета, И. П. Павлов в 1875 г. уже закончил обучение вначале в университете, а затем в академии. Учителями И. П. Павлова в Петербургском университете и Медико-хирургической академии были И. Ф. Цион и Ф. В. Овсянников. Вместе с тем Павлов неоднократно указывал на огромное влияние, которое оказала на него в юношеские годы (в период его обучения в Рязанской духовной семинарии) книга И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга».

**Научная деятельность И. П. Павлова.** Исследование И. П. Павловым физиологии условных рефлексов было подготовлено всей предшествующей его научной деятельностью. В своей диссертации «О центробежных нервах сердца» и особенно в работе «Блуждающий нерв как регулятор общего кровяного давления» И. П. Павлов открывает новые пути в физиологических исследованиях. Он переходит от исследования влияний отдельных нервов к исследованию физиологических регуляций в целом, в основе которых лежат рефлексы нервной системы. И. П. Павлов ищет новые приемы физиологического исследования, которые позволили бы избежать вивисекционных экспериментов на наркотизированных, обездвиженных животных. Он записывает кривую кровяного давления у здоровой собаки, приученной спокойно лежать на столе во время опыта. Впервые в практике физиологического эксперимента стало возможно наблюдать в условиях целого организма работу сложных рефлексов, регулирующих кровообращение.

Новые приемы физиологического эксперимента, разработанные И. П. Павловым при исследовании кровообращения, получили дальнейшее развитие в изучении системы пищеварения. Павлов выполнил классические исследования деятельности пищеварительных желез в условиях хронического эксперимента, за которые был удостоен в 1904 г. Нобелевской премии. До этих работ физиологи считали, что выделение желудочного сока происходит в результате соприкосновения пищи со стенками желудка, т. е. без участия нервной системы. Вместе с тем наблюдения в лаборатории показывали, что на работу желудка влияют многие факторы, среди которых немало психических (время суток, наличие или отсутствие аппетита, настроение и др.). Доказательство нервного влияния на отделение желудочного сока было получено И. П. Павловым в опыте «мнимого кормления» (рис. 1.2). Собака с перерезанным пищеводом и фистулой желудка нормально ест. Однако пища вываливается обратно в миску, не попадая в желудок, тем не менее в пустом желудке железы выделяют пищеварительный сок. Каким образом пища, не находящаяся в желудке, заставляет работать его пищеварительные железы? При перерезке блуждаю-

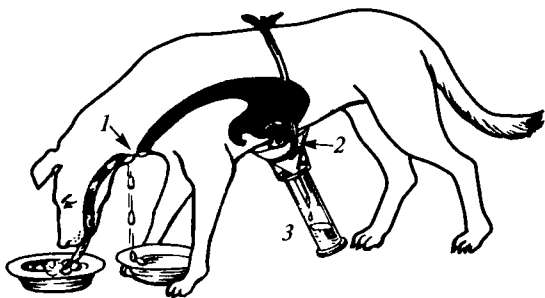


Рис. 1.2. Опыт «мнимого кормления» собаки (по И. П. Павлову):

1 — выведенный наружу отрезок пищевода; 2 — фистула желудка; 3 — цилиндр для собирания желудочного сока

щего нерва сокоотделение прекращается — это и есть ответ на заданный вопрос.

Другой пример хронического эксперимента, разработанный И. П. Павловым, — операция «малого желудочка». Опыт «мнимого кормления» объяснял лишь начало нормального сокоотделения, но оставалось неясным, как продолжают функционировать железы желудка при контакте с пищей? Чтобы увидеть картину естественной работы пищеварительных желез, И. П. Павлов отделил от желудка так называемый «малый» желудочек, сохранив все его нервные связи с основным желудком. Хронический эксперимент позволил исследовать физиологические механизмы регуляции желудочного сокоотделения. Именно цикл работ по созданию, как писал И. П. Павлов, «настоящей физиологии пищеварения» принес ему всемирную известность.

### **Начало работ по исследованию физиологии условных рефлексов.**

Как было показано ранее, исследования физиологии условных рефлексов были подготовлены предшествующей научной деятельностью И. П. Павлова. Сохраняя идейную преемственность, Павлов в основу физиологического анализа психической деятельности положил *рефлекс* как самое общее явление в деятельности нервной системы. Толчок этим исследованиям дали работы по пищеварению. На собаках, подготовленных для исследования пищеварительных желез желудка, ученый неоднократно наблюдал, как прием пищи и сопровождающие его события (приход служителя, вид миски и т. п.) заставляют работать слюнные железы. Он обратил внимание, что слюна у собаки начинает отделяться задолго до приема пищи. То же самое мы можем наблюдать на себе: достаточно бывает напоминания о вкусной пище, как у нас «текут слюнки». Это явление до Павлова считали родом психической деятельности и, следовательно, оставляли его в ведении психологов, физиологическое объяснение такой деятельности в то время исключалось.



И. П. Павлов подошел к решению проблемы прагматически. Он исходил из того, что «психическое слюноотделение» не беспричинно: в одних случаях оно вызывается звуком шагов, в других — запахом и видом пищи, т.е. физиологическими раздражителями, создающими очаги возбуждения в соответствующих областях головного мозга. Следовательно, из этих областей возбуждение проводится к слюноотделительному центру. Таким образом, «психическое слюноотделение» имеет все признаки настоящего рефлекса с чувствительным (афферентным), центральным и исполнительным (эфферентным) звеньями (отделами). Как возникают такие «психические рефлексы»? Можно предположить, что ход мыслей И. П. Павлова был, по-видимому, следующий. У собаки, впервые попавшей в лабораторию, шаги служителя не вызывают никакого слюноотделения. Другими словами, возбуждение от слуховой области коры не имеет пути к слюноотделительному центру, а потом этот путь образуется — после того, как шаги служителя постоянно сопровождалось кормлением, и после того, как возбуждение слуховой области коры многократно сочеталось с возбуждением слюноотделительного центра при акте еды. Следовательно, в мозге собаки образовалась связь (временная), замыкающая путь нового рефлекса (условного), отражающего предшествующий опыт «психического рефлекса». И. П. Павлов пришел к замечательному выводу: *высшая (психическая) деятельность головного мозга заключается в образовании временных связей между нервными центрами, т.е. в образовании новых условных рефлексов.*



И. П. Павлов

Таким образом, в отличие от постоянных, врожденных рефлексов, обеспечивающих жизнедеятельность организма (кровообращение, дыхание, пищеварение и др.), условные рефлексы бесконечно разнообразны, изменчивы и точно приспособливают организм к постоянно меняющимся условиям жизни.

И. П. Павлов полностью отвергал объяснения психической деятельности антропоморфическими рассуждениями. Его противники утверждали, что у собаки «слюнки текут» от приятных переживаний, от чувства благодарности к хозяину и т.п. Сотрудница Павлова М. Ерофеева поставила опыт, в котором голодную собаку кормили во время ударов по лапе электрическим током. Голодная собака, повизгивая от боли, съедала пищу. С едкой иронией И. П. Павлов спрашивал своих оппонентов: «Не объяснят ли господа, от каких душевных переживаний у собаки слюнки текут — от любви к боли или благодарности электрическому току?».

И. П. Павлов всецело отдается исследованию физиологии условных рефлексов. Его научные заслуги признаются мировой общественностью. В Кембриджском университете в 1912 г. происходит торжественная церемония присуждения Павлову почетного звания доктора наук. В этот момент с балкона актового зала студенты спускают собачку, унизанную пробирками, символически повторяя шутку с игрушечной обезьянкой, которой в свое время чествовали творца эволюционной теории Чарлза Дарвина.

Нужно сказать, что советское правительство чрезвычайно внимательно отнеслось к исследованиям И. П. Павлова. В тяжелую зиму 1921 г. Председатель Совмина В. И. Ленин подписывает специальное постановление Совета Народных Комиссаров о поддержке проводимых исследований. Строится знаменитая «столица условных рефлексов» в Колтушах под Ленинградом. В 1923 г. выходит в свет сборник «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных», а спустя 3 года — «Лекции о работе больших полушарий головного мозга».

Собравшийся в 1935 г. в Ленинграде XV Международный конгресс физиологов избирает И. П. Павлова своим Почетным Президентом. Бурными аплодисментами встречают 1500 делегатов, представляющих 37 государств, предложение присвоить выдающемуся ученому звание «старейшины физиологов мира» (*princeps physiologorum mundi*). Это был последний конгресс, в котором участвовал И. П. Павлов. Через год он закончил свой жизненный путь.

# ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ПАВЛОВСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

*Сигнальная деятельность организма. Безусловный и условный рефлекс. Классификация безусловных рефлексов. Условные раздражители. Классификация условных рефлексов. Физиологический механизм временной связи. Электрические потенциалы при образовании условных рефлексов. Торможение условных рефлексов. Физиологический механизм условного торможения.*

## СОДЕРЖАНИЕ И МЕТОДЫ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Поведение животных состоит из двух типов рефлексов — безусловных и условных. *Условные рефлекс*ы возникают, изменяются и исчезают в зависимости от внешних условий. *Безусловные рефлекс*ы имеют постоянное и стереотипное выполнение. Условные рефлексы осуществляют индивидуальное поведение, безусловные — видовое. Условные рефлексы лежат в основе психического, безусловные — в основе инстинктивного. Безусловные рефлексы являются генетически наследованными (врожденными) для данного организма.

По И. П. Павлову, предметом физиологии высшей нервной деятельности является объективное исследование условных рефлексов (поведения) животных и человека. В круг интересов физиологии высшей нервной деятельности входит вскрытие общих законов образования условных рефлексов у организмов разного уровня филогенеза — от одноклеточных до человека.

Напомним некоторые классические определения физиологии высшей нервной деятельности. Готовность организма к адекватным действиям до его непосредственной встречи с биологически важным раздражителем была названа И. П. Павловым *сигнальной деятельностью* нервной системы — это центральное положение физиологии высшей нервной деятельности.

Термин «рефлекс» мы будем относить как к функциям многих эффекторов или даже всего организма, так и к отдельным реакциям. В зависимости от контекста будем называть отдельные рефлексы либо по тому *раздражителю* (по роду специфических рецепто-

ров), который их вызывает (например, рефлекс на пищу, на болевое раздражение и т.п.), либо по роду *специфических эффектов* (слюноотделительный рефлекс, сгибательный рефлекс и т.п.). Совокупность нейронов, связанных с данным рефлексом, будем называть *центром рефлекса*, или *рефлекторным центром*. Согласно И. П. Павлову, рефлекторный центр — понятие функциональное, а не анатомическое.

## Безусловные рефлексы

Живые организмы — это машины особого рода, деятельность которых направлена главным образом на сохранение индивида и вида. В процессе исторического развития (филогенеза) сформировался ряд самостоятельных механизмов, которые участвуют в поддержании нормальной жизнедеятельности. Следуя И. П. Павлову, мы будем называть эти врожденные механизмы *безусловными рефлексами*.

**Классификации безусловных рефлексов.** Безусловные рефлексы классифицируются по различным критериям: по характеру вызывающих их раздражителей; по биологической роли; по порядку следования в конкретном поведенческом акте.

Приведем несколько классификаций безусловных рефлексов, которые получили наиболее широкое распространение.

### *Классификация российского физиолога А. Д. Слонима*

#### *А. Рефлексы на сохранение:*

- пищевые рефлексы внутренней среды организма;
- гомеостатическое обеспечение внутренней среды организма.

#### *Б. Рефлексы на изменение внешней среды организма:*

- оборонительные;
- средовые (ситуационные).

#### *В. Рефлексы, связанные с сохранением вида:*

- половые;
- родительские.

### *Классификация английского этолога Дж. Темброка*

*А. Поведение, определяемое обменом веществ* и состоящее из пищедобывания, приема пищи, мочеотделения, покоя, сна и пр.

#### *Б. Комфортное поведение.*

#### *В. Оборонительное поведение.*

*Г. Поведение, связанное с размножением* (охрана территории, спаривание, забота о потомстве).

#### *Д. Социальное (групповое) поведение.*

#### *Е. Постройка гнезд, нор, убежищ.*

### *Классификация польского физиолога Ю. Конорского*

#### *А. Сохранительные рефлексы:*

- рефлексы поступления веществ в организм (вдох, глотание и пр.);

- рефлексы выведения веществ из организма (выдох, мочеиспускание и пр.);
- восстановительные рефлексы (сон);
- рефлексы сохранения вида (копуляция, беременность, забота о потомстве).

#### Б. Защитные рефлексы:

- рефлексы отдергивания или отступления;
- рефлексы устранения раздражителя с поверхности тела;
- рефлексы уничтожения или нейтрализации вредных агентов (наступательные рефлексы).

Легко увидеть сходство этих классификаций. Вместе с тем они страдают определенными недостатками (вообще любая классификация не лишена недостатков). Насколько данные классификации неполны, можно видеть на примере ориентировочного рефлекса. В этом рефлексе обнаруживаются три группы проявлений: 1) элементарная форма в виде активации органов чувств и всего организма на внезапное изменение в окружающей среде; 2) более сложные реакции в виде активного поиска; 3) исследовательское поведение, например «манипулирование» предметами, что свойственно только приматам, — самая сложная форма. Первую форму И. П. Павлов назвал рефлексом «Что такое?». Этот рефлекс в свою очередь состоит из ряда безусловных рефлексов: расширение зрачка, поворот глаз и головы к раздражителю, приноживание и др. Эти реакции у человека сопровождаются изменениями кожно-гальванической реакции (КГР) и электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Вторая форма включает реакции, которые этологи называют поисковой фазой поведения (подробнее см. гл. 7). Она хорошо выражена у птиц и млекопитающих. В отличие от рефлекса «Что такое?» эта фаза носит специализированный видоспецифический характер. Третья форма свойственна только приматам. Собственно только у них в полной мере существует *исследовательская реакция*. Это тоже рефлекс «Что такое?», но в данном случае более высокого порядка, напоминающий любопытство у человека. У человека, как и у животных, представлены все три группы ориентировочных реакций.

Деление рефлексов на *сохранительные* и *защитные*, по-видимому, не следует считать абсолютным. За свою жизнь животные попадают в самые разнообразные ситуации, из которых они выбирают в каждом случае своим оптимальным образом. В конце концов все рефлексы предназначены для создания оптимальных условий выживания индивида. Приведем пример из книги Ю. Конорского (1970). Обезьяна ищет в шерсти паразитов. С одной стороны, это защитный рефлекс, а с другой — гигиена шерсти, т.е. *сохранительный рефлекс*.

Врожденная активность организма протекает в виде последовательности фаз. Например, анализируя различные *сохранительные*

рефлексы, можно видеть, что безусловным рефлексам, ведущим к определенным полезным результатам, как правило, предшествует подготовительная активность, которая обеспечивает организм соответствующими раздражителями. Так, акту еды предшествует поиск пищи, сну — поиск безопасного места и т.д. Поэтому врожденную активность можно разделить на исполнительную (приспособление организма к воздействию раздражителю) и подготовительную, которая обеспечивает организм нужными раздражителями или препятствует воздействию отвергаемых раздражителей. По этой классификации Ю. Конорский различает четыре вида врожденной деятельности:

- *сохранительная подготовительная;*
- *сохранительная исполнительная;*
- *защитная подготовительная;*
- *защитная исполнительная.*

**Соотношение безусловных и условных рефлексов в поведении.** Как уже говорилось, безусловные и условные рефлексы и их сочетания составляют поведение. Такие рефлексы, как пищевой, половой, оборонительный, материнский, и многие другие специальные рефлексы лежат в основе всего дальнейшего поведения организма. Однако при переходе от изучения закономерностей частной рефлекторной деятельности к анализу целого поведения такое строгое разделение условных и безусловных рефлексов невозможно.

Целостные поведенческие акты, как правило, являются результатом сложной интеграции условных и безусловных рефлексов. Это становится очевидным при переходе от лабораторного исследования животных к наблюдениям в условиях, максимально приближающихся к естественным, или в природе. Выдающийся отечественный биолог Л. В. Крушинский пишет, что если собаке, которая находится в станке, наносят удар тока по лапе, она отдергивает ее — это безусловный оборонительный рефлекс. Если удару тока предшествует звук, то образуется условный оборонительный рефлекс на звук. Однако у собаки в свободном поведении оборонительная реакция по отношению к незнакомому человеку проявляется в том, что собака убегает, прячется или расплывается на земле (трусость). В основе этих актов поведения лежат как безусловные, так и условные рефлексы.

Соотношение условных и безусловных рефлексов в целостных поведенческих актах не бывает строго фиксированным. Эти акты направляются на выполнение одиночных приспособительных действий, которые при различных способах своего осуществления имеют определенный шаблон конечного исполнения. Такие поведенческие акты Л. В. Крушинский назвал *унитарными реакциями* (1960). Рефлекс, по Крушинскому, — простейшая интегрированная единица деятельности нервной системы. Таким образом, *унитарная реакция* — простейшая интегрированная единица поведе-

ния. Эта проблема рассмотрена в разделе, посвященном анализу поведения животных в природе (см. гл. 7).

Исследователи давно (конец XIX — начало XX столетия) стали замечать, что эффекторная реакция нервного центра в организме есть не predeterminedная, раз и навсегда заданная реакция, а в значительной степени функция от его состояния. Например, весной у самца лягушки интенсивно проявляется рефлекс обнимания. Его можно вызвать не только поглаживанием брюшка животного, но и даже болевым раздражением, например, задних конечностей, при этом другие рефлексy явно подавляются. Очевидно, обнимательный рефлекс у самца лягушки в этот период возникает под действием половых гормонов. *Господствующий очаг возбуждения, определяющий в значительной степени характер текущей реакции нервного центра в данный момент*, А. А. Ухтомский обозначил термином «доминанта». Обнимательный рефлекс у лягушки — это пример гуморальной доминанты.

Доминанта может сформироваться в любом отделе центральной нервной системы, т. е. отражает *общее свойство нервных центров*. Внешним выражением доминанты является стационарно поддерживаемая эффекторная реакция данного центра. Вновь приходящие волны возбуждения в центрах будут идти по направлению главенствующего в данный момент очага возбуждения. Состояние доминанты в центральной нервной системе охватывает несколько нервных центров с повышенной возбудимостью в разных структурах головного и спинного мозга, это явление называют *конstellацией* нервных центров. Характерной чертой доминанты является ее *инерция*: однажды вызванная доминанта способна стойко удерживаться в центрах некоторое время и после удаления первоначального раздражителя. Более того, в ряде случаев можно наблюдать экзальтацию доминанты даже на следы действия раздражителя.

В статье «О состоянии возбуждения в доминанте» А. А. Ухтомский (1926) сформулировал *основные черты доминанты*:

- *повышенная возбудимость нервного центра*;
- *стойкость возбуждения* — возбуждение носит застойный характер;
- *способность к суммированию возбуждений* — возбуждения, возникшие в отдаленных участках нервной системы, «притягиваются», «стекаются» в доминантный очаг, подкрепляя его;
- *инерция* — способность удерживать и продолжать в себе раз начавшееся возбуждение и тогда, когда первоначальный стимул к возбуждению миновал.

**Безусловный слюноотделительный рефлекс.** Этот рефлекс занимал центральное место в исследованиях павловской физиологической школы; на его основе вырабатывались пищевые и оборонительные условные рефлексy. Для получения безусловного *пищевого* слюноотделительного рефлекса в лаборатории И. П. Павлова

собаку подкармливали мясо-сухарным порошком, содержащим одну часть высушенного толченого мяса и две части толченых сухарей. Такая подкормка позволяла создать единообразные условия работы.

Чтобы вызвать безусловный *оборонительный* слюноотделительный рефлекс, собаке вводили в ротовую полость отвергаемые вещества, например слабый раствор (0,1—0,5%-й) соляной кислоты. Раствор вливался в рот собаки при помощи защечной трубки (ее вставляли в ротовую полость собаки и приклеивали менделеевской замазкой к коже щеки в углу рта). При введении кислоты начиналось обильное слюноотделение («отмывная слюна»); величину рефлекса определяли по количеству капель слюны и скорости их появления.

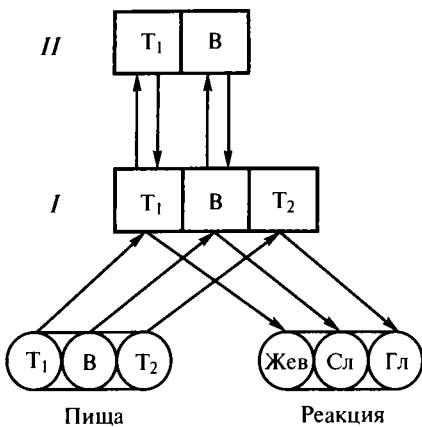
Пищевой безусловный рефлекс играет важную роль в пищевых условных рефлексах. Вслед за Ю. Конорским (1960) под *исполнительным пищевым рефлексом* будем понимать ряд реакций, которые начинаются с момента попадания съедобного вещества в ротовую полость. Безусловный рефлекс на твердую пищу имеет две стадии. На первой стадии пища вызывает *жевательные движения*. Они сопровождаются *слюноотделением*, пока не образуется пищевой комок, состоящий из пережеванной пищи и слизи. Затем пищевой комок продвигается в заднюю часть ротовой полости и наступает вторая стадия рефлекса — *глотание*. Описанная последовательность реакций отмечена при помещении пищи в рот даже декорбированной, т.е. лишенной высших отделов головного мозга, кошки. Однако у такого животного этот рефлекс протекает чрезвычайно грубо. Весьма показательны также наблюдения на собаке, у которой билатерально были удалены участки сенсомоторной коры в области коронарной извилины — представительство рефлекторного центра жевания. У данной собаки жевательные движения более сильные и продолжительные по сравнению с нормальной собакой, но они утрачивают тонкость и точность. Другими словами, такие животные не способны к тонким координациям движений языка и челюстей, что может приводить даже к выпадению пищи изо рта.

Ведущими факторами, контролирующими акт *жевания*, являются механические свойства пищи (рецепторы полости рта воспринимают ее прикосновение, давление), а также проприорецепция от челюстных мышц, которая также зависит от структуры пищи. Вкус не играет, по-видимому, никакой роли. Наглядным примером этого является широкое распространение жевательной резинки. Несмотря на то что она обладает вкусом, но не превращается в пищевой комок, так как имеет водоотталкивающие свойства, рефлекс жевания продолжается неопределенно долго, пока резинка находится во рту и раздражает соответствующие рефлексогенные зоны.



Рис. 2.1. Блок-схема исполнительного пищевого безусловного рефлекса (по Ю. Конорскому, 1970):

*I* — нижний уровень интеграции; *II* — высший уровень интеграции. Квадраты символизируют нервные центры; кружки — периферические раздражители и реакции.  $T_1$  — тактильные и постуральные раздражители рта и их центры;  $V$  — вкусовые раздражители и их центры;  $T_2$  — тактильные раздражители глотки и их центры; Жев — жевание; Сл — слюноотделение; Гл — глотание. Предполагается, что центр глотания локализуется только на нижнем уровне



Когда пища находится в ротовой полости, развивается *слюноотделительный рефлекс*. Этот рефлекс тщательно исследовался в лаборатории И. П. Павлова. Если в жевательном рефлексе вкус не играет никакой роли, то в слюноотделительном рефлексе он играет ведущую роль. Возбуждение от вкусовых рецепторов достигает ядра одиночного пути (в продолговатом мозге) и далее направляется к слюноотделительным ядрам (VII пара черепных нервов). Вкусовое возбуждение от ядра одиночного пути через ядра вентробазального комплекса таламуса достигает корковой зоны в соматосенсорной коре. В результате жевания и слюноотделения образуется пищевой комок и начинается следующий рефлекс — *рефлекс глотания*. Рефлексогенная зона глотания включает заднюю часть языка, мягкое нёбо и глотку. В нормальных условиях глотательный рефлекс вызывается жидкой или слизистой пищей. Сухие вещества проглатываются крайне трудно. Вспомните, что сухую таблетку, несмотря на ее маленький размер, почти невозможно проглотить без воды. Рефлекторный центр глотания (самый нижний) лежит в продолговатом мозге. Все описанные выше рефлексы иллюстрируются схемой на рис. 2.1.

## УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

*Условный рефлекс* — это индивидуальная приспособительная деятельность высокоорганизованного организма, осуществляемая высшими отделами центральной нервной системы путем образования временных связей между сигнальным раздражителем и соответствующей ответной реакцией.

**Условные раздражители.** В первых опытах с условными рефlekсами в лаборатории И. П. Павлова раздражителями «психического слюноотделения» у собаки служили вид, запах и другие признаки

пищцы или голос, звук шагов, вид человека, который кормил собаку. Однако все эти раздражители имели сложный и плохо контролируемый характер. Поэтому стали применять более простые и не имевшие ранее отношения к еде раздражители. Такими *индифферентными*, т. е. безразличными для собаки, агентами вначале служили колокольчики. Затем в обиход лаборатории вошли дудки, сирены, органные трубы разной высоты тона, зуммеры разного тембра звучания, бульканье (при пропускании воздуха через трубку, погруженную в цилиндр с водой). Наряду со звуковыми раздражителями применяли также зажигание лампочки или световые фигуры на экране. В качестве тактильных стимулов использовали «касальки». Этот приборчик состоял из резиновой «гармошки» в оправе. Оправа приклеивалась к коже менделеевской замазкой на желаемое место. При раздувании «гармошки» укрепленные тупые иголки касались кожи.

Вообще, строго говоря, ни один из индифферентных раздражителей не был для собаки совершенно безразличным. Но должно было выполняться основное требование: агент, который служит условным раздражителем данного условного рефлекса, при своих первых применениях не должен сам по себе вызывать этот рефлекс.

**Классификация условных рефлексов.** Условные рефлексы, так же как безусловные, классифицируются по афферентному (зрительные, слуховые, с интерорецепторов и т. п.) или эфферентному звену дуги. Возможна классификация по безусловному рефлексу, на базе которого вырабатывается условный рефлекс: пищевой, оборонительный, половой, ориентировочный и т. п. В качестве классификации можно использовать соотношение по времени действия условного и безусловного возбуждений: рефлексы наличные и следовые (подкрепление отставлено от условного сигнала на 10—20 с или больше). Особую группу следовых рефлексов составляют *рефлексы на время*. Такие рефлексы вырабатываются на изменения во внешней и внутренней среде организма. Считают, что условный рефлекс на время образуется по типу «укороченного рефлекса» — началом условного рефлекса служат не внешние сигналы или возбуждение интерорецепторов, а какое-то состояние (возбудительное или тормозное), развивающееся в самой нервной системе. Одним из частных случаев условного рефлекса на время являются «*биологические часы*».

В зависимости от близости сигнального раздражителя к биологии животного условные рефлексы делят на натуральные и искусственные. *Натуральными* называют условные рефлексы, которые образуются на агенты, являющиеся естественными признаками сигнализируемого безусловного раздражения. Например, натуральный условный пищевой рефлекс — выделение слюны у собаки на запах мяса. В лаборатории И. П. Павлова было показано, что услов-

ным (сигнальным) может стать любой раздражитель, т. е. *искусственные* условные рефлексы могут быть чрезвычайно многообразными. В эксперименте в качестве *условных* могут быть использованы сигналы, находящиеся вне данного организма, — экстероцептивные, сигналы от рецепторов внутренних органов — интероцептивные, сигналы рецепторов двигательного аппарата — проприоцептивные. Соответственно условные рефлексы будут подразделяться на *экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные*.

Когда сигналом становится комбинация из нескольких одновременно применяемых, прежде индифферентных раздражителей, образуется условный рефлекс на *одновременный комплекс*.

Условный рефлекс можно вырабатывать при различных подкреплениях (безусловных рефлексах). Многочисленными исследованиями было установлено, что основой для образования условного рефлекса может быть любая безусловно-рефлекторная деятельность организма. Безусловные рефлексы по эффекторному (исполнительному) звену делятся на две большие группы: *преимущественно двигательные (скелетно-мышечные)* и *преимущественно вегетативные (гладкомышечные, секреторные, обменные и т. д.)*. Слово «преимущественно» подчеркивает, что любой безусловный рефлекс вызывает *комплексную* реакцию: например, сокращение соматических мышц сопровождается перестройкой тока крови через эту мышцу, т. е. присутствует также и вегетативный компонент реакции.

Условные рефлексы могут быть выработаны при разном соотношении во времени сигнала и подкрепления.

- *Наличными рефлексам* называются условные рефлексы, при выработке которых подкрепление применяется во время действия сигнального раздражителя. В свою очередь, они различаются по срокам присоединения подкрепления.

- *Совпадающий рефлекс* вырабатывается, когда сразу после включения сигнала к нему присоединяют подкрепление: например, включают условный сигнал и примерно через секунду собаку начинают кормить.

- *Отставленный рефлекс* — подкрепляющая реакция присоединяется лишь по истечении некоторого времени (до 30 с). Этот прием позволяет видеть «чистый» условный рефлекс во время изолированного действия условного раздражителя. Даже если условный рефлекс вырабатывают по типу совпадения, то его наличие проверяют, отставляя подкрепление. При работе с отставленными условными слюнными рефлексам подкрепление применяют спустя 5 — 30 с после начала действия сигнала.

- *Запаздывающий рефлекс* — подкрепление присоединяют после длительного (1 — 3 мин) изолированного действия ус-

Б —————

Г —————

Рис. 2.2. Схема соотношений действий сигнала и подкрепления во времени.

Рефлексы: А — наличный совпадающий; Б — наличный отставленный; В — наличный запаздывающий; Г — следовой условный. Сплошная линия — время действия сигнала; точки — след от действия сигнала; пунктир — время подкрепления

ловного сигнала. При этом способе подкрепления условный рефлекс вырабатывается труднее, чем при первых двух. Он формируется на следах от действия условного раздражителя.

• *Следовые условные рефлексы* (вариант запаздывающего рефлекса) обеспечивают животным весьма сложные акты приспособительного поведения, например, у хищников при охоте за скрывающейся добычей. Схема на рис. 2.2 поясняет временные соотношения в разных типах рефлексов между условным и безусловным раздражителями.

## УСЛОВИЯ ВЫРАБОТКИ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ ВРЕМЕННОЙ СВЯЗИ

Главными условиями успешности выработки условного рефлекса являются следующие, например: *совпадение во времени (сочетание)* индифферентного сигнала (ранее нейтрального), который вызывает лишь слабое возбуждение в коре больших полушарий, с безусловным сигналом (подкреплением пищей). При этом для образования условного рефлекса необходимо *многократное сочетание* индифферентного раздражителя с подкреплением (от нескольких единиц до нескольких десятков), прежде чем индифферентный раздражитель превратится в условный сигнал. Непременное условие успешного образования условного рефлекса — достаточная *физиологическая сила безусловного сигнала*: она должна быть больше физиологической силы индифферентного сигнала. Под термином «физиологическая сила» понимают биологическое значение данного сигнала. Например, у лисы образовать условный рефлекс на шуршание листьев намного проще, чем на громкий тон. Значение силы подкрепляющего раздражения хорошо видно на примере дрессировки животных. Голодную собаку, т. е. в состоянии высокой пищевой возбудимости, легко обучить всяким «фокусам», например подавать лапу, «служить» и т. п. за кусочек печенья. Сытая собака с пониженной возбудимостью пищевого центра поддается такому обучению очень плохо. Сила безусловного раздражителя — чрезвычай-

чайно важное обстоятельство, и в ряде случаев обычно указывают режим кормления животных для создания достаточно высокого возбуждения центра безусловного пищевого рефлекса. В то же время следует отметить, что и чрезвычайно сильное возбуждение центра безусловного пищевого рефлекса также неблагоприятно для успешной выработки пищевого условного рефлекса.

Необходимость значительной интенсивности возбуждения именно подкрепляющей реакции имеет глубокий биологический смысл. В самом деле, условный рефлекс — это предупредительная реакция на сигнал о предстоящих событиях. Но если раздражитель, который хотят сделать сигналом, оказывается событием даже более существенным для организма, чем те, которые за ним последуют, то этот раздражитель сам вызывает соответствующую реакцию организма. Еще одним важным условием образования условного рефлекса является *отсутствие посторонних раздражителей* — сильных внешних помех.

Проблему механизма образования временной связи решала мировая физиология на протяжении всего XX столетия. Начнем рассмотрение этого вопроса с истории. И. П. Павлов вначале предполагал, что центры условных сигналов находятся в коре больших полушарий, а безусловных — в «подкорке» (термин, которым пользовались в павловских лабораториях, сейчас практически не употребляется). Между этими центрами образуется *временная связь*. Согласно первоначальной концепции, временная связь является «вертикальной связью» между зрительной, слуховой или иными зонами коры больших полушарий и подкорковыми центрами безусловных рефлексов, например пищевого (рис. 2.3).

В дальнейшем мнение И. П. Павлова изменилось: он пришел к выводу, что временная связь — это «горизонтальная связь» между очагами возбуждения, находящимися в пределах коры. Например, при образовании условного слюнного рефлекса на звонок замыкание временной связи происходит между клетками слухового анализатора и клетками, которые представляют в коре безусловный слю-

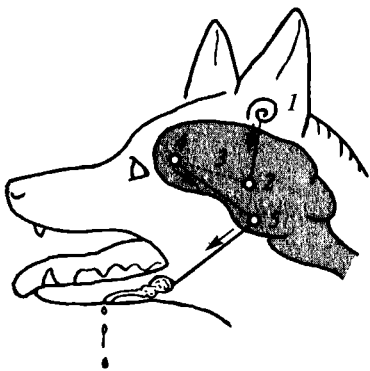


Рис. 2.3. Схема образования условного рефлекса на звук:

1 — кортиев орган; 2 — корковое представительство слухового анализатора в коре; 3 — временная связь пищевого условного рефлекса; 4 — представительство пищевого центра в коре; 5 — подкорковая часть пищевого центра

ноотделительный рефлекс. В пользу этого предположения может свидетельствовать сохранение после декортикации у собаки только примитивной условно-рефлекторной деятельности. Довод, однако, не выглядит убедительным, поскольку декортицированная собака — глубокий инвалид. Согласно мнению исследователей павловской школы, по мере развития новых отделов мозга (имеется в виду прежде всего кора больших полушарий) замыкательная деятельность (способность образовывать временные связи) старых образований (подкорки) теряет свое значение.

### Электрические потенциалы при образовании условного рефлекса.

Во времена И. П. Павлова электрофизиология делала только первые шаги. Электрофизиологические методы для исследования физиологических механизмов образования условных рефлексов стали широко применяться только с 50-х годов XX столетия.

Одним из пионеров электрофизиологических исследований высшей нервной деятельности был отечественный физиолог М. Н. Ливанов. Работами его лаборатории было установлено, что при образовании условного оборонительного рефлекса области коры, связанные с осуществлением безусловной реакции, усваивают ритмы сигнальных раздражений и синхронизируют с ними свою электрическую активность. Изменения в ЭЭГ наглядно обнаруживались, например, при сочетании ритмических зрительных сигналов с безусловными раздражениями, вызывающими оборонительные движения лапы у кролика (рис. 2.4). Условным сигналом при выработке рефлекса служили вспышки света (2—5 в с), безусловным — удары электрического тока, пропускаемого через лапу при каждой

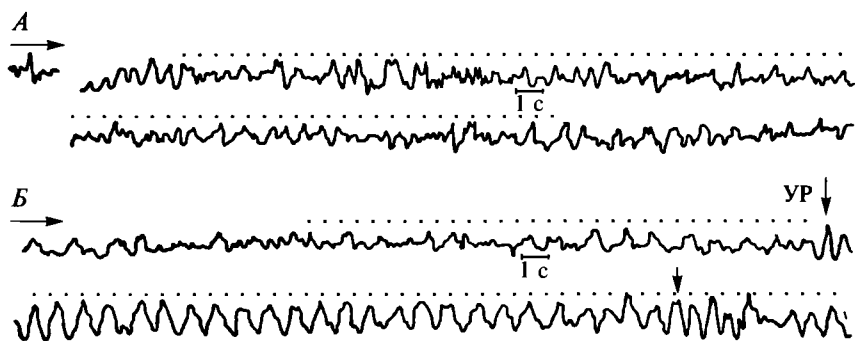


Рис. 2.4. Изменения электрических потенциалов участка коры двигательного анализатора мозга кролика при выработке двигательного оборонительного условного рефлекса на ритмические вспышки света (обозначены точками) (по М. Н. Ливанову, М. Б. Королькову, 1952):

*A* — до выработки условного рефлекса; *B* — после 150 сочетаний вспышек света с электрошоковым раздражением лапы. Отметка УР — условно-рефлекторная реакция. Нижняя запись на *A* и *B* является продолжением верхней записи.

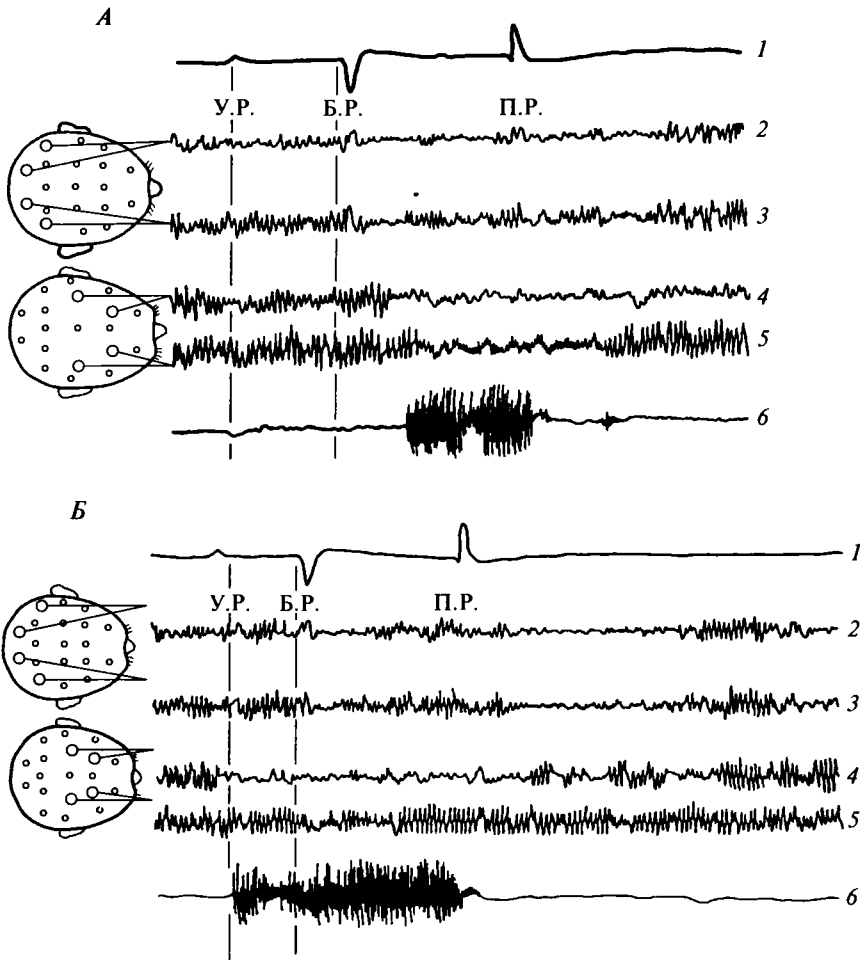


Рис. 2.5. Электроэнцефалографические проявления формирования условного рефлекса у человека (по Г. Гасто и М. Мореллу, 1960):

*А* — при первом сочетании условного и безусловного раздражителей; *Б* — при пятом сочетании; 1 — отметка раздражений; 2 — регистрация ЭЭГ: от зрительной коры левого полушария; 3 — от зрительной коры правого полушария; 4 — от двигательной коры левого полушария; 5 — от двигательной коры правого полушария; 6 — электромиограмма мышц, участвующих в сжатии руки в кулак. У.Р. — начало действия условного раздражителя (тон); Б.Р. — присоединение безусловного раздражения (свет и сжатия руки в кулак по предварительной инструкции); П.Р. — прекращение совместного действия условного и безусловного раздражителей

вспышке света. Условный оборонительный рефлекс (отдергивание лапы) на вспышки света вырабатывается за 70—200 сочетаний условного и безусловного раздражителей. Однако уже через 10—40 сочетаний в зрительной коре появляются биоэлектрические колебания в ритме световых вспышек. Затем этот же ритм биоэлектрических потенциалов появляется и в коре двигательного анализатора. По мнению М. Н. Ливанова, при усвоении ритма условных световых раздражений возбудимость двигательного анализатора достигает определенного уровня и наступает двигательное проявление условного рефлекса.

В ЭЭГ-исследованиях на людях было обнаружено, что выработка условного рефлекса приводит к тому, что условный раздражитель начинает вызывать *депрессию ритмов основной активности* именно в тех областях коры, которые связаны с подкрепляющей безусловной реакцией. Эта реакция получила название «*реакция активации*», или «*arousal-реакция*». Так, если сочетать звуковой раздражитель — тон, не вызывающий заметных изменений в ЭЭГ, и засвет, который подавляет основные ритмы в затылочной области коры, то после нескольких сочетаний тон также начинает вызывать депрессию в ЭЭГ. Если звуковой раздражитель сочетать со сжатием руки в кулак, которое ведет к депрессии основных ритмов ЭЭГ в корковом центре двигательного анализатора, то после нескольких сочетаний тон также будет вызывать реакцию депрессии в этой области коры (рис. 2.5).

## ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

В лаборатории И. П. Павлова было описано два типа торможения условных рефлексов — *безусловное* и *условное*.

### Безусловное торможение

Безусловное торможение свойственно всем отделам нервной системы. Его не нужно вырабатывать, оно появляется одновременно с началом рефлекса, угнетая остальные рефлексy. Безусловное торможение называется еще *внешним*, так как причина его возникновения находится вне рефлекторной дуги тормозимого рефлекса. Любой сильный раздражитель вызывает в коре образование сильного очага возбуждения, и по принципу отрицательной индукции этот очаг тормозит деятельность других очагов возбуждения в нервной системе. Безусловное торможение предохраняет нервную систему от перегрузок: благодаря этому торможению тончайший механизм условных рефлексов оберегает себя от непосильных напряжений. Этот тип торможения назван И. П. Павловым *охранительным*.



Раздражители, вызывающие безусловное торможение, делятся на постоянный тормоз и гаснущий тормоз.

Условные рефлексы подвергаются торможению со стороны множества непрерывно протекающих безусловных рефлексов. Например, у собаки с хорошо упроченным слюнным (пищевым) условным рефлексом условный сигнал всегда вызывает обильное отделение слюны. Если включить условный сигнал и замахнуться на собаку, то она отреагирует оборонительной реакцией, отделение слюны прекратится. Это можно повторять многократно и всегда при вызове оборонительного рефлекса пищевой слюноотделительный рефлекс будет тормозиться. Такой тип внешнего торможения называется *постоянным тормозом*. Источником постоянного безусловного торможения могут быть самые разнообразные безусловные рефлексы. Например, если у собаки выработаны условный пищевой рефлекс и условный оборонительный, то включение условного сигнала оборонительного рефлекса будет тормозить условный пищевой рефлекс. Через некоторое время можно опять применить условный пищевой раздражитель и убедиться, что условный пищевой рефлекс снова проявится. Это означает, что он не уничтожился, а только затормозился условным оборонительным сигналом.

Задерживать друг друга могут только разнородные рефлексы. Условные рефлексы, выработанные на одной и той же основе, только суммируются. В этом большую роль играют их силовые отношения. Оборонительный условный рефлекс вызывает большее возбуждение, чем пищевой. Нужно иметь в виду, что это справедливо только для хорошо упроченных условных рефлексов. Пока условный рефлекс еще не закрепился, применение условного сигнала не вызывает безусловное торможение других рефлексов.

Безусловное торможение, возникающее под действием ориентировочного рефлекса, носит временный характер. Оно получило название *гаснущий тормоз*. Например, если во время условно-рефлекторного слюноотделения постучать по столу, слюноотделение остановится. Однако при многократном повторении постукивания во время условно-рефлекторного слюноотделения реакция на стук ослабевает, а затем полностью угнетается, и условно-рефлекторное слюноотделение снова протекает без затруднений.

## **Условное торможение**

Условное торможение называется *внутренним*, так как причина торможения условного рефлекса находится в пределах его рефлекторной дуги. Оно является средством упорядочения и совершенствования условных рефлексов. Благодаря внутреннему торможению

нию условные рефлексы непрерывно уточняются и совершенствуются применительно к меняющимся условиям. Участием и взаимодействием безусловного и условного торможения обеспечиваются замечательная гибкость и точность поведения.

Различают несколько видов условного торможения: *угасательное, дифференцировочное, условный тормоз, торможение запаздывания.*

**Угасательное торможение** развивается в результате прекращения подкрепления рефлекса. Это ведет к его затормаживанию. Например, у собаки выработан прочный условный пищевой слюноотделительный рефлекс. Затем в последующих опытах собаке дают условный раздражитель, не сопровождая его подкреплением (подкармливанием). Видно, что количество слюны начинает постепенно уменьшаться, а латентный период ее выделения возрастает (табл. 2.1). Можно легко убедиться, что условный рефлекс не исчез, а всего лишь затормозился: достаточно сделать 20-минутный перерыв в опыте, и рефлекс частично восстановится. 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 угашения (вытормаживания).

Таблица\* 2.1

**Уменьшение условного слюноотделения на метроном при его применении без пищевых подкреплений**  
(опыт на лекции И. П. Павлова)

Порядковый номер применения сигнала без подкрепления	Слюноотделение за 30 с действия сигнала, капли	Время от начала раздражения до начала слюноотделения (латентный период), с
1	10	3
2	7	7
3	8	5
4	5	4
5	7	5
6	4	9
7	3	13

\* Все таблицы, приведенные в гл. 2, составлены сотрудниками лаборатории И. П. Павлова и цитируются в оригинале по книге: *Коган А. Б. Основы физиологии высшей нервной деятельности.* — М.: Высшая школа, 1959.

Перечислим свойства угасательного торможения.

- Чем прочнее условный рефлекс, тем труднее его угасить. Слабо укрепленные, «молодые», условные рефлексы угасаются с большей легкостью.

- Скорость угашения зависит от силы подкрепляющего рефлекса. Условный рефлекс угасить тем труднее, чем сильнее был подкрепляющий рефлекс, на который он образовался. Этим объясняется, почему пищевые условные рефлексы, как правило, легче поддаются угашению по сравнению с оборонительными.

- Чем чаще условный сигнал применяется без подкреплений, тем быстрее развивается угасательное торможение. Например, если собаке многократно показывать пищу, но не давать ее, то слюны будет выделяться все меньше и меньше. Это свойство иллюстрирует рис. 2.6. На графике легко видеть, что условный слюнный рефлекс на вид пищи при показе каждые 2 мин угасается в течение 20 мин; при показе каждые 8 мин для полного угашения потребовалось 54 мин.

- Угашение одного условного рефлекса (*первично-угашенный рефлекс*) влечет за собой ослабление других рефлексов (*вторично-угашенные рефлексы*), хотя они сами и не подвергались процедуре угашения. Вторичное угашение сильнее распространяется на однородные условные рефлексы, т. е. образованные при одинаковых подкреплениях. Вторичному угашению особенно сильно поддаются еще плохо укрепившиеся («молодые») условные рефлексы.

- Развитие угасательного торможения происходит волнообразно: условная реакция то возрастает, то уменьшается, постепенно приближаясь к нулю.

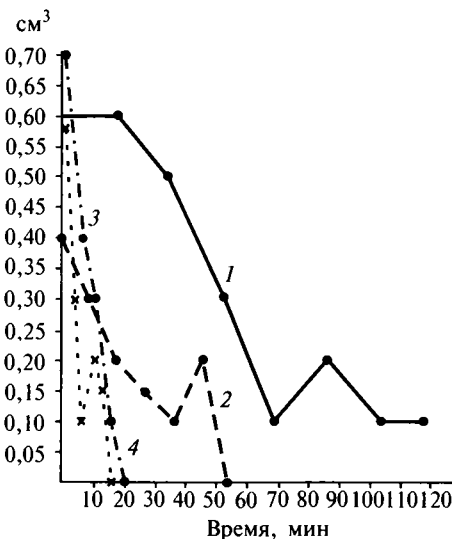


Рис. 2.6. Угашение натурального пищевого слюноотделительного рефлекса при разной частоте показа мясного порошка без его скармливания (по А. Б. Когану, 1959):

1 — кривая угашения при показе через каждые 16 мин; 2 — при показе через каждые 8 мин; 3 — через каждые 4 мин; 4 — через каждые 2 мин. По оси ординат — количество слюны, выделяющейся за 1 мин показа мясного порошка

- В развитии условного угашения проявляется типология высшей нервной деятельности. У возбудимых индивидуумов условные рефлексы, как правило, угашать труднее.

Различают *хроническое угашение*, когда неподкрепляемый сигнал подается через определенные интервалы, как, например, на рис. 2.6, и *острое угашение*, когда неподкрепляемый сигнал действует непрерывно до полного угашения условного рефлекса. Острое угашение происходит быстрее, но хроническое оказывается гораздо более прочным. В результате такой тренировки с каждым опытом требуется меньшее количество применений отрицательного сигнала, чтобы получить полное угашение условного ответа. Тренировку можно довести до такой степени, что к угашению условного рефлекса будет приводить даже однократное неподкрепление.

Биологическое значение угасательного торможения состоит в том, что ряд условных рефлексов образуется в результате случайных совпадений индифферентного сигнала с безусловными рефлексами. В дальнейшем они должны затормозиться. То же самое происходит и с теми существующими условными рефлексами, которые перестают выполнять свою роль.

***Дифференцировочное торможение*** устраняет ненужные условные рефлексы. 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 и с этим обстоятельством связаны многие различия в их развитии.

Дифференцировочное торможение обладает следующими *свойствами*.

- Чем ближе дифференцировочный раздражитель к основному положительному, тем труднее выработать дифференцировку.

- Для полного дифференцирования интенсивность торможения должна соответствовать величине возбуждения, вызванного условным раздражителем. Так, при дифференцировке условных раздражителей оборонительного рефлекса, более сильного, чем пищевой, будет развиваться и более сильное дифференцировочное торможение. В этом можно убедиться, если внезапно усилить условное возбуждение и тогда испробовать дифференцировку. Например, если голодной собаке с ранее хорошо выработанной дифференцировкой метронома 120 ударов в минуту от подкрепляемого метронома 60 ударов в минуту предъявить метроном 120 ударов в минуту, то он начнет гнать слюну. Другими словами, различение метрономов оказывается утерянным.

• Выработка дифференцировочного торможения носит волнообразный характер. Это происходит, по-видимому, в силу того, что дифференцировочное торможение постоянно «борется» с сопутствующим возбуждением.

• Развитию дифференцировочного торможения может предшествовать временное начальное торможение рефлекса в результате внешнего торможения, вызванного дифференцировочным раздражителем. В табл. 2.2 приведены результаты опыта — слюноотделение на дифференцировочный раздражитель (обратное движение предмета) вначале вчетверо меньше, чем на положительный (движение предмета по часовой стрелке). Однако в следующих опытах вместо дальнейшего уменьшения оно увеличивается и на 4-й день работы даже превышает эффект положительного. Лишь после 5-го дня слюноотделение на отрицательный раздражитель начало уменьшаться, и в дальнейшем развилось полное дифференцирование, основанное на внутреннем торможении.

Таблица 2.2

**Начало дифференцировки условного пищевого раздражителя — движение предмета по часовой стрелке и отрицательного раздражителя — движение того же предмета в обратном направлении (по М. А. Губергрицу)**

День опыта	Время	Условный раздражитель	Слюноотделение за 30 с, капли	Примечание
1-й	3 ч 13 мин	Движение по часовой стрелке	27	Подкреплено
	3 ч 25 мин	Обратное направление	7	Не подкреплено
2-й	1 ч 4 мин	Движение по часовой стрелке	24	Подкреплено
	1 ч 14 мин	То же	26	То же
	1 ч 25 мин	»	27	»
	1 ч 34 мин	Обратное направление	10	Не подкреплено
	2 ч 45 мин	То же	12	То же
4-й	2 ч 48 мин	Движение по часовой стрелке	19	Подкреплено
	3 ч 33 мин	Обратное направление	34	Не подкреплено
5-й	3 ч 7 мин	Движение по часовой стрелке	26	Подкреплено
	3 ч 28 мин	Обратное направление	26	Не подкреплено

- У индивидумов с большой подвижностью нервных процессов дифференцировки образуются труднее, чем у уравновешенных типов.

- Повторное применение дифференцировочного раздражителя тренирует этот вид торможения. Каждая последующая дифференцировка вырабатывается все легче и может достигать все большей тонкости. Если начинать с грубого дифференцирования значительно отличающихся друг от друга раздражителей и лишь постепенно их сближать, то можно достичь более тонкой степени различения.

**Условным тормозом** называется внутреннее торможение, развивающееся при неподкреплении комбинации положительного (отдельно подкрепляемого) раздражителя с каким-нибудь дополнительным прибавочным агентом. 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. Например, у собаки выработан пищевой условный рефлекс на включение лампочки. Если теперь присоединить к включению лампочки звук метронома и эту комбинацию никогда не подкреплять, то слюноотделение на эту комбинацию постепенно снижается и наконец полностью прекращается — образовалась дифференцировка на комплексный раздражитель (лампочка + метроном). Прибавочный агент (метроном) часто называют *условным тормозом*.

Свойства условного тормоза определяются прежде всего тем, что возбудительный и тормозной процессы, по представлениям павловской школы, разыгрываются на одних и тех же корковых нейронах — проекции основного условного раздражителя. Сам по себе условный раздражитель вызывает возбуждение, а прибавочный агент — торможение.

Условный тормоз обладает следующими *основными свойствами*.

- Условный тормоз легче вырабатывается на более сильный дополнительный раздражитель и на более слабый положительный (основной) сигнал. Правда, это правило носит относительный характер. Например, у собаки образован условный кислотный слюнный рефлекс на метроном. Выработка условного тормоза на прикладывание к коже пластинки, охлажденной до 4—5 °С, потребовала 30 неподкреплений тормозной комбинации. Когда было применено охлаждение до 1 °С, то уже после 12 неподкреплений наступило полное торможение. Может быть и так, что один и тот же температурный раздражитель в роли прибавочного агента вместе с положительным звуковым метрономным сигналом не становится абсолютной тормозной комбинацией, но легко может сделаться тормозом в комбинации с более слабым световым раздражителем.

• Роль прибавочного агента в условном тормозе может играть след от примененного раздражителя. Если дополнительный раздражитель, выключенный до начала действия положительного раздражителя, имеет очень большую силу, то его след может иметь интенсивность, достаточную, чтобы стать условным тормозом. Пример приведен в табл. 2.3.

• Условный тормоз нередко несет в себе и черты положительного сигнала 2-го порядка. Например, когда на стук метронома вырабатывали условный тормоз к каждому сигналу кислотного слюнного рефлекса, то можно было наблюдать, что на определенной стадии выработки до того индифферентный метроном сам стал возбудителем слюноотделения. По сути, здесь мы наблюдаем *процесс генерализации* возбуждения от нового раздражителя (т.е. сигнала условного тормоза). К процессу генерализации возбуждения мы вернемся в следующей главе.

• Впервые примененный прибавочный агент сначала действует как гаснущий тормоз, потом становится индифферентным и, наконец, превращается в условный тормоз. Внешнее торможение сначала идет на убыль, а потом на его месте развивается внутреннее торможение. Может возникнуть и более сложная ситуация при «встрече» прибавочного агента с положительным условным раздражителем. В зависимости от временных и силовых отношений возможны чрезвычайно разные исходы этой встречи, вплоть до того, что присоединение нового агента может

Таблица 2.3

**Выработка условного тормоза из следа сильного раздражения звуками автомобильного гудка (по Ю. П. Фролову)**

В который раз применяется условно-тормозная комбинация	Время	Раздражитель	Слюноотделение за 30 с, капли	Примечание
2-й	1 ч 41 мин	Метроном	9	Подкреплено
	1 ч 48 мин	Автомобильный гудок + пауза 20 с + метроном	6	Не подкреплено
13-й	1 ч 58 мин	Метроном	8,5	Подкреплено
	2 ч 9 мин	Автомобильный гудок + пауза 20 с + метроном	1	Не подкреплено

приводит даже к временному исходного условного рефлекса.

• Прибавочный агент не только образует с положительным сигналом тормозную комбинацию, но и приобретает самостоятельное значение отрицательного раздражителя. Его присоединение к любому другому положительному сигналу тормозит рефлекс. Этим оправдывается специальное название прибавочного агента — условный тормоз.

Условный тормоз оказывает свое действие не только на другие однородные рефлексы, т. е. образованные на одном подкреплении, но и на разнородные. Например, свист был сделан условным тормозом в комбинации с метрономом. Прибавление свиста к сигналу оборонительного условного рефлекса привело почти к полному подавлению последнего.

Скорость выработки условного тормоза увеличивается в результате тренировки. Повторные выработки условных тормозов делают их образование все более быстрым и легким. Первое образование условно-тормозной комбинации обычно занимает очень много времени. Новые комбинации образуются гораздо быстрее. Мы уже встречались с этим свойством внутреннего торможения — *тренируемостью*.

**Торможение запаздывания:** если у собаки выработать прочный условный слюноотделительный рефлекс, а в последующих опытах увеличивать период изолированного действия условного раздражителя, например до 1,5—3 мин от момента включения сигнала до момента подкрепления, то слюноотделение начнет все более запаздывать (относительно действия условного сигнала). Другими словами, условное слюноотделение будет постепенно приближаться к моменту подкрепления. *Торможением запаздывания* (иногда называемое *запаздывательным торможением*) называется внутреннее торможение, развивающееся при неподкреплении начальной части действия сигнального раздражения, т. е. при увеличении времени его изолированного действия.

Торможение запаздывания приурочивает условную реакцию именно к тому времени, когда она должна возникнуть в ответ на подкрепление. Торможение запаздывания может постоянно вносить свой вклад в латентный период условного рефлекса. Например, при выработке условного рефлекса методом совпадения для проверки, выработался ли условный рефлекс, обычно увеличивают время отставления подкрепления. Но как только мы это сделаем, сразу развивается торможение запаздывания. Это значит, что определенный вклад в латентный период условного рефлекса вносит также и торможение запаздывания.

На первый взгляд может показаться странным, что один и тот же условный раздражитель вначале действует со знаком «+» (т. е. является возбуждающим), а затем со знаком «-» (тормозным). Од-



нако 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 условный рефлекс возникает только тогда, когда подойдет срок перехода раздражителя в положительный комплекс.

В свойствах торможения запаздывания прежде всего отражается двойная роль условного раздражителя, который образует со временем то положительный, то отрицательный комплексный раздражитель.

Торможение запаздывания имеет следующие *основные свойства*.

• Чем сильнее условный раздражитель, тем труднее выработать торможение запаздывания. В табл. 2.4 показан соответствующий пример. У собаки выработали три пищевых условных слюноотделительных рефлекса: на свет лампочки, на механическое раздражение кожи и на стук метронома. Затем эти рефлексы стали пере-

Таблица 2.4

**Развитие запаздывания зрительных, кожных и звуковых условных рефлексов (по В. В. Яковлевой)**

Раздражитель	Время изолированного действия раздражителя, с	Латентный период слюноотделения, с	Слюноотделение за 30 с, капли (в делениях шкалы)				Примечание
			1	2	3	4	
Вспыхивание лампочки	30	3	30				Спустя год работы отставленные подкорма на 2 мин применялось одинаковое число раз для всех рефлексов
Механическое раздражение кожи	30	2	30				
Стук метронома	30	2	53				
Вспыхивание лампочки	120	75	0	0	13	20	
Механическое раздражение кожи	120	36	0	10	20	18	
Стук метронома	120	1	40	32	30	26	

делывать в запаздывающие, отставляя подкрепление в каждом из них на 2 мин. Видно, что стук метронома вызывал слюноотделение в течение всего времени его применения. В отличие от этого лампочка спустя некоторое время после тренировки начинала действовать только через 75 с и вызывала небольшое слюноотделение, приуроченное к моменту подкрепления.

• Чем больше сила подкрепляющего рефлекса, тем труднее добиться запаздывания условного рефлекса, выработанного на этом подкреплении. В табл. 2.5 приведен соответствующий пример. У собаки было выработано на 3-минутное запаздывание условного пищевого рефлекса слюноотделения на свисток. После того как собаку два дня не кормили и возбуждение ее пищевого центра возросло, имеющееся торможение запаздывания оказалось недостаточным — слюноотделение началось с первой минуты действия условного сигнала.

• Торможение запаздывания тренируемо. Обычно его вырабатывают, постепенно увеличивая запаздывание. Если подкрепление условного слюнного рефлекса собаки отодвинуть от начала действия положительного сигнала сразу, например на 3 мин, то запаздывание выработать чрезвычайно трудно. В этом свойстве торможения запаздывания отражается его способность к тренировке.

• Значительное укрепление совпадающих или короткоотставленных условных рефлексов препятствует выработке торможения запаздывания. Здесь, по-видимому, проявляются сила возбуждения уже выработанного условного рефлекса и трудность передел-

Таблица 2.5

**Влияние двухдневного голодания на торможение запаздывания**  
(по И. В. Завадскому)

Время	Условный раздражитель	Длительность изолированного действия, с	Слюноотделение за 30 с, капли (в делениях шкалы)						Примечание
			1	2	3	4	5	6	
2 ч 40 мин	Свисток	180	0	0	0	0	2	6	Собака на обычном питании
2 ч 54 мин	То же		0	0	0	2	3	6	
3 ч 30 мин	»		0	0	0	0	2	5	
3 ч 5 мин	»	180	0	2	2	4	4	6	Собака после двух дней голодания
3 ч 20 мин	»		2	5	3	3	4	6	
3 ч 40 мин	»		1	6	4	3	5	5	

ки сигнального значения времени как компонента положительного условного раздражителя. Нужно учитывать, что в отставленных условных рефлексах начальная часть времени действия сигнала не сочеталась непосредственно с подкреплением. Ее нетрудно сделать членом комплексного отрицательного раздражителя. В совпадающих же рефлексах этот отрезок времени сам имеет значение положительного сигнала.

• В развитии запаздывания проявляются также индивидуальные особенности нервной системы: торможение запаздывания вырабатывается у возбудимых индивидуумов с большим трудом.

Описанные виды торможения условных рефлексов обеспечивают полноценную, тонкую и эффективную работу больших полушарий головного мозга. И. П. Павлов проявлял громадный интерес к физиологическим механизмам торможения, называя его «изнанкой возбуждения».

## Сон как процесс внутреннего торможения

Исследования в лабораториях И. П. Павлова показали, что сон представляет собой широко разлившееся по коре больших полушарий внутреннее торможение. Далее будут приведены соответствующие доказательства. Вместе с тем проблема физиологических механизмов сна в настоящее время решается не так, как это было более 50 лет назад (см. гл. 10).

Мнение И. П. Павлова было основано на том, что сон может развиваться на основе дифференцировочного торможения (табл. 2.6). Как видно из таблицы, применение дифференцировочного раздражителя (метроном — 104 удара в 1 мин) резко углубляло сон-

Таблица 2.6

Снотворное действие дифференцировочного раздражителя  
(по Н. А. Рожанскому)

Время	Условный раздражитель	Слюноотделение за 30 с, капли	Состояние собаки
12 ч 30 мин	Колодка (положительный раздражитель)	3	Дремлет
12 ч 45 мин	Метроном, 104 удара в 1 мин (дифференцировочный)	0	Глубокий сон
12 ч 48 мин	Колодка (положительный раздражитель)	7	—
13 ч 00 мин	Метроном, 104 удара в 1 мин (дифференцировочный)	0	—

ное состояние собаки, дремота перешла в глубокий сон. Из этого был сделан вывод, что развитие внутреннего торможения производит в нейронах коры изменение того же рода, какие наступают при развитии сна. Это послужило основанием утверждать, что сон и внутреннее торможение по своей природе — один и тот же процесс.

Другие виды внутреннего торможения также могут переходить в сон. Пример приведен в табл. 2.7. Угашение ориентировочного рефлекса (угасательное торможение) на звук бульканья быстро распространилось и на другие рефлексы, в результате собака заснула. С угашением условного рефлекса связаны хорошо известные факты усыпляющего действия однообразных раздражителей. Поэтому детей убаюкивают монотонной песней и укачивают (угашение лабиринтных и кожно-проприоцептивных рефлексов).

Сон может развиваться на основе торможения запаздывания (табл. 2.8). У собаки выработан условный слюноотделительный запаздывающий рефлекс на стук метронома. Присоединение к нему гаснущего тормоза (звук шипения) вначале растормозило запаздывание (слюна пошла в первую минуту), но уже при втором применении шипения его действие гаснет (исчезает ориентировочная реакция), усиливается торможение запаздывания и оно распространяется на весь «метрономный» условный рефлекс, а также захватывает другие рефлексы, что и проявляется в сонливости. Становится понятным, почему однообразная обстановка так усиливает сонливость.

Таблица 2.7

**Снотворное действие угашения ориентировочного рефлекса**  
(по С. И. Чечулину)

Время	Условный раздражитель	Слюноотделение за 30 с, капли	Латентный период, с	Примечание
4 ч 7 мин	Свисток	3	3	До угашения ориентировочного рефлекса на бульканье
4 ч 15 мин	То же	4	3	
4 ч 43 мин	»	0	—	После 12 применений бульканья собака спит
4 ч 53 мин	»	2,5	8	После пробуждения собаки путем дачи еды
5 ч 2 мин	»	3	7	

**Снотворное действие запаздывания, осложненного угашением ориентировочного рефлекса (по Д. С. Фурсикову)**

Время	Раздражитель	Слюноотделение за каждые 30 с, капли						Поведение
		1	2	3	4	5	6	
4 ч 52 мин	Метроном + + шипение	0	3	3,5	1	0	3,5	Незначительное движение на шипение
5 ч 3 мин	»	0	0	0	0	0	0	Движений нет
5 ч 15 мин	Метроном	0	0	0	0	1	9	Сонливость
5 ч 28 мин	Метроном + + шипение	0	0	0	0	0	0	Сонливость

**Взаимодействие разных видов внутреннего торможения**

Разные виды внутреннего торможения взаимодействуют между собой. Можно отметить два главных типа такого взаимодействия: один тормозной процесс уничтожает другой, и это обозначается как *растормаживание*; один тормозной процесс усиливает другой, и это обозначают как *суммацию торможения*. Растормаживание заторможенного рефлекса создается посторонним для него агентом и заканчивается с прекращением его действия. Растормаживание зависит от силы внешнего тормоза. Так, если внешний тормоз слабый, он оставляет условный рефлекс без изменения. Если внешний тормоз очень сильный, то все условные рефлексы оказываются целиком задержанными.

При промежуточной силе условного тормоза встречаются всевозможные варианты. Растормаживание зависит от силы внутреннего торможения. Чем глубже внутреннее торможение условного рефлекса, тем труднее его растормозить. Например, легкое постороннее раздражение, достаточное для растормаживания свежугашенного условного рефлекса, оказывается недостаточным для растормаживания прочно угашенного рефлекса. Здесь следует иметь в виду, что внутреннее торможение продолжает развиваться и после того, как рефлекс будет полностью задержан. Для «измерения» глубины этого торможения определяют интенсивность внешнего тормоза, необходимого для растормаживания.

Растормаживание зависит от типа высшей нервной деятельности — у индивидуумов с преобладанием возбуждательного процесса оно происходит легче.

Другой вид взаимодействия разных видов внутреннего торможения обозначают как *суммацию*. Этот феномен можно продемонстрировать на примере суммации двух разновидностей внутреннего торможения, например угасательного и запаздывательного. Для этого у собаки производили угашение ранее выработанных условных рефлексов. Один раз угасался короткоотставленный рефлекс, т. е. практически вырабатывалось только угасательное торможение. Второй раз для сравнения угасался рефлекс после его перевода на длинное отставление, т. е. одновременно вырабатывалось угасатель-

Таблица 2.9

**Угашение условного слюноотделительного пищевого рефлекса на шум после предварительной практики короткого (5 с) и длинного (30 с) отставления (по Д. Е. Соловейчику)**

Порядковый номер применения условного раздражителя без подкрепления	Время	Угасаемый условный раздражитель (действует 30 с)	Латентный период слюнной реакции	Слюноотделение за каждые 30 с, капли (в делениях шкалы)		Примечание
				1	2	
1	9 ч 48 мин	Шум	3	78	58	Угашение испытывалось после 31 короткоотставленного (5 с) подкрепления
2	9 ч 51 мин	То же	15	12	3	
3	9 ч 54 мин	»	5	26	14	
4	9 ч 57 мин	»	—	0	10	
5	10 ч 00 мин	»	—	0	0	
6	10 ч 03 мин	»	15	4	34	
7	10 ч 06 мин	»	—	0	14	
8	10 ч 09 мин	»	—	0	0	
9	10 ч 12 мин	»	—	0	0	
1	9 ч 05 мин	»	2	80	35	Угашение испытывалось после 55 длинноотставленных (30 с) подкреплений
2	9 ч 08 мин	»	25	2	10	
3	9 ч 11 мин	»	—	0	0	
4	9 ч 14 мин	»	—	0	0	

ное и запаздывательное торможение. Оказалось, что рефлекс угас быстрее во втором случае (табл. 2.9). Одно угасательное торможение приводило к нулю лишь на восьмом применении неподкрепляемого сигнала. Когда же к угасательному торможению присоединилось запаздывательное, полный нуль слюноотделения был достигнут уже на третьем его применении. Следовательно, запаздывательное торможение суммировалось с угасательным.

Исследования в павловских лабораториях показали, что при соответствующих условиях могут суммироваться даже внешнее и внутреннее торможение. Так, угашение условного рефлекса ускоряется, если кроме неподкрепления применить умеренный посторонний раздражитель, т. е. кроме угасательного приложить к рефлексу и безусловное торможение. Например, у собаки угашали два близких по свойствам условных рефлекса на слабые сигналы: световой и кожно-механический. Оба сигнала подавались без подкреплений при прочих равных условиях, за исключением того, что кожно-механический каждый раз сопровождался свистком. В результате он угас быстрее. Внешнее торможение суммировалось с внутренним.

Вывод, к которому пришли исследователи павловской школы, состоял в том, что физиологический механизм всех рассмотренных выше видов внутреннего торможения (угасательное, дифференцировочное, условный тормоз и запаздывательное) один и тот же. Поэтому неудивительна их способность к столь тесному взаимодействию между собой. Факты суммирования внешнего и внутреннего торможения также, по-видимому, могут указывать, что они имеют одинаковую физиологическую основу.

В чем же заключается физиологический механизм внутреннего вида торможения, вырабатываемого в высших отделах нервной системы?

## **Физиологический механизм условного торможения**

*Условное торможение является активным процессом — оно вырабатывается.* Запаздывательное торможение не является также результатом истощения, так как по мере его выработки величина рефлекса увеличивается.

Физиологи павловской школы интересовались локализацией условного торможения в структурах головного мозга. Хорошо известен факт, что у собаки с удаленной корой больших полушарий угашение ориентировочного рефлекса не происходит. Невозможно у такой собаки получить (выработать) и любой вид внутреннего торможения. Отсюда был сделан вывод, что выработка как условного торможения, так и других временных связей происходит в высших отделах нервной системы, в коре больших полушарий.

В лаборатории И. П. Павлова была предпринята попытка определить, в каком звене условного рефлекса вырабатывается условное торможение. Сложилось две точки зрения: согласно первой, условное торможение развивается в корковом конце анализатора условного сигнала, согласно второй — в корковом представительстве безусловного рефлекса. Однако последующие попытки выяснить более точно локализацию условного торможения привели к весьма противоречивым выводам.

• Свойства взаимодействия условных слюнных рефлексов, образованных путем подкрепления сигнала раздражением выведенных наружу лоскутов слизистой языка, привели к заключению, что условное торможение развивается как в замыкательной части анализатора сигнального раздражителя, так и в области представительства безусловных рефлексов (рис. 2.7, *А, В*).

• Сохранение двигательных компонентов (поднятие лапы) после исчезновения секреторных (слюнных) в процессе угашения условного пищевого рефлекса на комплексный раздражитель (метроном + поднятие лапы) привело к заключению, что условное торможение возникает не в клетках анализатора сигнального раздражителя. Наиболее вероятно его первоначальное возникновение где-то на пути к клеткам коркового представительства безусловного пищевого рефлекса, а по мере угашения двигательных компонентов — в гигантских пирамидных клетках двигательной области (рис. 2.7, *Б*).

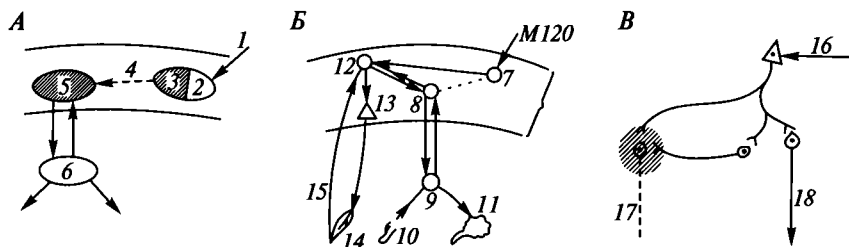


Рис. 2.7. Место развития внутреннего (условного) торможения в дуге безусловного рефлекса:

*А* — по П. С. Купалову; *Б* — по Г. В. Скипину (M120 — 120 ударов метронома в минуту); *В* — по П. К. Анохину (по А. Б. Когану, 1959, с изменениями). Пункты двигательного анализатора: 1 — афферентные пути; 2 — «воспринимающая» часть коркового анализатора; 3 — «замыкательная» часть коркового анализатора; 4 — временная связь; 5 — корковое представительство безусловного пищевого рефлекса; 6 — пищевой безусловный рефлекс; 7 — звуковой анализатор; 8 — корковое представительство пищевого рефлекса; 9 — подкорковый пищевой центр; 10 — язык; 11 — слюнная железа; 12 — двигательный анализатор; 13 — гигантская пирамидная клетка; 14 — мышца; 15 — путь проприоцептивных импульсов; 16 — условный раздражитель; 17 — пищевой рефлекс; 18 — биологически отрицательная реакция



Неподкрепление едой вызывает «трудное состояние», имеющее характер целостной отрицательной реакции с типичными движениями, вегетативными компонентами (изменения дыхания, сердечной деятельности и др.). Поэтому было высказано мнение, что условное торможение от неподкрепления разыгрывается в корковом представителе пищевого рефлекса. «Трудное состояние» (по существу, торможение), называемое условным, оказывается разновидностью безусловного торможения.

Наконец, так как при наличии нескольких условных рефлексов, выработанных на разные звуковые раздражители при подкреплении разными движениями, угашение одного из них не влияет на подкрепляющее движение, было сделано предположение, что условное торможение развивается в ограниченной части двигательного анализатора, связанного с сигнальным раздражителем.

Показатели электрических потенциалов позволяют видеть корреляты<sup>1</sup> условного торможения в мозге человека. Если испытуемому дать инструкцию: «При включении лампочки разгибайте кисть», то свет лампочки будет выполнять роль подкрепляющего раздражителя, например, на звуковой сигнал. Теперь звук сам будет вызывать подавление амплитуды биоэлектрических колебаний и увеличение частоты альфа-ритма. Но если перейти к сочетаниям при большом отставлении света от звука, т.е. выработать запаздывание, картина изменяется. Во время своего удлиненного изолированного действия звук начинает усиливать и замедлять колебания альфа-ритма (рис. 2.8). Развивающееся запаздывательное торможение проявилось перестройкой корковых ритмов: урежением ритмов и устранением быстрых колебаний. Таким образом, наиболее общее изменение в электрических потенциалах мозга при условном торможении — это сдвиг в сторону более медленных ритмов, устранение бета- и замедление альфа-ритма. Такое направление изменений ритмов можно оценить как снижение *лабильности — подвижности нервных процессов возбуждения и торможения* — нейронов коры.

Термин «лабильность» был введен в начале XX в. в России, в школе Н. Е. Введенского. Лабильность — *способность нейронов воспроизводить ритм афферентных возбуждений*. При снижении лабильности данной группы нейронов они не способны отвечать на каждый афферентный импульс и впадают в состояние *пессима*, что можно интерпретировать как торможение. Состояние нейрона, которое ранее называли пессимальным, хорошо известно и в современной физиологии. Например, по такому механизму тормозятся клетки Пуркинье в коре мозжечка в результате их возбужде-

---

<sup>1</sup> Под коррелятами понимают признаки (например, характер биопотенциалов), сопровождающие данный физиологический процесс. По смыслу термин «коррелят» близок к термину «маркер» в генетике.



Рис. 2.8. Электрические показатели развития торможения запаздывания при отставленном двигательном условном рефлекс у человека (по В. С. Русину, 1950):

1 — регистрация ЭЭГ от правой затылочной области; 2 — отметка светового раздражения; 3 — отметка звукового раздражения; 4 — регистрация ЭЭГ от правой теменной области; 5 — электромиограмма мышцы-разгибателя левой кисти

ния по лиановидным волокнам. Известно, что в ответ на одно возбуждение, приходящее по лиановидному волокну, на мембране клетки Пуркинью развивается высокоамплитудный ВПСР, который приводит к возникновению 2—3 потенциалов действия, а затем наступает блокирование натриевой проводимости мембраны (натриевая инактивация), что можно интерпретировать как торможение активности нейрона.

Ввиду отсутствия общепризнанной теории центрального торможения в нервной системе трудно делать какие-либо заключения о природе его частного случая — условного торможения в высших отделах головного мозга.

В соответствии с *парабиотической гипотезой* процесс условного торможения заключается в снижении лабильности нейронов, образующих путь условного рефлекса. Приходящие залпы сигнальных импульсов действуют теперь как пессимальные раздражения и приводят клетки в тормозное состояние. Эта гипотеза основана на гипотезе раздражимости Н. Е. Введенского (1852—1922), в частности на ее положении о переменной лабильности как о факторе перехода клетки от возбуждательного к тормозному реагированию.

## **ДВИЖЕНИЕ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ — ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ — ПО КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ**

*Генерализация и специализация условных рефлексов. Иррадиация и концентрация возбуждения. Динамическая и статическая иррадиация возбуждения. Иррадиация и концентрация торможения. Скорость движения (иррадиации и концентрации) нервных процессов в коре больших полушарий. Зависимость иррадиации и концентрации торможения от силы нервных процессов. Иррадиация внутреннего торможения как механизм естественного сна. Неравномерность иррадиации тормозного процесса и ее проявления. Условия и свойства возникновения положительной индукции. Отрицательная фаза индукции нервных процессов. Отрицательная индукция из очага возбуждения в очаг условного тормоза. Взаимодействие движения и индукции нервных процессов.*

### **ГЕНЕРАЛИЗАЦИЯ И СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ**

Условный рефлекс на первой стадии своего формирования еще крайне не специализирован: безусловную реакцию запускает не только данный сигнал, но и сигналы, близкие к нему. С другой стороны, условный сигнал помимо условной реакции вызывает и сходные реакции. Таким образом, условный рефлекс на первой стадии выработки приблизительный и расплывчатый. Однако по мере новых и новых сочетаний условного сигнала с соответствующим подкреплением условный рефлекс постепенно становится точным и определенным. Процесс выработки условной связи проходит вначале стадию генерализации, а затем стадию специализации.

Стадия *генерализации* условного рефлекса проявляется в условных ответах на все раздражители, сходные с основным сигналом. Физиологический механизм стадии генерализации условного рефлекса заключается в образовании побочных временных связей подкрепляющей реакции с проекциями сигналов, близких к основному. Эти пункты в коре получают возбуждение в результате его иррадиации из пункта основного сигнала. Здесь мы наблюдаем дви-

жение нервной системы в высших отделах головного мозга — коре больших полушарий.

Чем ближе свойства испытываемого раздражителя генерализованного рефлекса к характеристикам его основного сигнала, тем больше величина рефлекса. Генерализация развивается в определенной последовательности. При первом своем проявлении условный рефлекс почти не генерализован и лишь по мере укрепления принимает генерализованный характер. Это связано с тем, что возбуждение может *иррадиировать* (распространяться, растекаться), только достигнув достаточной силы. Поэтому генерализация условного рефлекса развивается по мере его укрепления.

Стадия *специализации* проявляется в том, что условные ответы может вызвать только основной сигнал. Все сходные с ним раздражители теряют свое сигнальное значение, приобретенное в стадию генерализации. Что же происходит при специализации? Основной сигнал подкрепляется, а смежные не подкрепляются, т.е. возникают условия для развития дифференцировочного торможения. Следовательно, физиологический механизм стадии специализации условного рефлекса заключается в угашении побочных временных связей на смежные раздражители благодаря развитию дифференцировочного торможения. Условное возбуждение на основной условный сигнал концентрируется точно в его анализаторном пункте (в коре больших полушарий). Специализация условного рефлекса может происходить по всем качественным и количественным характеристикам сигнала, сначала по более далеким друг от друга свойствам, а потом по все более близким.

При выработке условного рефлекса его специализацию можно производить двумя путями. Один из них — многократное сочетание условного сигнала с подкреплением. В этой ситуации условный рефлекс хорошо укрепляется, но плохо специализируется. Гораздо быстрее идет специализация, если подкреплять условный сигнал, но не подкреплять близкие к нему сигналы. Этот способ специализации условного рефлекса наиболее эффективен.

Скорость развития специализации зависит от степени сходства дифференцируемых сигналов, количества и частоты неподкрепленных сигналов, близких к условному, от тренированности тормозного процесса. Точность специализации определяется также индивидуальными особенностями нервной системы: у возбудимых животных этот процесс происходит более длительно.

На рис. 3.1 показана схема, иллюстрирующая представления, сформировавшиеся в павловской школе. Под действием индифферентного (впоследствии условного) (*A*) и безусловного (*B*) (подкрепления) сигналов в коре больших полушарий возникают два соответствующих пункта возбуждения — *A* и *B*. Временная связь вначале генерализована, она охватывает все «пространство», на котором встречаются возбуждения, иррадиирующие от пункта *B*

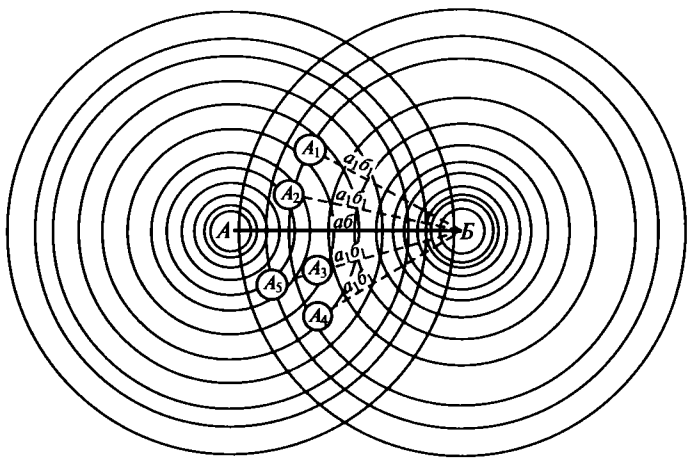


Рис. 3.1. Схема генерализации и специализации временной связи (по Л. Г. Воронину, 1975):

$A$  — корковый пункт условного (вначале индифферентного) раздражения;  $A_1, A_2, A_3, A_4, A_5$  — корковые пункты приложения других раздражений, сходных с условным;  $B$  — корковое представительство безусловного рефлекса;  $ab$  — временная связь;  $a_1, b_1$  — заторможенные генерализованные связи (тормозная связь)

(для определенности пусть это будет пищевой центр) и пункта  $A$  индифферентного раздражителя, а также от ряда других сходных сигналов (на схеме  $A_1, A_2, A_3$  и т. д.). При каждом новом сочетании, например звука метронома ( $A$ ) с пищей, любой другой звук ( $A_1, A_2, A_3$  и т. д.) может также вызвать условную реакцию. В силу встречной иррадиации возбуждение из этих корковых пунктов распространяется всякий раз по одному и тому же пути и между ними устанавливается временная связь ( $ab$ ). Временные связи устанавливаются и между другими корковыми пунктами:  $A_1, A_2, A_3$  и т. д. Однако эти временные связи не подкрепляются пищей и не закрепляются.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ОБОСНОВАНИЕ ГИПОТЕЗЫ О ДВИЖЕНИИ ПРОЦЕССОВ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ ПО КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ВРЕМЕННОЙ СВЯЗИ

В классической физиологии высшей нервной деятельности за основу принято положение о существовании в коре больших полушарий процессов *возбуждения* и *торможения* и их взаимодействии. Классические результаты были получены при исследовании кож-

ного анализатора собаки. Исходно постулируется, что кожный анализатор, на котором будут продемонстрированы закономерности движения нервных процессов, образует в коре больших полушарий высокоупорядоченную проекцию поверхности тела. Это соответствует данным современной науки. В гл. 13 показаны проекции различных частей тела на кору больших полушарий человека.

Предполагается, что процесс возбуждения какой-либо группы нейронов коры, так же как их торможение, всегда стремится к распространению. Распространение возбудительного процесса из очага возникновения на окружающие нервные клетки называется *иррадиацией*. Если бы нейроны коры находились в одинаковом состоянии, то иррадиация происходила бы во всех направлениях равномерно подобно расходящимся на воде кругам от брошенного камня. Однако в силу того что функциональное состояние корковых нейронов неодинаково, иррадиация проделывает иногда очень извилистый путь. Вместе с тем при прочих равных условиях иррадиация сначала захватывает ближайшие, а потом более далекие клетки коры.

После того как иррадиация закончилась, начинается сосредоточение возбудительного процесса в месте первоначального возникновения. Этот процесс называется *концентрацией* возбуждения. Аналогичные процессы иррадиации и концентрации могут происходить и с торможением. Разберем подробнее иррадиацию процесса возбуждения.

Опыт, иллюстрирующий иррадиацию возбудительного процесса, показан на рис. 3.2. У собаки вдоль задней ноги от плюсны до таза на одинаковом расстоянии друг от друга приклеивают пять касалок. На действие самой нижней касалки № 1 вырабатывают слюноотделительный рефлекс на вливание раствора кислоты в рот.

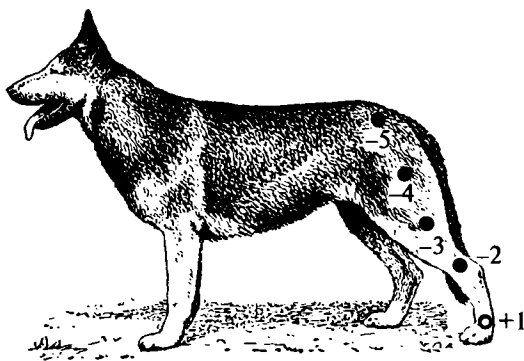


Рис. 3.2. Схема опыта М. К. Петровой (по Л. Г. Воронину, 1965):

+1 — положительный раздражитель (касалка № 1); -2—-5 — отрицательные раздражители (касалки № 2—5)

## Иррадиация возбуждения по каждому анализатору (по М. К. Петровой)

Дата опыта	Время	Раздражитель (номер касалки)	Время действия, с	Слюноотделение за 15 с, капли (в делениях шкалы)						Примечание
				1	2	3	4	5	6	
14 ноября	2 ч 00 мин	№ 1	30	8	7	—	—	—	—	Подкреплено
	2 ч 10 мин	№ 1	30	7	11	—	—	—	—	»
	2 ч 23 мин	№ 1	15	7	—	—	—	—	—	Не подкреплено
	2 ч 23 мин 15 с	№ 2	15	—	5	5	3	3	1	»
	2 ч 40 мин	№ 1	30	4	9	—	—	—	—	Подкреплено
16 ноября	1 ч 45 мин	№ 1	30	5	9	—	—	—	—	Подкреплено
	2 ч 00 мин	№ 1	30	3	7	—	—	—	—	»
	2 ч 10 мин	№ 1	15	6	—	—	—	—	—	Не подкреплено
	2 ч 10 мин 15 с	№ 5	15	—	2	1	0	0	0	»
	2 ч 26 мин	№ 1	30	2	8	—	—	—	—	Подкреплено
	1 ч 45 мин	№ 1	30	4	8	—	—	—	—	Подкреплено
	2 ч 45 мин	№ 1	30	6	7	—	—	—	—	»

19 ноября	3 ч 10 мин	№ 1	15	7	—	—	—	—	—	Не подкреплено
	3 ч 10 мин 15 с	№ 2	15	—	5	3	2	1	0	»
28 ноября	3 ч 25 мин	№ 1	30	2	8	—	—	—	—	Подкреплено
	3 ч 37 мин	№ 5	30	0	0	0	0	0	0	Не подкреплено
	1 ч 30 мин	№ 1	30	7	8	—	—	—	—	Подкреплено
	1 ч 43 мин	№ 1	30	6	10	—	—	—	—	»
	1 ч 59 мин	№ 1	15	8	—	—	—	—	—	Не подкреплено
	1 ч 59 мин 15 с	№ 5	15	—	5	1	0	0	0	»
	1 ч 5 мин	№ 2	30	0	0	0	0	0	0	»
	2 ч 18 мин	№ 1	30	2	10	—	—	—	—	Подкреплено

\* Все таблицы, приведенные в гл. 3, составлены сотрудниками лаборатории И. П. Павлова и цитируются по книге: Коган А. Б. Основы физиологии высшей нервной деятельности. — М.: Высшая школа, 1959.



Если после выработки оборонительного слюноотделительного условного рефлекса испытать раздражение кожи через другие касалки, оказывается, что они тоже вызывают слюноотделение. Поэтому вначале вырабатывают дифференцировку: касалка № 1 всегда подкрепляется, тогда как касалки № 2, 3, 4 не подкрепляются. Через некоторое число опытов слюноотделение будет вызывать только касалка № 1, тогда как касалки № 2—4 превратятся в тормозные сигналы. После проведения первой части таких опытов приступают к исследованию процесса иррадиации возбуждения. Включают на 15 с касалку № 1 и сразу после ее выключения испытывают действие других касалок. Результаты такого эксперимента приведены в табл. 3.1. Как видно из опытов от 19 и 28 ноября, испытания касалок № 2 и 5 указывают, что эти пункты заторможены; их раздражение дает «нули слюноотделения». Однако если испытывать их сразу после предварительного раздражения касалкой № 1, то, как показали опыты от 14 и 16 ноября, они оказываются захваченными волной иррадиировавшего возбуждения. При этом можно видеть, что касалка № 2, расположенная ближе к очагу возбуждения (см. рис. 3.2), вызывает слюноотечение в большем количестве с последствием более 1 мин, тогда как возбуждение от касалки № 5 оказывается значительно слабее: слюна идет меньше и последствие не превышает 15 с.

Исследование скорости иррадиации и концентрации возбуждения показало, что возбудительные процессы иррадиируют значительно быстрее, чем тормозные, и для распространения возбуждения по области кожного анализатора требуется менее секунды.

## **Динамическая и статическая иррадиация возбуждения**

Иррадиировавшее по коре больших полушарий возбуждение через непродолжительное время (несколько секунд) оставляет захваченные им пункты в том же состоянии, в каком они находились до этого. Такое полностью обратимое движение нервных процессов, не оставляющее стойких изменений в свойствах нейронов коры, называют *динамической иррадиацией*.

Если во время иррадиации возбуждения, вызванного условным раздражителем, будут действовать подкрепляющие раздражения, то в нейронах, захваченных в данный момент иррадиационной волной, наступят стойкие изменения подвижности и возбудимости процесса возбуждения. Они окажутся в большей или меньшей степени соединенными временной связью с подкрепляющей реакцией. Эти изменения останутся и после того, как возбудительный процесс, разливаясь и вновь сосредотачиваясь, «отхлынет» от временно захваченных им нейронов. Такое вовлечение все большего числа нейронов во временные связи условного рефлекса путем

стойкого изменения их свойств называют *статической иррадиацией*. Она является неизменным, хотя не всегда желательным спутником образования каждого рефлекса. Вследствие статической иррадиации условный рефлекс, выработанный на один сигнал, можно вызвать и всеми сходными сигналами.

## Иррадиация и концентрация торможения

Распространение тормозного процесса из очага его возникновения на окружающие нервные клетки коры называется *иррадиацией торможения*. Иррадиация торможения, как и распространение возбудительного процесса, прodelывает иногда очень извилистый путь из-за разнообразного функционального состояния нейронов. Однако при прочих равных условиях иррадиация торможения сначала также захватывает ближайшие, а потом все более далекие нейроны.

После того как торможение иррадирует по коре, наступает следующая фаза его движения — сосредоточение в пункте первоначального возникновения. Этот процесс называется *концентрацией* торможения.

Иррадиация торможения в павловских лабораториях была изучена на примере иррадиации дифференцировочного торможения в кожном анализаторе. В эксперименте на собаке для наблюдения за иррадиацией дифференцировочного торможения вдоль задней ноги собаки от стопы до бедра наклеивали пять «касалоков» для механического раздражения кожи (рис. 3.3). Четыре верхние касалки использовались как условные сигналы пищевых слюноотделитель-

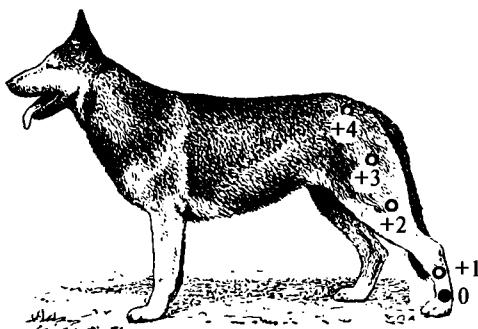


Рис. 3.3. Схема опыта с иррадиацией дифференцировочного торможения по области представительства в коре больших полушарий кожного анализатора:

0 — дифференцировочный раздражитель; +1 — +4 — положительные условные раздражители. Они прикладываются к пунктам кожи ноги на расстоянии от дифференцировочного раздражителя соответственно на 3, 9, 15 и 22 см

ных рефлексов. Нижняя касалка служила дифференцировочным раздражителем, т.е. применялась без подкрепления пищей. Если вслед за применением дифференцировочной касалки пробовать положительные, их слюногонное действие претерпевает закономерные изменения. Как видно из табл. 3.2, условный рефлекс на каждую из положительных касалок составлял 5 капель слюны за 30 с. Но как только действовали дифференцировочной касалкой, создавался очаг торможения, и рефлекс с ближайшей касалки № 1 оказался полностью заторможенным, а рефлекс с касалки № 2 был только уменьшен. Рефлексы с остальных более удаленных касалок не только не испытывали торможения, но и даже увели-

Таблица 3.2

**Иррадиация дифференцировочного торможения в кожном анализаторе**  
(по Н. И. Красногорскому)

Раздражитель (номер касалки)	Время, прошедшее после предыдущего раздражения, мин	Слюноотделение за 30 с, капли
№ 4	—	5
№ 3	10	5
№ 1	10	5
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 0	1	0
№ 1	1	0
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 0	1	0
№ 2	1	3
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 0	1	0
№ 3	1	6
№ 0	10	След
№ 0	1	0
№ 0	1	0
№ 4	1	7

чивались. Следовательно, иррадирующее торможение оказывает тем более сильное действие на клетки кожного анализатора, чем ближе они находятся к тормозному очагу.

Иррадиация свойственна внутреннему торможению всех типов. Например, если срочно угасать (угасательное торможение) условную реакцию на одну из касалок (см. рис. 3.3), то можно наблюдать торможение условных ответов и с других касалок. Другими словами, произошла иррадиация угасательного торможения. Нужно сказать, что иррадиация торможения имеет место в пределах данного анализатора, а также распространяется с одного анализатора на другой. Например, если условный ответ угасить на включение лампочки, то условный рефлекс на звук также оказывается сниженным.

После завершения иррадиации торможение концентрируется к исходному пункту. В табл. 3.3 приведены результаты опытов по концентрации торможения. От самой далекой касалки № 4 (22 см от дифференцировочной касалки) торможение ушло через 0,5 мин, из пункта № 2 (9 см от дифференцировочной) — через 5 мин, а с самого близкого пункта № 1 (3 см от дифференцировочной касалки) — только через 10 мин.

Концентрация неизбежно сменяет иррадиацию. Такая последовательность наблюдается при любом виде внутреннего торможения. При концентрации торможение проходит в обратной последовательности все те пункты корковых проекционных полей анализаторов, которые оно захватывало при своем распространении.

Скорость движения нервных процессов была измерена в каждом анализаторе. Опыт проводился следующим образом. В разных местах тела собаки приклеивали к коже касалки и на каждую из них вырабатывали условные пищевые слюнные рефлекссы примерно одинаковой величины (об этом судили по количеству капель слюны). Затем наносили повторные раздражения одной из касалок без подкрепления до тех пор, пока не достигали нулевого значения слюноотделения. Сразу после этого испытывали действие других касалок. На основании ряда таких испытаний в разные сроки после вызова угасательного торможения и при разных расстояниях тестируемых пунктов от очага его возникновения определялось время иррадирования. Соответствующий пример приведен в табл. 3.4. В этом опыте вторично тормозимые пункты тестировались немедленно после раздражения, давшего нулевой результат, т. е. без всякого промежутка времени между ними. В этот момент, как видно из таблицы, торможение из пункта, соответствующего правой стороне груди, еще не успело распространиться дальше ближайших участков — например, до области правой предплюсны оно еще не дошло. Однако постепенно увеличивая промежутки времени от нанесения тормозного раздражения до момента испытания рефлекса, можно уловить момент, когда торможение дойдет до

**Концентрация дифференцировочного торможения в кожном анализаторе  
(по Н. И. Красногорскому)**

Раздражитель (номер касалки)	Время, прошедшее после предыдущего раздражения, мин	Слюноотделение за 30 с, капли
№ 1	—	7
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 4	1/4	4
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 4	1/2	8
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 1	1	2
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 1	5	3
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 1	10	8
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 2	1	3
№ 0	10	0
№ 0	1	0
№ 2	5	8

пункта, соответствующего правой предплюсне. Оказалось, что процесс иррадиирования торможения по нейронам коры протекает достаточно медленно, для этого требуются минуты.

В этом эксперименте можно оценить скорость распространения торможения. Абсолютные величины времени концентрации тормозного процесса, как и времени его иррадиации, очень зависят

**Начало движения тормозного процесса по вторично тормозимым  
пунктам кожного анализатора (по Б. А. Когану)**

Дата опыта	Условный раздражитель (место касалки)	Слюноотделение за каждую минуту, капли (в делениях шкалы)			Степень тормо- жения реф- лекса, %
		1	2	3	
25 января	На правой стороне груди	12	1	1/2	
	То же	2	0	0	
	»	0			
	На правой предплюсне	11 1/2	—	—	4
	На правой стороне груди	13 1/2	1 1/2	1/2	
	То же	0	—	—	
	На месте рядом	0	—	—	
26 января	На правой стороне груди	12	1 1/2	1/2	
	То же	0	—	—	
	На расстоянии 1 см	0	—	—	
	На правой стороне груди	14	2	2 1/2	
	То же	6	2	1/2	
	»	0	—	—	
	На правой предплюсне	13	—	—	

от индивидуальных особенностей подопытных собак, но их соотношение довольно постоянно: как правило, иррадиирование торможения происходит в 4—5 раз быстрее, чем его последующее концентрирование.

Иррадиация и концентрация торможения зависят от силы нервного процесса в данном виде торможения. В своем движении по коре больших полушарий тормозной процесс распространяется тем дальше и действует тем сильнее, чем более интенсивное торможение было создано в исходном очаге (табл. 3.5).

Взаимодействие процессов торможения и возбуждения зависит от силы каждого из процессов. При одной и той же интенсивности

**Иррадиация дифференцировочного торможения при увеличении его интенсивности (по Н. И. Красногорскому)**

Раздражитель (номер касалки)	Время, прошедшее после предыдущего раздражения, мин	Слюноотделение за 30 с, капли
№ 4	10	6
№ 0	10	1
№ 0	1/4	0
№ 0	1/4	1
№ 0	1/4	0
№ 4	1/4	3

иррадирующее торможение больше действует на рефлексы со слабым условным возбуждением, но при встрече с сильным возбуждательным процессом может полностью отступить. Поэтому так подвержены тормозной иррадиации и легко тормозятся по всякому поводу свежие, недостаточно укрепленные условные рефлексы и, наоборот, плохо поддаются торможению прочные рефлексы.

### **Положительная фаза индукции нервных процессов**

Движение нервных процессов определяется не только свойствами иррадиации и концентрации, но и свойствами взаимной индукции. *Индукцией называется свойство каждого из основных нервных процессов (возбуждения или торможения) вызывать вокруг себя и после себя противоположный процесс.* Как только группа корковых нейронов погружается в тормозное состояние, вокруг них без всякой специальной выработки, по прекращении торможения, и на их месте возникает возбуждение. Появление возбуждения в результате действия тормозного очага называется *положительной фазой нервной индукции*. Представления, сложившиеся в павловской школе, иллюстрирует рис. 3.4.

В качестве примера приведем случай с положительной индукцией из очага дифференцировочного торможения. У собаки выработан условный пищевой рефлекс слюноотделения; условным раздражителем была касалка на коже передней лапы, другая касалка была установлена на задней ноге. Вторая касалка была дифференцировочной, ее действие никогда не подкреплялось и соответственно при ее включении слюноотделения не было. Однако если сразу

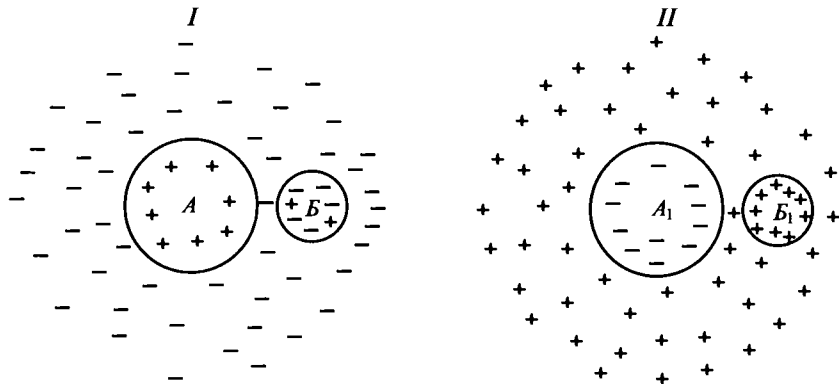


Рис. 3.4. Схема фаз индукции (по Л. Г. Воронину, 1975):

*I* — отрицательная индукция: очаг возбуждения (*A*) индуцирует вокруг себя тормозной процесс, поэтому возбуждение, возникшее в пункте (*B*), на этом тормозном фоне может быть уменьшено или совсем не проявится; *II* — положительная индукция: очаг торможения (*A<sub>1</sub>*) индуцирует вокруг себя процесс возбуждения, поэтому возбуждение, возникшее в пункте (*B<sub>1</sub>*) в результате суммации, может быть усилено

после действия дифференцировочной касалки включить положительную, то условное слюноотделение резко возрастает (табл. 3.6). Измеряя силу условного рефлекса количеством капель слюны, можно видеть, что торможение в пункте задней лапы усилило условное возбуждение на 50 % — произошла положительная индукция из очага дифференцировочного торможения.

Таблица 3.6

**Положительная индукция из очага дифференцировочного торможения в кожаном анализаторе (по Д. С. Фурсикову)**

Время	Условный раздражитель (место касалки)	Слюноотделение за 30 с, капли	Латентный период условного рефлекса, с
4 ч 20 мин	На передней лапе	8	3
4 ч 36 мин	На передней лапе	7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	3
4 ч 45 мин	На задней лапе	0	—
4 ч 45 мин 30 с	На передней лапе	12	2
4 ч 58 мин	На передней лапе	5	8
5 ч 10 мин	На передней лапе	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	5



## Условия и свойства возникновения положительной индукции

Не всегда торможение вызывает положительную индукцию. В ряде примеров (см. табл. 3.2, 3.4) вместо положительной индукции имело место распространение торможения. Этот результат определяется рядом условий. Что определяет такой исход?

Слабый тормозной процесс, как правило, не вызывает положительной индукции возбуждения. Представим себе, что в данном очаге сформировался сильный процесс торможения, если его временно ослабить, то он перестает вызывать положительную индукцию возбуждения. Например, один из сотрудников И. П. Павлова постоянно получал эффект положительной индукции от дифференцировочного сигнала. Однако когда на опыт пришел Иван Петрович, он вместо положительной индукции возбуждения увидел, что условный рефлекс был заторможен. Оказалось, что положительная индукция возникает при средней степени концентрации тормозного процесса. Например, «молодая» (только что сформированная) дифференцировка дает сильную положительную индукцию, а «старая» (хорошо упроченная) теряет эту способность. Был сделан вывод, что торможение дает положительную индукцию, если оно до известной степени сконцентрировано: недостаточная концентрация приводит к сильной иррадиации, а избыточная концентрация торможения не вызывает индукции.

Наиболее легко положительную индукцию наблюдать в отдаленных от очага торможения пунктах коры, например в удаленных пунктах кожного анализатора — на задней и передней конечностях (см. табл. 3.6). Если касалки сближать, то феномен наблюдать все труднее. Например, если на одну и ту же касалку выработать положительный рефлекс (при частоте касания 2 в 1 с) и дифференцировку (при частоте касания 6 в 1 с), то в этом случае получить эффект положительной индукции возбуждения от второй (дифференцировочной) касалки на первую не удастся. Продолжительность индуцирующего действия, как правило, не превышает 1—2 мин.

На физиологическую роль индукции указывает ее тесная связь с концентрированием тормозного процесса. И. П. Павлов отмечал, что разлившееся в ходе иррадиации торможение не просто «стекает» к исходному пункту, а активно вытесняется процессом возбуждения, который развивается по механизму положительной индукции вокруг тормозного очага. Развивающийся процесс возбуждения как бы «сжимает» очаг торможения. Другими словами, роль положительной индукции в механизме условного рефлекса заключается в концентрировании торможения и удерживании его в строго определенных рамках. Это приводит к усилению действующих в данный момент условных рефлексов со стороны тех рефлексов,

которые в данное время не действуют. Такие взаимоотношения очагов возбуждения и торможения напоминают явления реципрокности, описанной Ч. Шеррингтоном для деятельности спинного мозга. Оно состоит в том, что если один рефлекс активируется, то противоположный ему рефлекс тормозится. Например, при ходьбе центры сгибательных рефлексов тормозят центры разгибательных рефлексов.

## **Отрицательная фаза индукции нервных процессов**

Появление торможения в результате действия очага возбудительных процессов называется *отрицательной фазой нервной индукции* (см. рис. 3.4). Проиллюстрируем этот феномен следующим примером. У собаки выработан условный пищевой рефлекс на метроном 120 ударов в минуту. К этому положительному рефлексу выработана дифференцировка метронома 60 ударов в минуту. Известно, что дифференцировку легко разрушить, если начать подкреплять действие дифференцировочного раздражителя. Однако если перед тем как начать разрушать дифференцировку, предъявить три раза подряд положительный метроном 120 ударов в минуту, то разрушение дифференцировки задерживается. Теперь потребуется 5—6 раз подкрепить пищей сигнал метронома 60 ударов в минуту против 2—3 раз, требуемых ранее. Таким образом, положительный сигнал благодаря отрицательной индукции укрепляет свое положительное влияние, дифференцируясь от близких отрицательных (не подкрепляемых) сигналов.

## **Отрицательная индукция из очага возбуждения в очаг условного тормоза**

Явления отрицательной индукции обнаруживаются при разнообразных рефлексах, разных видах внутреннего торможения и в различных анализаторах. Например, положительные раздражители, вставленные между отрицательными, могут помочь последним сохранить свое тормозное значение. Сила индукционного торможения в известных пределах прямо зависит от силы вызывающего индукцию возбудительного процесса.

Отрицательная индукция от положительного условного раздражителя проявляется наиболее энергично в различных случаях условного торможения того же самого рефлекса. Например, у собаки был выработан условный рефлекс на метроном с частотой 144 удара в минуту с дифференцировкой метронома 72 удара в минуту и еще один рефлекс на звонок. Первые пробы условного рефлекса в начале каждого дня давали картину возрастания возбуждения.

Поэтому если еще плохо укрепленную дифференцировку пробо-  
вать сразу после условного рефлекса, то она растормаживается.  
Однако если ставить дифференцировочный метроном с частотой  
72 удара в минуту на это «опасное» для торможения место в одном  
опыте после звонка, а в другом — после метронома с частотой 114  
ударов в минуту, то результаты будут разные. Оказалось, что когда  
опыт начинался со звонка, метрономная дифференцировка из 12  
проб растормозилась в 8 случаях и растормаживание достигло 72 %.  
Когда же опыт начинался с метронома с частотой 114 ударов в  
минуту, метрономная дифференцировка из 12 проб растормози-  
лась только в 2 случаях и растормаживание не превышало 20 %.  
Таким образом, метрономная дифференцировка сохранялась при  
индуцирующем действии «своего» же, метрономного, положитель-  
ного сигнала лучше, чем при действии «чужого», звонкового. Сле-  
довательно, положительный сигнал укрепляет «свою» дифферен-  
цировку сильнее, чем дифференцировки раздражителей других  
рефлексов.

Торможение одного рефлекса другим является наиболее часто  
встречаемым феноменом высшей нервной деятельности и имеет  
место также во всех отделах нервной системы. Такое тормозное  
взаимодействие имеет место и при безусловных рефлексах. Отри-  
цательная индукция играет огромную роль в процессах высшей  
нервной деятельности. Прежде всего отрицательная индукция —  
это физиологический механизм внешнего торможения. Действи-  
тельно, как только возникает возбудительный процесс в каком-то  
пункте коры, он начинает индуцировать вокруг себя торможение  
по механизму отрицательной индукции. Поэтому любой посторон-  
ний раздражитель тормозит текущие условные рефлексы.

Специальная роль отрицательной индукции в механизме услов-  
ного рефлекса заключается в концентрировании возбуждения, а  
общее значение состоит в устранении второстепенных рефлексов,  
которые могут отвлечь от главной в данный момент деятельности.

## **ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ДВИЖЕНИЯ И ИНДУКЦИИ НЕРВНЫХ ПРОЦЕССОВ**

Как было описано ранее, нервный процесс (возбудительный  
или тормозной) непрерывно индуцирует вокруг себя процесс, про-  
тивоположный по знаку. Возникший нервный процесс, в свою оче-  
редь, приходит в движение и взаимодействует с вызвавшими его  
процессами. Все это ведет к появлению сложнейших динамических  
отношений. По представлениям павловской физиологической шко-  
лы, кора больших полушарий является «грандиозной мозаикой  
движущихся нервных процессов».

Итак, по мере укрепления дифференцировки уменьшается последовательное торможение и усиливается положительная индукция, иррадиационные явления все более сменяются индукционными. Отмеченные выше изменения во взаимоотношениях иррадиации и индукции в ходе укрепления дифференцировки являются лишь частным случаем более общей закономерности. Эта закономерность обнаруживается, например, при развитии угасательного торможения.

Опишем следующий опыт. Исследование проводили на собаке, у которой были выработаны условные рефлексы на касалки, расположенные в ряд. По величине слюноотделения все рефлексы были точно выравнены. Испытывали эффект однократного неподкрепления действия крайней касалки. Результаты опытов суммированы в табл. 3.7.

Таблица 3.7

**Изменения в действии тормозного раздражителя по мере практики частичного угасания рефлекса (по Н.А. Подкопаеву)**

Период работы	Пауза тормозного раздражения	Расстояние до угасаемого пункта, см			
		0	1	43	89
		Величина слюнного рефлекса, % от исходной			
Начало	4 мин	67	54 <sup>1/2</sup>	53 <sup>1/2</sup>	61
	8 мин	85	80	65	52 <sup>1/2</sup>
	12 мин	77 <sup>1/2</sup>	82 <sup>1/2</sup>	93	83
Середина	4 мин	85	88 <sup>1/2</sup>	94	100
	8 мин	100	90 <sup>1/2</sup>	111	89
	12 мин	96 <sup>1/2</sup>	100	100	118
Конец	45 с	51 <sup>1/2</sup>	112	100	85
	1 мин	100	117	112	71
	3 мин	91 <sup>1/2</sup>	115	100	113 <sup>1/2</sup>
	4 мин	100	100	100	100
	8 мин	74	100	100	100
	12 мин	100	100	100	100

При первых применениях неподкрепляемого сигнала (начало работы) торможение широко разливается по всему кожному анализатору до самого дальнего пункта. Оно иррадирует, не теряя своей интенсивности. Очень долго не наступает его концентрация. Даже спустя 12 мин условный рефлекс с самой отдаленной касалки (89 см от угашаемой) еще не освободился от торможения. Однако после некоторой тренировки таких частичных угашений (середина работы) картина меняется. Теперь область иррадиации сократилась до пункта касалки, находящейся на расстоянии 43 см от угашаемой. Быстрее идет концентрирование, и появляются случаи усиления рефлексов с других пунктов, т. е. признаки положительной индукции.

Наконец, после длительной тренировки частичного угашения рефлекса тормозной процесс строго ограничивается тем пунктом, где возник. Сделано заключение, что концентрация в этом случае идет очень энергично, так как даже в «своем» пункте торможение то исчезает, то появляется вновь в борьбе с атакующим его возбуждением. Даже в непосредственном соседстве (касалка на расстоянии 1 см) имеет место полная положительная индукция. Таким образом, и в случае тренировки угашения тормозного процесса явление положительной индукции вытесняет другой процесс — иррадиацию тормозного процесса.

В павловской физиологической школе было сформулировано представление о том, что иррадиация и концентрация нервных процессов при одновременном и двустороннем их индуцировании создают сложное и подвижное распределение возбуждения и торможения по коре мозга. Картина такого распределения в каждый данный момент зависит от ряда обстоятельств текущей и предшествующей деятельности головного мозга: от силовых отношений сигнальных раздражителей; от территориальных отношений возникающих очагов возбуждения и торможения; от характера развивающегося торможения (угасательное, дифференцировочное и пр.); от прочности условного рефлекса; от индивидуальных различий подопытных животных (типа высшей нервной деятельности).

## ВИДЫ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

*Условные рефлексы на комплексные раздражители. Условные рефлексы на цепи раздражителей. Условно-рефлекторная настройка. Условно-рефлекторное переключение. Условные рефлексы n-го порядка. Подражательные условные рефлексы. Ассоциации. Условные рефлексы на отношение. Цепные условные рефлексы. Филогенез условных рефлексов. Цепные двигательные условные рефлексы. Автоматизация. Аналитико-синтетическая деятельность мозга.*

В павловской школе были проведены многочисленные исследования условных рефлексов разного характера. Они ясно показывают, что простой одночленный условный рефлекс далеко не исчерпывает всего многообразия поведения животного, не говоря уж о человеке (см. гл. 2 и 3). Опишем только самые известные из этих рефлексов.

## ВИДЫ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ, ИЗУЧЕННЫЕ В ШКОЛЕ И. П. ПАВЛОВА

### Условные рефлексы на комплексные раздражители

Естественные сигналы всегда состоят из многих компонентов, другими словами, являются *комплексными* раздражителями. На такие сигналы образуются условные рефлексы более сложные и изменчивые, чем на простые сигналы. В комплексном сигнале каждый из его компонентов имеет разную физиологическую силу и ей соответствует эффект, вызываемый каждым раздражителем.

*Одновременные комплексные раздражители* состоят из нескольких компонентов, действующих одновременно. Условные рефлексы на *последовательные комплексы раздражителей* образуются, если отдельные раздражители следуют друг за другом в *определенной последовательности* (такой сигнал подкрепляется пищей). Многочисленными исследованиями установлено, что в результате более или менее длительной тренировки условного рефлекса на сложный раздражитель происходит слияние, синтез отдельных компонентов комплекса в единый раздражитель. Так, при многократном

применении последовательного комплекса раздражителей, состоящего из четырех звуков, они сливаются в единый раздражитель. В результате этого каждый из четырех звуков теряет свое сигнальное значение, т.е. примененный в отдельности не вызывает условной реакции. Этот феномен широко исследовался в павловской школе.

## Условные рефлексy на цепи раздражителей

Если индифферентные раздражители, из которых образуется комплексный сигнал, действуют последовательно, т.е. не совпадают друг с другом, а безусловное подкрепление присоединяется к последнему из них, то на такой сигнал можно образовать *условный рефлекс на цепь раздражителей*. Сигнальное значение отдельного члена цепи оказывается тем большим, чем ближе он стоит к подкреплению, т.е. к концу цепи. Образование условных рефлексов на цепи раздражителей лежит в основе выработки различных так называемых двигательных навыков путем подкрепления случайных или вынужденных движений. Например, сказав собаке: «Дай лапу!», мы «поднимаем» ее лапу сами, «награждая» собаку кусочком печенья. Вскоре собака, услышав эти слова, «подает лапу» самостоятельно. На рис. 4.1 приведена схема условного рефлекса на одновременный комплекс раздражителей, состоящий из звуков слова, проприоцептивных сигналов поднятия лапы и, наконец, натуральных сигналов пищи. Анализ механизма образования такого типа рефлекса показал, что вначале образуется временная связь между тремя очагами возбуждения: слухового, двигательного и пищевого центров. Затем закрепляется последовательность действия членов

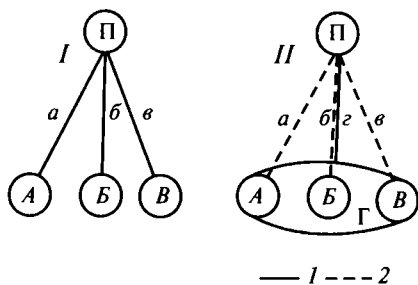


Рис. 4.1. Схема синтеза одновременного комплекса раздражителей (по Л.Г.Воронину, 1975):

*I* — в начале образования временной связи; *II* — после укреплeния временной связи; П — корковый пищевой центр; А, Б, В — корковые очаги возбуждения от компонентов комплекса; Г — «функциональный комбинационный центр», образовавшийся после синтеза компонентов; а, б, в — связи между отдельными очагами возбуждения и пищевым «центром»; з — связи между «комбинационным» и пищевым центрами; 1 — действующие временные связи, 2 — заторможенные временные связи

цепи. Наконец, уточняется положение основных ее членов: звукового сигнала «дай лапу», проприоцептивных (движение конечности) и натурального пищевого (подкармливание).

Важным понятием в физиологии высшей нервной деятельности является *целостность* в условно-рефлекторной деятельности. Она проявляется прежде всего *в системности, стереотипии, «настройках» и «переключениях» реакций по сигналам обстановки*. В результате поведение животных определяется не одиночными сигналами, а всей целостной картиной окружения. Условно-рефлекторная деятельность охватывает многие стороны настоящего и связывает его с опытом прошлого, а это в свою очередь приводит к тонкому приспособлению к событиям будущего.

Реальные раздражители, с которыми имеет дело организм, образуют *динамический стереотип раздражителей*. Сложившийся стереотип раздражителей направляет образование новых рефлексов по определенному руслу. Например, при усвоении новых объектов охоты хищник использует наиболее надежные из уже знакомых ему охотничьих приемов. Стереотип позволяет адекватно реагировать, несмотря на некоторые изменения в обстановке. Так, например, выработав стереотип вождения автомобиля, можно вести автомашину, несколько варьируя управление в зависимости от характера дорожного покрытия, и одновременно разговаривать с рядом сидящим пассажиром. Анализ деятельности человека показывает, что каждый из нас непрерывно в течение своей жизни образует бесчисленное число бытовых, трудовых, спортивных и других стереотипов. В частности, это проявляется в появлении аппетита в определенное время дня, стереотипном выполнении рабочих или спортивных движений и т. п. С возрастом стереотипы крепнут и их все труднее изменить. Переделка сложившихся стереотипов всегда представляет большую трудность.

## **Условно-рефлекторная настройка**

Образование последовательных комплексов из обстановочных и основных условных раздражителей по типу цепи с далеко расставленными звеньями является физиологическим механизмом так называемой *условно-рефлекторной настройки*. Само название «настройка» указывает, что речь идет не о совершении какой-то деятельности, а только о вызванном по механизму временной связи *состоянии готовности* к этой деятельности.

## **Условно-рефлекторные переключения**

Образование комплексов разного сигнального значения из одних и тех же основных сигналов с добавлением разных обстано-



вочных раздражителей является физиологическим механизмом *условно-рефлекторного переключения*. При рассмотрении физиологических механизмов условного рефлекса любой сложности следует иметь в виду, что процесс выработки даже самой элементарной временной связи сопряжен с образованием условного рефлекса на экспериментальную обстановку. Биологическая роль и физиологические механизмы таких «обстановочных» условных рефлексов были изучены в работах представителей павловской школы П. С. Купалова, Э. А. Асратяна, И. С. Беритова и др. Сейчас очевидно, что при выработке любого условного рефлекса образуется несколько видов временных связей: *обстановочный рефлекс* (вид данной экспериментальной камеры, запахи, освещение и пр.), *рефлекс на время*, *рефлекс на данный раздражитель* и др. Каждая условная реакция состоит из ряда соматических и вегетативных компонентов.

Для понимания физиологического механизма обстановочных условных рефлексов Э. А. Асратян ввел понятие «условно-рефлекторного переключения». Оно состоит в том, что один и тот же раздражитель может стать условным сигналом различных условных реакций. Так, например, гудок в одной экспериментальной камере может быть сигналом пищевой реакции, а в другой камере — сигналом оборонительного рефлекса. Один и тот же сигнал в первую половину дня может служить оборонительным условным раздражителем, а во вторую половину — пищевым сигналом. Очевидно, что в обоих примерах условным сигналом служит не сигнал сам по себе, а комплекс раздражителей, состоящий из данного сигнала и всей обстановки опыта. При сохранении экспериментальной обстановки могут быть применены любые звуковые или иные раздражители, которые так же, как и обстановка эксперимента, могут служить, по терминологии Э. А. Асратяна, *переключателями*.

Таким образом, в этом случае мы, по существу, имеем дело с образованием разных условных рефлексов на комплексы раздражителей, общим компонентом которых служит сигнал, применяемый экспериментатором в качестве условного раздражителя. Мозг животного во время опыта анализирует составные части комплекса раздражителей, выделяет «основные» агенты и «переключатели». Он синтезирует, объединяет их и связывает с определенной деятельностью, например с оборонительной или пищевой.

## Условные рефлексы *n*-го порядка

У собаки выработан прочный пищевой условный рефлекс, например на включение лампочки. Если через 10—15 с вслед за индифферентным агентом, например звуком, применять включение лампочки (условный раздражитель ранее выработанного пищевого условного рефлекса) без последующего безусловного подкрепления, то между очагами возбуждения, вызванными действиями звука

и света, образуется условная связь. Реакции, выработанные таким образом, называют *условным рефлексом 2-го порядка*.

Приведем еще один пример. У собаки был выработан прочный слюноотделительный рефлекс на метроном. Затем ей стали показывать черный квадрат, но вместо подкармливания предъявляли звук метронома, на который был ранее выработан условный рефлекс. После нескольких сочетаний этих раздражителей без пищевого подкрепления образовался условный рефлекс 2-го порядка, т.е. черный квадрат стал вызывать слюноотделение, хотя сам по себе в сочетании с пищей он никогда не предъявлялся. Условные рефлексы 2-го порядка у собак, как правило, нестойки и вскоре исчезают. Обычно у собак удается вырабатывать условные рефлексы не выше 3-го порядка. Условные рефлексы *n*-го порядка образуются легче при общем повышении возбудимости коры головного мозга. Например, у детей с повышенной возбудимостью довольно легко вырабатываются условные рефлексы до 6-го порядка, тогда как у уравновешенных здоровых детей — обычно не выше 3-го порядка. У взрослых здоровых людей с легкостью вырабатываются условные рефлексы до 20-го порядка, но они также носят нестойкий характер.

## **Подражательные условные рефлексы**

Особенно легко эти рефлексы вырабатываются у животных, ведущих групповой образ жизни. Например, если у одной обезьяны из стада выработать условный рефлекс (например, пищевой) на виду у всего стада, то и у других членов также образуется этот условный рефлекс (Л. Г. Воронин). Подражательные рефлексы как один из видов приспособительных реакций животных широко распространены в природе. В наиболее простой форме этот рефлекс обнаруживается в виде рефлекса следования. Например, стайные рыбы следуют за своими сородичами или даже за силуэтами рыб. Другой пример приводил Ч. Дарвин. Хорошо известно, что вороны не подпускают близко человека с ружьем или любым длинным предметом в руках. Совершенно очевидно, что этот «спасительный страх» (по словам Ч. Дарвина) развился главным образом не в результате личного опыта общения с человеком, а благодаря подражанию поведения особей того же вида или даже других видов. Например, крик сойки служит сигналом опасности для многих животных леса.

Огромное значение имеет подражание в онтогенезе поведения приматов, включая человека. Например, «слепое» подражание у детей постепенно превращается в чисто человеческие способности «брать пример с высоких образцов человечества!». Хорошо известны факты подражания одного человека другому, например у супружеских пар, или подражания учеников великого человека своему учителю. В качестве примера можно привести также обучение

шимпанзе азбуке глухонемых. Последний пример будет подробно описан в гл. 17.

По своему физиологическому механизму подражательные условные рефлексы сходны, очевидно, с условными рефлексами  $n$ -го порядка. Это легко просматривается на примере выработки условного двигательного пищевого рефлекса. Обезьяна-зритель воспринимает условный раздражитель и, хотя не получает пищевого подкрепления, воспринимает также сопутствующие приему пищи натуральные условные раздражители (вид пищи, ее запах и т. п.). Так на базе натурального условного рефлекса вырабатывается новый условный рефлекс. А если учесть, что натуральные условные рефлексы благодаря их неразрывной и длительной связи с безусловно-рефлекторной деятельностью являются очень прочными, то станет понятным, почему так легко и быстро образуются на их базе условно-рефлекторные реакции.

## Ассоциации

Ассоциации образуются при сочетании индифферентных раздражителей без подкрепления. Впервые такие условные связи были исследованы у собак в лаборатории И. П. Павлова. В опытах производили сочетания тона и света без пищевого подкрепления. Уже через 20 сочетаний появились первые признаки образования временной связи между этими раздражителями: при действии света собака поворачивалась к источнику звука (бездействующему в это время), а при звучании тона смотрела на лампочку (которая не горела), как бы ожидая ее включения. Особенно убедительно выявилось наличие связи между индифферентными раздражителями после того, как на один из них (например, на звук) был выработан условный пищевой рефлекс. Оказалось, что свет при первом же применении стал вызывать у собаки слюноотделительную реакцию, т. е. стал условным сигналом пищевого рефлекса. Исследования показали, что временная связь между индифферентными раздражителями образуется у млекопитающих после 10—40 сочетаний, причем она образуется быстрее между раздражителями одной модальности, чем разной.

## Условные рефлексы на отношение

Как пример анализа и синтеза сложных раздражений разберем *рефлексы на отношения раздражителей*. Эти условные рефлексы вырабатываются не на абсолютные, а на относительные признаки раздражителей. Например, если животному одновременно предъявлять малый и большой треугольники, а пищей подкреплять только ма-

лый треугольник, тогда, согласно правилам образования условного рефлекса, на малый треугольник образуется положительный условный рефлекс, а на большой — отрицательный условный рефлекс (дифференцировка). Если теперь предъявить новую пару треугольников, в которой малый треугольник по абсолютному размеру будет равен большому треугольнику, то у животного «с места» проявится условный пищевой рефлекс на меньший треугольник в этой паре.

Приведем другой пример выполненных в МГУ на кафедре высшей нервной деятельности исследований поведения черноморских дельфинов-афалин. Дельфины смогли обучиться выбирать из трех предъявленных предметов средний, поскольку в предварительных экспериментах они получали подкрепление (рыбу) только при выборе среднего. Важно, что животные уловили признак «средний предмет» в условиях, когда при каждом новом опыте предъявляли разные предметы (шары, цилиндры и пр.) и в разных участках пространства, чтобы избежать образования условного рефлекса «на место».

Биологическое значение условного рефлекса на отношение, так же как временной связи между индифферентными раздражителями, как рефлекса  $n$ -го порядка, состоит в том, что если агенты, их вызывающие, в дальнейшем совпадают с безусловным рефлексом, то они сразу («с места») становятся условными рефлексами — имеет место «перенос» выработанного условного рефлекса в сходную ситуацию. Есть все основания считать, что рефлекс на отношение, временная связь между индифферентными раздражителями, как и условные рефлексы высшего порядка, лежат в основе физиологического механизма таких явлений, как «перенос опыта», «предвидение», «озарение» и т. п., возникающих как бы без предварительного выработки условного рефлекса.

## Цепной условный рефлекс

Рассмотрим, как формируется *условный рефлекс на цепь раздражителей* (рис. 4.2). В первое время образования условного рефлекса на цепь раздражителей устанавливаются частные условные связи ( $a$ ,  $b$ ,  $в$ ) между его компонентами ( $A$ ,  $B$ ,  $B$ ) и пищевым (П) «центром». После более или менее длительной тренировки рефлекса эти связи затормаживаются и образуется общая связь ( $г$ ) между возникшим в результате синтеза отдельных раздражений функциональным комбинационным центром ( $\Gamma$ ) и корковым представительством пищевого (П) «центра» (см. рис. 4.1, II). Эта схема, предложенная Л. Г. Ворониным, составлена на основе опытов, по результатам которых был сделан вывод, что вначале каждый из последовательно действующих раздражителей ( $A$ ,  $B$ ,  $B$ ) устанавливает связь с корковым представительством пищевого «центра» (П), благодаря образованию параллельных ( $a$ ,  $b$ ,  $в$ ) связей. Затем,

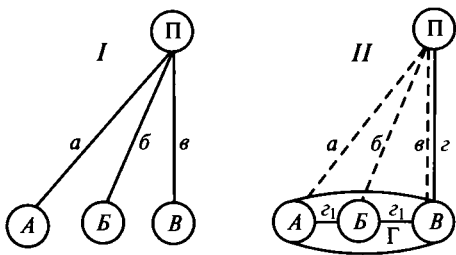


Рис. 4.2. Схема синтеза цепи раздражителей (по Л. Г. Воронину, 1975):  
 $z_1 - z_1$  — последовательные временные связи. Остальные обозначения те же, что на рис. 4.1

после некоторого периода тренировки рефлекса, компоненты цепного раздражителя синтезируются в целостную систему ( $\Gamma$ ) с определенной последовательностью их действия. Параллельные связи при этом затормаживаются, а вместо них образуется последовательная связь ( $z_1 - z_1$ ) комплекса раздражений с пищевой деятельностью (см. рис. 4.2, II). Однако параллельные связи не исчезают совсем, а только затормаживаются. Например, они растормаживаются при повышении пищевой или общей возбудимости (голодание, действие фармакологических веществ). В таких случаях компоненты сложного раздражителя в течение некоторого времени снова будут вызывать условный рефлекс.

Возможность получения условного рефлекса на цепь раздражителей зависит от филогенетического уровня развития нервной системы данного вида животного. Так, у обезьян (макак, павианов, капуцинов), как показали опыты Л. Г. Воронина (1958), после 40—200 применений цепного раздражителя его компоненты, испытанные в отдельности, в большинстве случаев не вызывают условного рефлекса. У низших позвоночных (рыбы, рептилии) даже после 700—1300 применений цепи раздражителей ее компоненты сохраняют сигнальное значение. У этих животных условный рефлекс на цепь раздражителей вырабатывается довольно легко, но сложный раздражитель не становится единым: каждый из его компонентов сохраняет свое сигнальное значение. На основании данных опытов Л. Г. Воронин пришел к заключению, что у высших животных в результате упрочения условного рефлекса на сложные раздражители создается *функциональный комбинационный центр* (ФКЦ). Подобное мнение высказывал еще И. П. Павлов, который отмечал, что между ФКЦ и безусловным «центром» устанавливается временная связь. Вопрос о местоположении этого «центра» относится к проблеме локализации временной связи, и к этому вопросу мы еще вернемся.

## Цепные двигательные условные рефлексy

У высших млекопитающих (кошек, собак, обезьян и др.) можно довольно легко вырабатывать однородные (с одного эффекто-

ра) или разнородные (с нескольких эффекторов) *цепные двигательные условные рефлексы*. Этот процесс схематически показан на рис. 4.3. На схеме показано, что на раздражитель *A* выработано 1-е, на раздражитель *B* — 2-е и на раздражитель *B* — 3-е условно-рефлекторное движение. Затем если раздражители свести в цепь *A—B—B*, то в соответствии с их последовательностью осуществляются условные движения *1, 2, 3*. Как показали исследования, в начале выработки главную роль играют прямые условные связи между внешним раздражителем и выработанным на него движением (*A→1, B→2, B→3*). В дальнейшем, по мере синтеза раздражителей и движений, ведущее значение приобретают последовательные связи: *A→1→2→3→П*. Поэтому, как показали специальные исследования, после длительной тренировки достаточно применить первый компонент цепи раздражителей (*A*), чтобы осуществилась вся цепь движений (*1→2→3*). В каких отношениях находятся внешняя и кинестезическая сигнализации в случае формирования цепи движений на цепь раздражителей? Можно предположить (рис. 4.4), что если внешний раздражитель (*A*) вызывает движение (*1*), то в двигательной-кинестезической области коры поступают импульсы, создающие там очаг возбуждения (*a*). При постоянном сочетании очагов возбуждения, возникающих от экстероцептивного раздражителя (*A*) и от проприоцептивного (*a*), создается условный комбинационный центр (*Aa*). Таким же образом возникает центр *Bb* вследствие сочетания раздражителя *B* и движения (*2*). Когда такие синтезированные очаги возбуждения (*Aa, Bb, Bb* и т.д.), вызывающие соответствующие им движения (*1, 2, 3*), сочетаются многократно и в определенной последовательности, то в конечном счете это внешне выглядит так, что цепь экстероцептивных раздражителей (*A, B, B*) всегда вызывает цепь движений (*1, 2, 3*). На самом же деле, как это следует из схемы, цепь движений осуществляется в ответ на цепь комбинаций экстероцептивных и проприоцептивных раздражителей (*Aa, Bb, Bb*). При этом ведущее значение приобретают либо экстероцептивные раздражения, либо

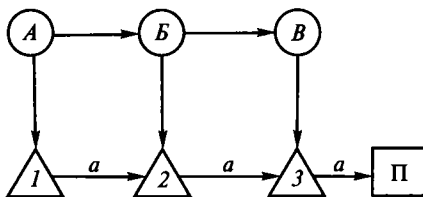


Рис. 4.3. Схема цепи условно-рефлекторных движений, выработанной путем объединения отдельных двигательных условных рефлексов (по Л. Г. Воронину, 1975):

*A, B, B* — экстероцептивные условные раздражения; *1, 2, 3* — двигательные акты; *П* — подкрепление; *a* — временные связи

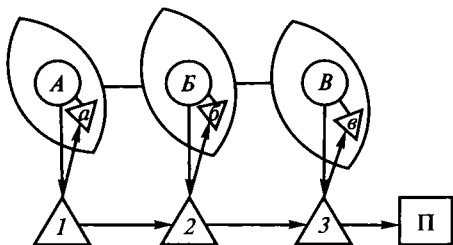


Рис. 4.4. Схема образования «функциональных комбинационных центров» в случае цепи условно-рефлекторных движений (по Л. Г. Воронину, 1975):

*a, б, в* — кинестезические раздражения. Остальные обозначения те же, что на рис. 4.3

первое звено этих движений и цепь кинестезических раздражений ( $A \rightarrow a \rightarrow б \rightarrow в$ ). В первом случае это будет цепь движений  $1, 2, 3$ , соответствующая своей последовательностью цепи условных раздражителей  $АВВ$ ; во втором случае может быть выработано три варианта условно-рефлекторных ответов: на раздражитель  $A$  — цепь движений  $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ , на раздражитель  $B$  — цепь движений  $2 \rightarrow 3$ , на раздражитель  $B$  — движение  $3$ . Это значит, что одна система рефлексов, вызываемая в определенной последовательности системой раздражителей, может быть разбита на три самостоятельных условных рефлекса благодаря тому, что производилось подкрепление реакций, появляющихся раньше «опережающих» их раздражителей.

У человека также проявляется тенденция к синтезу отдельных движений, сведенных в цепь. Это выражается в том, что испытуемый может совершить движение раньше действия сигнала движения. Такого рода синтез движений в единую цепь, осуществляющийся только на первый «пусковой» компонент цепи раздражителей, возможен при специальной инструкции или на основании личного опыта испытуемого, в результате чего он знает о возможности совершать движение, не дожидаясь сигнала.

Формирование изображенной на схеме системы двигательных рефлексов у животных достигается только в том случае, когда последовательно возникающие, например, три движения ( $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ ) в ответ на первый компонент ( $A$ ) цепи раздражителей подкрепляются пищей. Если же подкреплять цепь движений только тогда, когда каждый из ее компонентов соответствует условному экстероцептивному раздражению, то животное не станет производить движение, пока не подействует этот раздражитель. Так, например, если после осуществления движения  $1$  (см. рис. 4.4) в ответ на раздражитель  $A$  не включать раздражители  $B, В$ , то животное не будет производить движение  $2$ , а начнет в силу иррадиации пище-

вого возбуждения беспокойно двигаться и совершать пищевые поиски. Связь между отдельными движениями и раздражителями наглядно обнаружилась в опытах Г. И. Ширковой на шимпанзе (лаборатория, руководимая Л. Г. Ворониным). Так, обезьяна в подобном случае не производила движение 2, а рукой стучала по окошку (рис. 4.5), где обычно появлялся свет (раздражитель *Б*), как бы «требуя» включения очередного раздражения. Из этого эксперимента был сделан вывод, что при образовании таким способом цепного двигательного рефлекса каждый из компонентов цепного внешнего раздражителя, за исключением первого, приобретает двойное значение: он становится сигналом последующего движения и подкреплением уже совершенного движения.

Известно четыре способа образования цепных условных рефлексов у животных. Ранее был описан первый способ — объединение в цепь экстероцептивных одиночных раздражителей одиночных двигательных реакций (Л. Г. Воронин, 1947). Второй способ, предложенный А. В. Напалковым (1956), заключается в наращивании цепи движений с подкрепляемого конца. Например, сначала обучают животное (голубя, крысу и т. д.) по условному сигналу (включение лампочки) клевать (нажимать) первую полку в экспериментальной камере. Затем, пустив достаточно голодное животное в камеру, не подают условного сигнала, заставляя животное совершать поисковые реакции. На вторую полку кладут приманку. Как только животное прикоснется ко второй полке, сразу же включают лампу (условный сигнал), и после клевания (нажимания) второй полки животное получает пищевое подкрепление. В результате нескольких таких сочетаний у животного закрепляется клевание (нажимание) второй полки. После этого вводят другой экстероцептивный сигнал — включение звонка, предшествующее клеванию (нажиманию) второй полки. Таким образом вырабатывается двучленная, трехчленная и т. д. цепь движений.

В противоположность указанному способу при третьем способе формирования цепи двигательных рефлексов осуществляется «вклинивание» новых движений и раздражителей подобным же образом, но между последним звеном цепи и подкреплением. Наконец, при четвертом способе формирования цепи движений животное не ограничивается в движениях, но подкрепляют только те цепи движе-

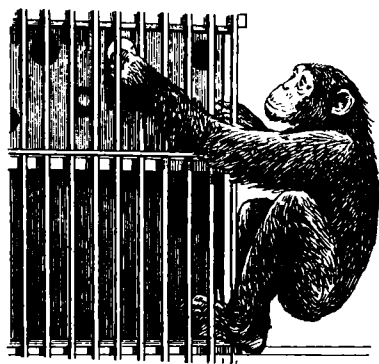


Рис. 4.5. Шимпанзе стучит по окошку, «требуя» включения сигнала (по Л. Г. Воронину, 1965)



ний, которые являлись «правильными». Оказалось, что в таких условиях обезьяны достаточно быстро научались производить нужную цепь движений, а все ненужные действия у них постепенно исчезали. Синтезирование цепи движений происходило с подкрепляемого конца, так же как и при втором способе.

У животных цепи движений вырабатываются с различной степенью трудности в зависимости от *филогенетического уровня развития нервной системы*. У черепаха, например, в течение длительного времени с большим трудом можно выработать весьма нестойкую трехчленную цепь движений, у голубей удается образовать довольно прочную цепь из 8—9 движений, а у млекопитающих — из еще большего числа движений. Был сделан вывод, что существует зависимость скорости образования отдельных звеньев и всей цепи движений в целом от уровня филогенеза животного. Как видно из данных табл. 4.1, у черепаха для образования каждого нового компонента цепи движений требуется больше сочетаний, чем для выработки предыдущего компонента. У голубей это явление выражено в меньшей степени, у крыс обнаруживается слабая тенденция к такой закономерности, а у кошек и собак она полностью отсутствует. По мнению Л. Г. Воронина, этот факт говорит о том, что у животного с более развитой филогенетически нервной системой тренировка временных связей играет бóльшую роль. По-видимому, она лежит в основе так называемого переноса опыта на другую или аналогичную ситуацию.

С исключительной легкостью образуются цепи движений у человека. Испытуемый после первого опыта обычно говорит, что он

Таблица 4.1

**Образование отдельных звеньев и цепи условных движений**  
(по Л. Г. Воронину, 1965)

Объект исследования	Число сочетаний, потребовавшееся для образования условных рефлексов (средние цифры)				
	1-членного	2-членного	3-членного	4-членного	5-членного
Черепаша	8	58	116	Не вырабатывается	
Голубь	10	16	15	24	30
Кролик	15	18	14	18	21
Крыса	9	12	13	28	18
Кошка	21	15	28	24	18
Собака	11	12	15	12	14
Человек	2	1	1	1	1

сразу догадался, какое движение нужно производить, чтобы решить задачу. Выработанную таким образом у человека или животного цепь движений можно изобразить как  $A_1 B_2 B_3 G_4 \rightarrow \Pi$  (буквами обозначаются в этом случае сигналы, а цифрами — движения). Цепь движения в опытах с животными подкрепляется ( $\Pi$ ) пищей, а в опытах с человеком — сигналом, заранее обусловленным инструкцией, например звуком определенной частоты.

## Автоматизация условных рефлексов

Очень многие условные рефлексы у животных и человека после длительной тренировки *автоматизируются*, становятся как бы независимыми от остальных проявлений высшей нервной деятельности. Автоматизация, как правило, развивается постепенно. Вначале она может выражаться в том, что отдельные движения опережают соответствующие сигналы. Затем наступает период, когда цепь движений полностью осуществляется в ответ на первый, «пусковой», компонент цепи раздражителей. При первом взгляде на результат тренировки условного рефлекса может создаться такое впечатление, что сначала рефлекс «привязан» к чему-то, управляющему им, а затем после длительного упражнения он становится до некоторой степени независимым. Именно «до некоторой степени», потому что как только нарушится обстановка, при которой условный рефлекс образовался и в дальнейшем функционирует, это «что-то» снова «направляет» условный рефлекс в определенное русло. Например, у собаки на цепь сигналов выработана цепь движений. После длительной тренировки животное совершает эту цепь в ответ только на первый компонент цепи раздражений, не ожидая действия всей цепи. Если же вдруг происходит изменение в цепи сигналов, то совершившаяся теперь цепь движений не приводит к достижению пищи. Что же произошло? С физиологической точки зрения, произошло нарушение установившегося ранее взаимоотношения, «согласованности» сигналов и деятельности организма, *стереотипии*. Как правило, изменение в цепи сигналов вызывает ориентировочный рефлекс. В конечном счете это способствует установлению новых отношений между сигналами и ответом организма на них.

Наступление баланса системы условного — безусловного возбуждения (или торможения) при воздействии на нервную систему внешней и внутренней среды организма И. П. Павлов оценивал как «системность в работе головного мозга». Взгляд на саморегуляцию функции организма как на процесс сопоставления нервных состояний и обстоятельств, вызывавших их, отражает реальные явления, но далеко не во всех случаях можно назвать конкретные механизмы. Из всего сказанного следует, что воздействие внешней

и внутренней среды на организм создает в головном мозге состояние, которое можно описать системой очагов возбуждений и торможений.

Как же можно представить физиологические механизмы хорошо известного явления автоматизации двигательных условных рефлексов? Если на организм животного действует система последовательно появляющихся внешних раздражений, то в соответствии с этим в мозгу возникает система очагов возбуждения, причем каждый объединяется с очагом возбуждения от кинестезических раздражений (см. рис. 4.4). Объединенный очаг возбуждения связывается с очагом пищевого возбуждения. Если таких комплексных очагов несколько и они возникают последовательно друг за другом, то создаются условия для цепной реакции. Поскольку каждый из комплексных очагов возбуждения вызывает движение, все очаги, возникающие друг за другом, вызывают цепь движений, приводящих в конечном счете к появлению пищи или к устранению помех на пути к пище. В результате длительной тренировки цепи движений наступает ее автоматизация, выражающаяся в том, что вся цепь осуществляется в ответ только на первый компонент цепи раздражителей. Это происходит вследствие того, что возбуждение, сконцентрированное в районе данной временной связи, получило там возможность быстро распространяться по уже готовым связям при незначительном «толчке» извне — первом сигнале в цепи. Очевидно, между очагами возбуждения и торможения в силу постоянства условий тренировки временных связей устанавливается такое отношение, которое может «освободить» какую-либо систему временных связей от влияния других систем. В этом случае очаги кинестезического возбуждения при помощи индукционного торможения «разобщаются» с очагами возбуждения других афферентаций. На рис. 4.6 изображена приведенная ранее схема комплексных «центров» цепного двигательного рефлекса. На ней показано торможение (заштриховано) всех экстероцептивных очагов возбуждения, за исключением первого «пускового», которое может быть легко устранено (растормаживание), например, возникновением ориентировочного рефлекса при изменении установившихся отношений между раздражителем и организмом.

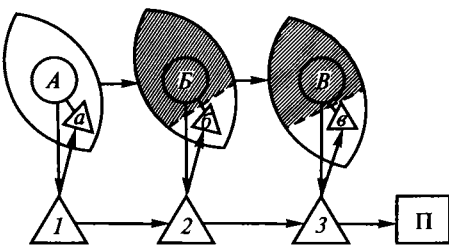


Рис. 4.6. Схема автоматизированной цепи условно-рефлекторных движений (по Л. Г. Вороницу, 1975).

Заштрихованы заторможенные корковые экстероцептивные очаги возбуждения. Остальные обозначения те же, что на рис. 4.3.

# АНАЛИТИКО-СИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОЗГА

Для понимания механизмов аналитико-синтетической деятельности мозга имеют большое значение представления И. П. Павлова о коре как о *мозаике из тормозных и возбужденных пунктов* и его понимание функции коры как динамической системы этих пунктов. П. С. Купалов, ученик И. П. Павлова, при изучении условных рефлексов с кожного анализатора обнаружил, что «очаги» возбуждения и торможения в коре могут быть строго разграничены. Он выработал чередующиеся положительные и отрицательные условные рефлексы на ряд касалок, приклеенных вдоль туловища собаки. При этом каждая нечетная касалка была положительной, а каждая четная — отрицательной. После того как касалки (начиная со второй и кончая восьмой) приобрели свое сигнальное значение, были испытаны остававшиеся до сих пор без применения первая и девятая касалки. Оказалось, что они вызвали положительный эффект с первого же применения, «с места», хотя находились в районе действия второй и восьмой касалок, т. е. отрицательных раздражений.

Дальнейшие исследования выявили другой интересный факт: каждая из впервые примененных касалок вызывала эффект в зависимости от того, была ли она четная или нечетная. Так, например, если были выработаны условные рефлексы на восемь касалок (каждая нечетная — положительная, а четная — отрицательная), то впервые испытанные девятая и одиннадцатая касалки вызывали условное слюноотделение, а десятая и двенадцатая оставались без ответа. На основании рассмотренных опытов И. П. Павлов пришел к выводу, что «кора полушарий должна представлять собой грандиозную мозаику, грандиозную сигнализационную доску. На этой доске постоянно остаются огромные запасы пунктов для образования новых сигнальных условных раздражителей, а кроме того, занятые ранее пункты более или менее часто подвергаются изменениям в их связях с разными деятельностями организма, в их физиологическом значении»<sup>1</sup>.

Вслед за открытием корковой мозаичности, образующейся довольно легко, в павловских лабораториях стали исследовать явления *корковой системности*. Этот феномен проявлялся в виде процесса объединения «пунктов» возбуждения и торможения, что представляло уже, говоря словами И. П. Павлова, «значительный нервный труд для животных». Так, в специальных экспериментах обнаружилось, что если у собаки долгое время применять одну и ту же систему рефлексов, а затем изменить в ней порядок следова-

<sup>1</sup> Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. IV. — С. 231.

ния раздражителей, то у некоторых животных возникает невротическое состояние, выражающееся в резком уменьшении, а затем исчезновении всех условных рефлексов. Вместе с тем если сохраняется постоянная система раздражителей, то животное способно решить очень трудную задачу.

Следующий пример иллюстрирует это положение. У собаки была выработана система из 6 слюнных условных рефлексов, следующих друг за другом через равные шестиминутные интервалы. Один из рефлексов был отрицательным, а остальные — положительными. После того как рефлексы были упрочены, в систему из раздражителей был введен новый агент, который применялся в течение опыта четыре раза. Он действовал каждый раз через 6 мин после какого-либо из условных раздражителей системы, но подкреплялся пищей только при четвертом применении. Выработка системы условных рефлексов протекала с большим трудом, что выразилось в сильном возбуждении животного и его отрицательном отношении к экспериментальной обстановке. В конечном счете эта система рефлексов все же была выработана: каждый из старых раздражителей по-прежнему вызывал условный рефлекс, а на новый агент следовал ответ только при его четвертом применении.

Таким образом, сигнальным признаком стало место этого агента в системе раздражителей, порядок его следования. Когда система стала прочной, было произведено превращение, или, как говорят в лаборатории, *«переделка» в новый стереотип*. Теперь, наоборот, первые три применения раздражителя сопровождали пищей, а четвертое нет. Животное снова бурно реагировало на необычное соотношение положительных и отрицательных раздражителей, но затем изменило свои реакции в соответствии с новым значением сигналов. В связи с тем что система, или стереотип, условных рефлексов может меняться в соответствии с системой раздражителей, само явление было названо *динамической стереотипией*.

Исследованием Э. А. Асратяна (ученик И. П. Павлова) было обнаружено, что лучшим способом выявления системности служит замена всего стереотипа раздражителей одним из агентов, входящих в него. Обычно при образовании динамического стереотипа чем сильнее раздражитель, тем больше условное слюноотделение (в соответствии с законом силы). Оказалось, что если стереотип раздражителей заменить одним из его компонентов, например светом, то этот слабый раздражитель вызывает не соответствующую ему величину условного рефлекса, а ту, которую вызывал замененный им раздражитель. Например, на месте дифференцировочного раздражителя другой сигнал останется либо без эффекта, либо слюноотделение будет незначительным. Стереотип рефлексов воспроизводится более отчетливо при замене системы сигналов слабым раздражителем. Объясняется это тем, что сильный агент не дает проявиться следам раздражений прежнего стереотипа. Кроме

того, Э.А. Асратян обнаружил, что применение условного раздражителя, не входящего в данный стереотип, но выработанного на базе того же безусловного рефлекса, также позволяет выявить системность в работе головного мозга. Интересно, что стереотипность может проявляться и по электроэнцефалографической характеристике функционального состояния мозга. Так, в лаборатории Л. Г. Воронина у кроликов, находящихся в экспериментальной камере, наблюдали появление, казалось бы, без всяких на то причин групп синхронизированных колебаний электрической активности мозга (рис. 4.7). Они стали возникать после того, как животное несколько раз участвовало в опытах с «навязыванием ритма» (стимуляция мелькающим светом). Очевидно, обстановка опыта, представляющая собой стереотип, систему раздражителей, неоднократно совпадавшая с мелькающим светом, ритм которого «навязывался» электрической активности головного мозга кролика, в дальнейшем стала условным сигналом этой реакции и вызывала ее даже в отсутствие специальных раздражений.

Несмотря на динамичность деятельности головного мозга, прочная система временных связей может сохраняться более или менее длительно, препятствуя образованию нового стереотипа реакции. Так, П. С. Купалов (ученик И. П. Павлова) обнаружил, что после выработки у собаки прочной системы рефлексов на чередующиеся положительные и тормозные раздражения касалками долгое вре-

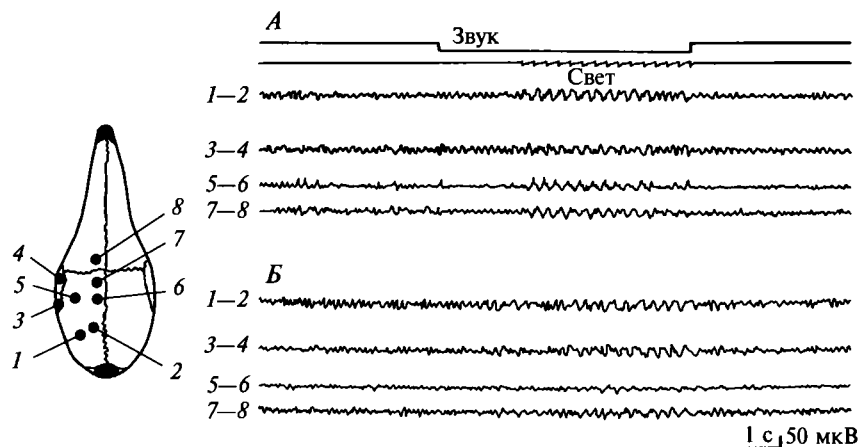


Рис. 4.7. Межсигнальная синхронизация электрической активности мозга кролика (по Л. Г. Воронину, 1965):

А — световой раздражитель, вызывающий наведенный ритм в ЭЭГ; Б — межсигнальная синхронизация в ЭЭГ; 1—2 — ЭЭГ зрительной области коры; 3—4 — ЭЭГ слуховой области коры; 5—6 — ЭЭГ кожно-кинестетической области коры; 7—8 — ЭЭГ двигательной области коры. Положение эпидуральных электродов показано на схеме

моя не удаётся выработать условный рефлекс на светящийся круг. После образования рефлекса круг воспроизводил старый стереотип, поочередно вызывая слюноотделение то меньшей, то большей величины.

Старый стереотип может восстановиться и тогда, когда после образования нового стереотипа в экспериментах сделан, например, 10-дневный перерыв. В павловских лабораториях было обнаружено, что после перерыва замена системы раздражителей одним агентом вызывала не адекватный ему эффект, как это было до перерыва, а в зависимости от места его применения в опыте. Другими словами, здесь воспроизводился старый стереотип условных рефлексов. Интересно, что растормозить старый стереотип может не только сильное возбуждение, но он восстанавливается и при развитии, например, сонного торможения. Из результатов приведенных экспериментов был сделан вывод, что реальным условным сигналом служит комбинация из внешнего агента и различных внутренних состояний нервной системы, приуроченных к определенному отрезку времени. Этим объясняется, почему условные рефлексы при стереотипном применении раздражителей образуются несколько легче, чем в том случае, когда промежутки времени между ними непостоянны.

Э. А. Асратян показал, что при стереотипном применении раздражителей положительный раздражитель, действующий перед дифференцировочным агентом, вызывает уменьшенный эффект. Этот феномен Асратян назвал «ретроградным» (обратным) торможением и объяснил его взаимоиндукционными отношениями стойких очагов возбуждения и торможения, возникающих при образовании стереотипа. Согласно его точке зрения, такие отношения проявляются даже в том случае, если действует только положительный раздражитель (в силу стереотипии). Явление «ретроградного» торможения наблюдали Л. Г. Воронин, Л. Н. Норкина и другие ученые при исследовании стереотипа двигательных условных рефлексов у обезьян: величина двигательного ответа на положительный условный раздражитель, примененный перед дифференцировочным, была несколько уменьшена, а латентный период увеличен. Часто раздражитель оставался без ответа. «Ретроградное» торможение условного рефлекса было быстропроходящим. Оно наблюдалось только в период становления стереотипа, затем проявлялось все реже и, наконец, совсем исчезало. Поэтому его трудно было связать с наличием стойких очагов возбуждения и торможения стереотипа. Л. Г. Воронин объясняет «ретроградное» торможение как следствие «генерализованного» условного рефлекса на интервал времени между раздражителями стереотипа и, в частности, времени действия дифференцировочного раздражителя. Повидимому, сначала, пока еще не наступила специализация условного рефлекса на время, торможение (действие тормозного сигнала

ла) возникает в широком временном диапазоне. После специализации условный рефлекс, на время «сливаясь» с рефлексом на специальный раздражитель, становится незаметным, «ретроградное» торможение исчезает. Это предположение находит подтверждение в характеристике условного рефлекса на время действия стереотипных раздражителей. По данным Э. А. Асратяна, по мере тренировки стереотипа условный рефлекс на время перестает проявляться, а главное значение приобретают наличные раздражители и порядок их объединения в систему.

Физиологические механизмы многих явлений обыденной жизни человека, которые называются привычками, навыками, могут быть поняты в свете экспериментальных данных павловской школы о динамическом стереотипе. Любой укрепившийся навык у человека в своей основе имеет систему временных связей, которая нарушается только после изменения условий ее образования. Каждый из нас может привести множество таких примеров из своей жизни. Например, если в комнате перенесли выключатель электросети с правой стороны от двери на левую, то в первый день человек протягивает руку к тому месту, где раньше был выключатель, но потом вспоминает, что перемена произошла еще вчера по его же просьбе. Прочность навыка и индивидуальные особенности человека определяют, как долго удержится привычка. Возможно, окажется достаточным одной такой ошибки, а может быть, пройдет еще некоторое время, пока простой навык изменится в соответствии с новыми обстоятельствами.

Разумеется, для переделки более сложных навыков и привычек, к тому же укоренившихся в силу многолетней тренировки, может потребоваться много времени, но в любом случае большое значение будут иметь индивидуальные особенности высшей нервной деятельности. Выработанные однажды стереотипы не исчезают полностью, они наслаиваются друг на друга, причем более старые системы временных связей затормаживаются новыми и в таком состоянии могут длительно сохраняться. Когда под влиянием каких-либо обстоятельств человек вспоминает давно забытое, это может быть объяснено в некоторых случаях растормаживанием прежде заторможенных временных связей. Последним примером может быть старческая память, при которой в силу возрастных изменений несколько ослабевает тормозной процесс, растормаживаются давно задержанные временные связи и человек начинает отчетливо вспоминать пережитое в детстве, когда-то давно приобретенные сведения, впечатления и т. п.

Ранее было показано, как в результате объединения отдельных двигательных актов создается цепь движений, а из цепей движений — сложная система. При этом в сложную систему могут включаться не только однородные, но и разнородные цепи двигательных рефлексов, например разнообразные пищеводобывательные реф-



лексы. Такого рода цепи движений легко объединяются, потому что в конечном счете они входят в единую систему пищевых рефлексов. Значительно труднее у одного и того же животного в одном и том же опыте образовать не связанные между собой разнородные рефлексы, например пищедобывательные и оборонительные. Эти реакции совмещаются с трудом, и для их размежевания требуются значительные усилия, потому что они целиком относятся к разным безусловным рефлексам. Объединение старых (упроченных) и новых (недавно выработанных) рефлексов или их комбинаций может происходить тогда, когда в новой экспериментальной ситуации вследствие эфферентной генерализации животное совершает уже выработанные движения и новые движения. Если при этом подкрепляется комбинация тех или других движений, то в итоге создается новая система рефлексов, куда входят и старые, и только что образовавшиеся временные связи. Данный процесс, обнаруживаемый в физиологических экспериментах в различных вариациях, часто называют *переносом опыта*.

Несомненно, что при образовании сложных условно-рефлекторных реакций у животных, а также при формировании трудовых, спортивных и других навыков у человека в новую систему действий включаются ранее выработанные временные связи, элементы прошлого опыта.

## ФИЛОГЕНЕЗ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Ученик И. П. Павлова выдающийся российский физиолог академик Л. А. Орбели (1882—1958) в 30-х годах XX в. определил задачи и методы эволюционной физиологии. Он выделил три направления в биологии, которые использовали эволюционный подход в физиологических исследованиях.

- *Зоофизиология* — описательная физиология отдельных видов животных.

- *Сравнительная физиология* из огромного материала зоофизиологии выбирает только определенные объекты и вопросы, «...дающие возможность сравнения, сопоставления и выяснения определенных закономерностей.» (Л. А. Орбели, 1956).

- *Эволюционная физиология* сравнивает то, что имеет место в различных условиях существования, но использует экспериментальный метод для того, чтобы понять, как формировались эти функции; эволюционная физиология использует материал сравнительной физиологии и данные о закономерностях онтогенетического развития.

Л. А. Орбели сформулировал *основной принцип эволюционной физиологии*: «Процесс эволюции идет не путем уничтожения старых функциональных отношений, а путем замены их новыми.» Следу-

ет подчеркнуть, что при исследовании закономерностей физиологии высшей нервной деятельности выявляются универсальные составляющие поведения и те особенности поведения, которые являются эволюционно специфичными.

*Сравнительно-физиологические исследования* высшей нервной деятельности показывают, что более развитая нервная система отличается и более сложной аналитико-синтетической деятельностью. Эксперименты выявили ряд основных видов простых и сложных временных связей — механизмов частных случаев приобретенного поведения животных. Вместе с тем надо признать, что представления об этих временных связях пока не объясняют многие из описанных естествоиспытателями случаев сложного поведения животных. Ученые, исследующие сложные формы поведения, часто бывают не удовлетворены рефлекторной теорией. К этой проблеме мы вернемся в последующих главах.

Как известно, каждый из современных классов животных проделал свой путь развития, сохранив только общие признаки, характеризующие его филогенетическую связь с другими классами, и общность происхождения. В силу экологических особенностей в пределах одного класса животных могут быть не меньшие различия, чем между классами. Поведение кишечнополостных, червей и моллюсков основано на выделении узкого диапазона интенсивностей действия немногих общих факторов, таких как температура и свет, и объединении их по принципу временных связей с пищевой или оборонительной деятельностью организма. Ко второму этапу филогенеза анализа и синтеза относится более сложная высшая нервная деятельность, подобная той, которой обладают современные рыбы, амфибии, рептилии и высшие беспозвоночные (например, насекомые, головоногие моллюски). На этом этапе эволюционного развития врожденный компонент поведения животных все еще играет значительную роль. Вместе с тем приобретенный условно-рефлекторный компонент их поведения усложняется, приобретая все возрастающее значение. Появляется, хотя и в простой форме, свойство нервной системы объединять отдельные раздражения в несложные функциональные комбинационные «центры». У рыб, амфибий и рептилий системы цепных реакций еще не сложные, но уже составляют значительную часть их поведения.

Уровень развития аналитико-синтетической деятельности у животных определенной группы обусловлен прежде всего уровнем развития свойств нервных процессов — их силой, устойчивостью, сбалансированностью, динамичностью. В классе млекопитающих особое место занимают обезьяны, в частности антропоиды. По аналитико-синтетическим механизмам высшей нервной деятельности человекообразные обезьяны резко выделяются из всего животного мира (к данной проблеме мы вернемся в гл. 17). С позиций

павловской школы, это основано на высоком развитии свойств нервных процессов, длительном удержании в нервной системе следов раздражений, возможности образования сложных временных связей из комбинации наличных и следовых раздражений. Условно-рефлекторный компонент поведения, выработавшийся в процессе индивидуальной жизни за счет простых и сложных временных связей, вместе с «основным фондом» высшей нервной деятельности — безусловными рефлексам, служит широкой базой для дальнейшего образования временных связей различной сложности. В силу развития механизмов анализа и синтеза сложных раздражений, высокой способности «запечатлеть» раздражения структурами головного мозга, благодаря длительности удержания следов этих раздражений, специализации анализаторов и их высокой интегративной деятельности у высших животных стало возможным приспособление к меняющимся условиям существования за счет сложных систем временных связей. Механизм условного рефлекса лежит в основе объединения очагов возбуждения. Благодаря такому объединению создаются *функциональные состояния* головного мозга. По этому же принципу осуществляются «запуск» определенной системы временных связей, рекомбинация более или менее сложных систем и образование на их базе новых временных отношений организма и среды.

У человека появляются совершенно уникальные свойства высшей нервной деятельности, которые И. П. Павлов обозначил как *вторую сигнальную систему* (см. гл. 17). В качестве совершенно нового сигнала у человека появляется слово. Павлов назвал слово «сигналом сигналов», имея в виду, что слово для человека в определенном смысле заменяет сигналы внешней среды. Таким образом, у человека формируется новый принцип сигнализации — «сигнал сигналов».

## ИНСТРУМЕНТАЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ

Условные рефлексы 1-го и 2-го рода (по Ю. Конорскому и С. Миллеру). Три принципа формирования поведения (по Ю. Конорскому). Понятие драйва и антидрайва. Подкрепление. Схемы пищевого и оборонительного условных рефлексов (по Ю. Конорскому). Различия между классическими и инструментальными условными рефлексами. Обратная условная связь (по Э. А. Асратяну). Локализация временной связи в мозге. Соотношение между классическим и инструментальным условными рефлексами.

Э. Торндайк — основоположник объективного исследования поведения животных. Закон эффекта. Закон упражнений. Дж. Уотсон — основоположник бихевиоризма. Теория «стимул — ответ». Б. Скиннер — оперантное обучение. Когнитивные карты, или латентное обучение. Трудности теории обучения по схеме «стимул — ответ».

### КЛАССИЧЕСКИЕ И ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫЕ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

В истории науки исследование инструментального обучения имеет более длительную историю, чем классического (павловского) обучения. Открытие инструментального обучения связывают с именами Э. Торндайка (конец XIX столетия) в Америке и В. М. Бехтерева (начало XX столетия) в России. Рассмотрим подход к инструментальному обучению, который был характерен для российских физиологических школ. Американское направление исследования инструментального обучения изложено ниже.

В конце 20-х годов XX столетия в лаборатории И. П. Павлова работали два польских физиолога — Ю. Конорский и С. Миллер. Они исследовали, как формируется условная двигательная реакция у собаки. Для этого к лапе собаки была привязана веревка, и в любой момент можно было поднять ее лапу. Формирующийся при этом условный двигательный рефлекс при пищевом подкреплении был назван Ю. Конорским и С. Миллером (1928) *условным рефлексом 2-го рода*, чтобы отличить его от классического условного рефлекса, или, по их терминологии, *классического условного*

*рефлекса 1-го рода.* Однако вскоре американские исследователи Е. Хилгар и Д. Маркес назвали условные рефлексы 2-го рода *инструментальными условными рефлексами.* Это должно было подчеркивать, что животное использует условно-рефлекторную реакцию как инструмент для получения подкрепления.

Ранее мы познакомились с классическим (ассоциативным) условным рефлексом. Этот рефлекс и тип обучения, основанный на нем, в мировой литературе часто называют «павловским» условным рефлексом, или обучением. Иногда даже противопоставляют тип обучения — классическое и инструментальное. Некоторые теоретики также считают, что эти два типа условных рефлексов имеют разные функциональные основы: классический условный рефлекс — это «ассоциация по смежности», тогда как инструментальный вырабатывается по *принципу «проб и ошибок».* И. П. Павлов первый сформулировал положение о том, что в основе образования любого условного рефлекса лежит *ассоциация.* Любая методика выработки условных рефлексов должна отвечать всем требованиям, которые необходимы для образования ассоциаций. Эти принципы были разобраны в предыдущих главах. Как справедливо замечает Э. А. Асратян, в основе принципа «проб и ошибок» также лежит принцип ассоциации, самым главным является *подкрепление* правильных ответов. По-видимому, существенное отличие классического условного рефлекса от инструментального состоит в том, что *подкрепление в классическом условном рефлексе производится независимо от условного ответа.*

Довольно быстро выяснилось, что образование инструментального условного рефлекса имеет иные характеристики, чем классического. Прежде всего отличается сама процедура образования (выработки) условного рефлекса. Для получения классического условного рефлекса необходимо сочетанное предъявление двух раздражителей — условного и безусловного, повторяющееся десятки или даже сотни раз. Для получения инструментального, например пищедобывательного, рефлекса достаточно нескольких подкреплений нужной двигательной реакции. Важным считают также то, что условная реакция в классическом условном рефлексе является копией безусловного подкрепляющего рефлекса. У павловских собак слюноотделение легко можно было получить в безусловном рефлексе. Как правило, в классическом и инструментальном условных рефлексах задействованы разные эффекторные системы: в первом — вегетативная, во втором — двигательная. В инструментальном обучении действует *принцип эффекта,* сформулированный еще Э. Торндайком: связь между ситуацией и реакцией организма со временем усиливается, если она вызывает удовлетворяющее животное состояние. Это же положение в терминах Ю. Конорского можно выразить следующими словами: инструментальный условный рефлекс основан на *драйве (биологических мотивациях),* тогда как классический условный рефлекс — на *консуматорных рефлексах (consumatory — прием пищи).*

## Принципы формирования поведения (по Ю.Конорскому)

Познакомимся с взглядами Ю.Конорского на обучение более подробно. Будем придерживаться концептуального подхода, другими словами, нас будут интересовать вопросы: «Как?» и «Почему?», но не «Где?».

Приобретенное поведение животных и человека основывается, согласно взглядам Ю.Конорского, на трех принципах:

- 1) интеграция сенсорного притока происходит за счет формирования гностических (перцептивных) нейронов (рис. 5.1, А);
- 2) образование временной связи между центрами условного и безусловного сигналов основано на принципе *ассоциаций*, или образовании временной связи между различными группами гностических нейронов (рис. 5.1, Б);
- 3) в определенных условиях организм может обеспечить себя также новыми *стимул-объектами*, а следовательно, и новым восприятием посредством выполнения двигательного акта; в этом случае мы получаем инструментальный (двигательный) условный рефлекс (рис. 5.1, В).

Из схем, приведенных на рис. 5.1, видно, что между принципами ассоциативного и инструментального обучения имеет место определенное различие. В соответствии с принципом ассоциативного обучения (по Ю.Конорскому) происходит установление временной связи между гностическим нейроном ГН<sub>1</sub>, активируемым соответствующим стимул-объектом, и гностическим нейроном ГН<sub>2</sub>, который активируется именно этой связью в отсутствие стимул-объекта. В результате этого вызывается воспроизведение образа, а не восприятие стимул-объекта.

При функционировании мозга в соответствии с принципом инструментального обучения активируется ГН<sub>2</sub>. Это производится самим стимул-объектом, вызванным двигательным актом (ДА), и поэтому имеет форму действительного восприятия. Таким образом, идея Конорского состоит в том, что животное с помощью разнообразных движений («пробы и ошибки») активно (!) занято поиском стимул-объекта (ищет пищу или избегает опасности и пр.).

Известно, что при обсуждении этой проблемы была высказана отличная точка зрения, связанная прежде всего с именем Э.А.Асратяна. Интерпретация механизма двигательного условного рефлекса в терминах павловской физиологии подробно была описана в гл. 4.

По мнению Ю.Конорского, между тремя принципиальными схемами (формирование гностических нейронов, образование ассоциации между двумя гностическими нейронами и активный поиск стимул-объекта) существуют феноменологические различия, но их нельзя считать совершенно независимыми друг от друга.

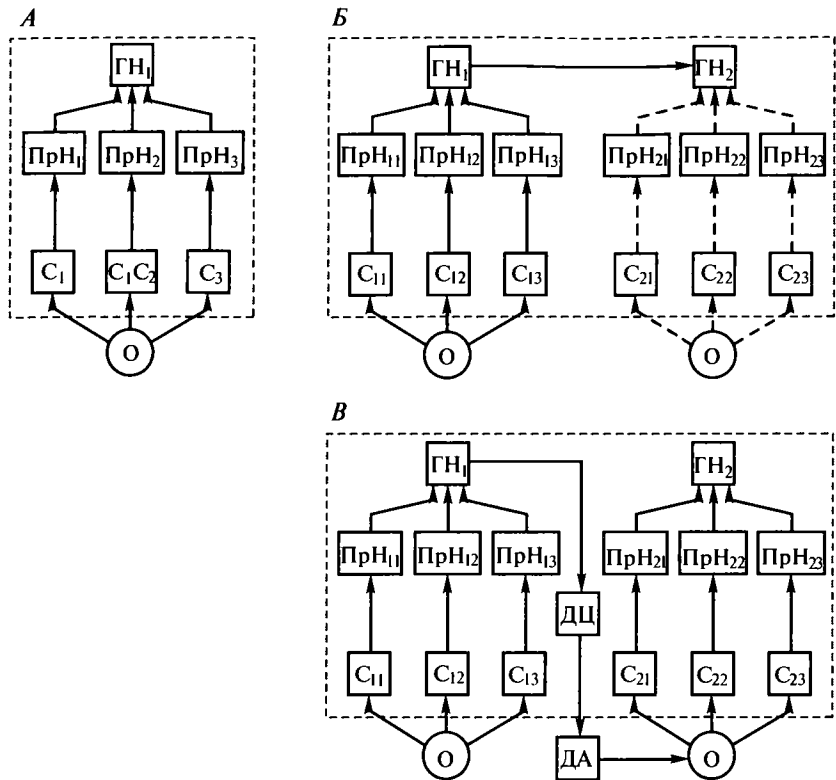


Рис. 5.1. Схема, иллюстрирующая три принципа пластичности функций центральной нервной системы (по Ю. Конорскому):

*А:* принцип (1) — интеграция сенсорного притока; *Б:* принцип (2) — межсенсорные ассоциации (включая классические условные рефлексы); *В:* принцип (3) — инструментальные условные рефлексы;  $O$  — стимул-объект;  $C_1C_2C_3$  и т.д. — его элементы на рецепторной поверхности;  $\text{Пр}H_1$ ,  $\text{Пр}H_2$ ,  $\text{Пр}H_3$  и т.д. — воспринимающие нейроны проекционных зон коры;  $\Gamma H_1$ ,  $\Gamma H_2$  — нейроны представительства стимул-объектов в соответствующих гностических полях коры;  $\text{ДЦ}$  — двигательный центр;  $\text{ДА}$  — двигательный акт. Сплошными линиями обозначены межнейронные связи (или причинные связи), которые в данный момент активны; пунктирными — межнейронные связи, не активные в данный момент

Так, принцип (1) можно считать идентичным принципу (2), поскольку его можно рассматривать как распространение принципа ассоциации (1) на полимодальную интеграцию. Принцип (3) можно рассматривать как образование ассоциаций между экстероцептивными и кинестетическими нейронами (см. также гл. 4).

Опишем *принцип образования гностических нейронов*. В 50-е годы XX в. Ю. Конорский сформулировал выше описанные принципы в достаточной степени умозрительно. В основном он ссылаясь на давно

известные феномены целостного восприятия зрительных образов, например на известные зрительные иллюзии. На рис. 5.2 приведена одна такая иллюзия, которую цитировал Ю. Конорский (1970). Наблюдатель мгновенно, часто для себя неожиданно, переходит от восприятия одной фигуры к другой (портрет старухи или молодой женщины). Достижения нейрофизиологии последних десятилетий позволили привести новые доказательства в пользу гипотезы образования гностических нейронов. У обезьян, например, описаны реакции нейронов в нижней височной коре при предъявлении фигур человека и близких по форме объектов (см. гл. 14).

Ю. Конорский разделяет рефлексы по биологическому значению на *сохранительные* и *защитные*. *Рефлекторным центром* он считает совокупность нейронов, связанных с данным рефлексом, независимо от их местоположения в нервной системе. К *исполнительным* безусловным рефлексам Конорский относит рефлексы устранения раздражителя, наступательные рефлексы, рефлексы нацеливания, к *подготовительным* безусловным рефлексам — рефлексы голода (состояние голода), рефлексы страха (состояние страха), поисковые рефлексы (подготовительная исследовательская деятельность).

Система подготовительных рефлексов состоит из двух реципрокно взаимодействующих подсистем, одна из которых вызывает определенную активность, а другая подавляет ее. Ю. Конорский



Рис. 5.2. Психологический тест «моя жена и моя теща»



вводит понятие *драйва* (от англ. drive — двигать, приводить в действие), под которым понимает первичные процессы, контролируемые основные виды подготовительной активности организма. Те виды поведения, которые связаны с этими процессами, он называет *драйв-рефлексами* — субъективные переживания, связанные с определенными видами драйвов, *эмоциями*. За удовлетворением драйва следует состояние *антидрайва*. Состояния, связанные с драйвами и антидрайвами, называют *мотивационными состояниями*. Структуры мозга, обеспечивающие эти состояния, называют *мотивационной системой* головного мозга (физиология мотиваций рассмотрена в гл. 8).

Мотивационная система Ю. Конорским противопоставляется *гностической системе*. Эти две системы мозга — мотивационная и гностическая — обслуживаются разными мозговыми структурами, разными рецепторами и различаются симптомами поражения и реакциями на электрическую стимуляцию данных мозговых структур. Таким образом, по Конорскому, все приобретенное поведение животных можно разделить по биологической роли на *сохранительное* и *защитное*, а по последовательности осуществления — на *подготовительное* и *исполнительное*.

## Подкрепление

Одна из центральных проблем физиологии высшей нервной деятельности — физиологический механизм *подкрепления*. Известно, что И. П. Павлов подчеркивал важность последовательности применения сигналов — условного и безусловного (см. гл. 2). По Ю. К. Конорскому, подкрепляющим является только тот раздражитель, который ведет к установлению условного ответа и в дальнейшем поддерживает этот ответ. Такое определение имеет операциональный смысл и не ведет к пониманию физиологического механизма. Для более полного прояснения позиции Конорского разберем несколько примеров из его монографии «Интегративная деятельность мозга» (1970).

Согласно Ю. Конорскому, *пищевой условный рефлекс* является *исполнительным рефлексом*, а *голод* — *подготовительным*. Условный рефлекс на пищу представляет собой ассоциацию между раздражителем любой модальности и вкусовым раздражением. Индикатором образования классического пищевого условного рефлекса является выделение слюны. Как уже описывалось ранее, выработка рефлекса состоит в последовательном предъявлении индифферентного раздражителя и пищи с частичным перекрытием (1—2 с). Впоследствии этот интервал удлиняют до 10—20 с. Образование ассоциации, по Конорскому, возможно только при условии неспецифического облегчающего влияния драйва голода. Голод ак-

тивирует вкусовой и обонятельный анализаторы, и это вызывает *appetuit*. Подтверждением справедливости этого заключения является то, что у недостаточно голодной собаки практически невозможно выработать пищевой условный рефлекс.

Разберем подробно *стадии формирования* пищевого условного рефлекса (рис. 5.3). Сочетание раздражителя с предъявлением пищи в первую очередь вызывает образование условного рефлекса голода. Только позже он постепенно переходит в условный рефлекс на пищу. Это можно было предвидеть, зная, что драйв (состояние организма) голода создает прямую активацию неспецифической (ретикулярной) системы головного мозга. Ее возбуждение сразу же используется мозгом для образования ассоциации между условным сигналом и драйвом. Образование условного рефлекса на пищу происходит только на второй стадии его выработки, поскольку для формирования этого рефлекса необходимо облегчающее влияние со стороны драйва голода.

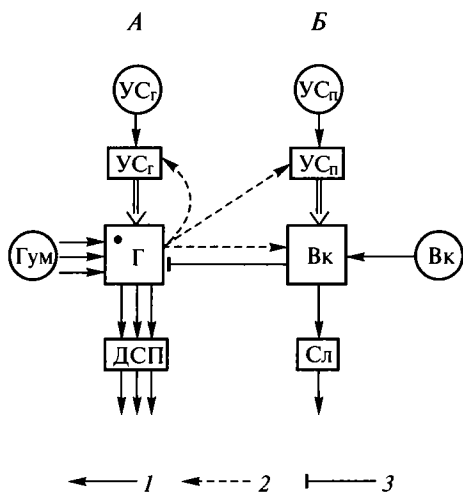


Рис. 5.3. Блок-схема условного рефлекса голода (А) и исполнительного условного рефлекса на пищу (Б) и их взаимоотношения (по Ю. Конорскому, 1970):

1 — врожденные возбуждающие связи; 2 — врожденные облегчающие связи; 3 — врожденная тормозная связь; Г — система голода; ДСП — двигательная система поведения; Гум — гуморальный раздражитель; УСГ — условный сигнал голода; Вк — пищевая вкусовая система; Сл — слюноотделение; УСП — условный сигнал пищи. А: центр голода активируется совместным воздействием гуморальных факторов и условного сигнала; активация центра вызывает активацию двигательной системы поведения, вкусового анализатора и анализаторов условных сигналов голода и пищи; Б: безусловное раздражение — ощущение вкуса пищи (Вк), или условный сигнал пищи, — вызывает слюноотделение. Оба раздражителя тормозят систему драйва голода. Квадраты и прямоугольники — обозначение центров, кружки — раздражителей

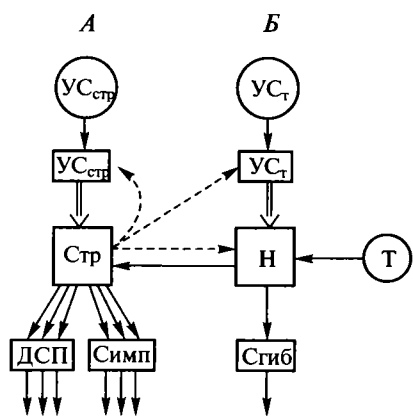
Таким образом, выработка пищевого условного рефлекса по обычной методике состоит из двух различных, но тесно взаимосвязанных событий. Во-первых, образуются связи между гностическими нейронами, активность которых отражает элементы экспериментальной обстановки, и нейронами представительства драйва голода. Эти связи порождают условный рефлекс голода. Его признаками являются беспокойство животного, повышение чувствительности к внешним, особенно вкусовым раздражителям. Например, сигналы пищи (запах, звон столовых приборов и пр.) вызывают «голодные» сокращения желудка. Во-вторых, формируются связи между гностическими нейронами представительства условного сигнала и нейронами представительства вкуса пищи, используемой для подкрепления. Собственно эти связи и порождают условный рефлекс на пищу, включающий в себя слюноотделение и подавление «голодных» сокращений желудка.

В противоположность беспокойству, возникающему при действии условного сигнала голода, условный сигнал пищи вызывает почти полную неподвижность животного и сосредоточение его внимания на кормушке. Преобладание того или иного типа ответа зависит от методики эксперимента, а также от индивидуальности животного (типа высшей нервной деятельности). Если эксперименты по выработке пищевого условного рефлекса проводятся стереотипно, с постоянными достаточно длинными интервалами между сочетаниями, то в этих интервалах развивается сильный условный анти драйв-рефлекс — собака становится все спокойнее и может заснуть. И. П. Павлов называл такую реакцию «*угашением с подкреплением*», и она привела его к мысли, что любой раздражитель при повторении превращается в тормозной сигнал. Это явление в свое время было бичом павловских лабораторий. Изложенные положения иллюстрируются схемой на рис. 5.3.

Следующий пример — формирование *оборонительного условного рефлекса*. Болевой раздражитель вызывает одновременно фазическую (быструю) исполнительную реакцию и тоническую (затянутую) реакцию страха, которая по длительности превосходит время действия раздражителя. Ввиду этого условный рефлекс не оказывается в антагонистическом отношении к соответствующему драйву, как при пищевом условном рефлексе, а может проявляться одновременно (рис. 5.4).

Рассмотрим формирование оборонительного условного рефлекса на удар электрического тока по лапе собаки. В этом случае, по мнению Ю. Конорского, устанавливаются два рода связей: (1) связи между гностическими нейронами, воспринимающими боль, и (2) связи между теми же гностическими нейронами и нейронами, воспринимающими страх. Связи (1) обеспечивают осуществление условного рефлекса на удар тока, который, как известно, проявляется либо в отдергивании лапы, либо в виде «замирания».

Рис. 5.4. Блок-схема условного рефлекса страха (*A*) и исполнительного условного рефлекса на удар тока (*B*): Стр — система страха; ДСП — двигательная система поведения; Симп — симпатическая система; УС<sub>стр</sub> — условный сигнал страха; Н — ноцицептивная система; Сгиб — сгибание ноги; УС<sub>Т</sub> — условный сигнал удара тока (Т). *A*: центр страха активируется либо ударом тока (Т), либо условным сигналом; его активация вызывает активацию двигательной системы поведения, симпатической системы и соматического анализатора; *B*: болевое условное и безусловное раздражения вызывают сгибание конечностей; оба они активируют систему страха



В лабораториях И. П. Павлова широко применяли оборонительные пищевые условные рефлексы, подкреплением в которых служило вливание в рот собаки раствора кислоты (обычно слабый раствор соляной кислоты). Этот метод оказался удобным потому, что эффекторной реакцией было слюноотделение, как и при пищевом условном рефлексе. Но по классификации Конорского оборонительное слюноотделение следует отнести к защитным, а не к сохранительным рефлексам, как это имеет место в пищевом условном рефлексе. В кислотном условном рефлексе отношения между исполнительным рефлексом и драйв-рефлексом такие же, как и при описанном выше оборонительном рефлексе на удар тока по лапе. Так, если кислота сильно разбавлена, она гонит слюну, но оборонительный рефлекс не вырабатывается. Ю. Конорский объясняет это недостаточной силой драйва страха, вызываемого безусловным агентом. Слишком большая концентрация кислоты вызывает ожог слизистой, животное становится беспокойным, а слюноотделение подавляется. Отсюда делается вывод, что для успешной выработки условного оборонительного рефлекса необходимо правильно подобрать силовые соотношения между условным рефлексом страха и условным рефлексом на кислоту.

Таким образом, все типы оборонительных рефлексов (на удар тока, кислоту и пр.) можно анализировать исходя из предпосылки, что они состоят из двух относительно независимых рефлексов: условного драйв-рефлекса страха и исполнительного условного рефлекса. Первый условный рефлекс формируется в результате образования связи между нейронами данного анализатора и нейронами лимбической системы головного мозга, от которых зависит чувство страха. Эта связь является общим компонентом всех оборонительных условных рефлексов. Исполнительный же услов-

ный рефлекс формируется путем установления связи между нейронами условного сигнала и нейронами безусловного агента, специфичного для данного вида подкрепления. Характер данного оборонительного рефлекса зависит от соотношения интенсивностей обоих его компонентов. И хотя исполнительный условный рефлекс «питается» условным рефлексом страха, всегда существует какой-то оптимальный уровень силы последнего, при котором исполнительный условный рефлекс сохраняется и проявляется наиболее эффективно.

Напомним, что в основе своей концепции Ю. Конорский положил три принципа. *Принцип интеграции сенсорного притока (1)*, или принцип формирования перцептивных гностических нейронов, проявляется уже на нижних этажах мозга, но достигает своего высшего развития в гностических полях коры в форме *принципа ассоциаций (2)*, или образования временных связей между различными группами гностических нейронов. И наконец, *организм обеспечивает себя новыми стимул-объектами (3)*, а следовательно, и новыми восприятиями посредством выполнения движений. По мнению Ю. Конорского, существуют большие различия между принципами (2) и (3). В соответствии с принципом (2) устанавливается связь между двумя группами гностических нейронов, активируемых соответствующим стимул-объектом, и гностическими нейронами, которые активируются этой связью в отсутствие стимул-объекта, тогда как, согласно принципу (3), животное активно ищет стимул-объект.

## **Механизм образования инструментального рефлекса**

В проведенных ранее исследованиях уже стало ясно, что движение (Д), вызванное любым способом (пассивным подъемом лапы или «поддавливанием» нужных движений), всегда сопровождается проприоцептивным раздражением ( $P_{пр}$ ), которое сообщает головному мозгу о характеристиках движения. В результате этого при подкреплении пищей или болевым стимулом комплекса ( $P_{вн} + P_{пр}$ , где  $P_{вн}$  — внешний сигнал,  $P_{пр}$  — сигнал от проприорецепторов мышц) в ответ на него вырабатывается пищевой или оборонительный условный рефлекс 1-го рода. По правилам образования условных инструментальных рефлексов внешний раздражитель ( $P_{вн}$ ), за которым следует движение (Д), подкрепляется, тогда как в одиночку ни раздражитель, ни движение не подкрепляются. Другими словами, с точки зрения классического условного рефлекса вырабатывается дифференцировка между комплексом ( $P_{вн} + P_{пр}$ ), который подкрепляется, и его компонентами  $P_{вн}$  и  $P_{пр}$ , которые не подкрепляются при предъявлении их по отдельности. Вследствие этого  $P_{вн}$  и  $P_{пр}$ , действующие в одиночку, становятся тор-

мыми (отрицательными) условными раздражителями, тогда как составленный из них комплекс становится возбуждающим (положительным) условным раздражителем (см. гл. 4).

Как классические (павловские), так и инструментальные условные рефлексы подчиняются одним и тем же закономерностям: угасают при неподкреплении (угасательное торможение), могут самопроизвольно восстанавливаться, к ним можно выработать дифференцировку. Однако между ними существуют и определенные различия. Двигательный условный акт укрепляется или подавляется в зависимости от того, является ли подкрепляющий агент привлекающим или отвергаемым. Напротив, схема формирования классического условного рефлекса всегда одинакова независимо от характера подкрепления. Условная реакция слюноотделения в значительной мере сходна с безусловной реакцией на подкрепляющий пищевой раздражитель в отличие от инструментального условного рефлекса.

Существенным является то, что при выработке классического условного рефлекса подкрепление (например, пищей) производится независимо от того, произошла или не произошла условная реакция (в лабораториях И. П. Павлова — отделение слюны). При выработке инструментального условного рефлекса субъект (например, собака) производит активный поиск подкрепления (например, пищи).

## **Закон физиологической силы условных раздражителей**

Специального рассмотрения заслуживает проблема, сформулированная И. П. Павловым как *закон силы условных раздражителей*. Этот закон не выявляется при достаточно коротком интервале между условным раздражителем и безусловным сигналом или когда эксперименты проводятся на фоне сильного драйва (например, голода). Ю. Конорский отмечает, что в таких условиях величина условного ответа уже максимальна. Закон силы отчетливо проявляется в опытах с классическими пищевыми условными рефлексами и легче всего демонстрируется на умеренно голодных животных при 10—20-секундном изолированном действии условного раздражителя. Исследования слюноотделительных рефлексов показали, что связь между характеристиками условного сигнала и величиной условно-рефлекторного ответа можно свести к следующему:

- при прочих равных условиях более сильный раздражитель (имеется в виду его физиологическая сила) вызывает более сильный условно-рефлекторный ответ;
- условные сигналы, интенсивность которых меняется, вызывают более сильный ответ, чем монотонные условные сигналы, а ритмические условные сигналы действуют сильнее, чем постоянные;

• звуковые условные сигналы обычно вызывают более сильные условно-рефлекторные ответы по сравнению со зрительными или тактильными (напомним, что основными животными в экспериментах павловских лабораторий были собаки).

Такое обилие факторов, влияющих на выраженность условных рефлексов, позволяет легко объяснить, почему величина даже прочных рефлексов варьирует в широких пределах раз от раза или день ото дня.

Для получения устойчивых условных ответов в слюнных условных рефлексах очень важно правильно подобрать величину подкрепления мясо-сухарным порошком. Если обычную порцию порошка, равную 50 г, постепенно уменьшать до 20, 10 и 5 г, то условно-рефлекторное слюноотделение также уменьшается и может прекратиться. Напротив, увеличение порции порошка свыше 50 г не увеличивает силу условных рефлексов. Однако если два условных рефлекса подкреплять, например 20 и 50 г мясо-сухарного порошка, то условный сигнал, на который подается больше пищи, вызывает и больший условный рефлекс. Ю. Конорский это объясняет тем, что при очень маленьких порциях пищи (подкрепления) ее поедание длится всего несколько секунд и условный сигнал делается сигналом не только начала действия безусловного агента, но и его окончания. Вследствие этого условный рефлекс оказывается суммой двух противоположных по направлению рефлексов и его величина постепенно убывает. При сокращении порции пищевого подкрепления у собак в павловских лабораториях даже развивался невроз. С другой стороны, если порция пищи велика и ее поедание занимает длительное время (более 30 с), то момент прекращения действия безусловного агента оттягивается во времени и двойственный характер условного сигнала не проявляется. Пищевое поведение человека подчиняется той же закономерности (вспомните, как трудно оторваться от орешков — хочется съесть еще и еще один).

## **Последовательность условного и безусловного раздражителей**

Одна из проблем, которая обсуждалась со времен И. П. Павлова, — роль последовательности условного и безусловного раздражителей в образовании условного рефлекса. Было хорошо известно, что для успешного образования временной связи условный (индифферентный) сигнал должен предшествовать безусловному подкрепляющему агенту (см. гл. 2). По мнению Ю. Конорского, необходимым условием образования любой ассоциации является то, «что импульсы от группы передающих нейронов приходят к группе принимающих нейронов именно в тот момент, когда эти пос-

ледные активируются из другого источника. Наиболее сильное возбуждение данных нейронов происходит в начале их раздражения, поэтому оптимальный момент установления синаптических контактов наступает тогда, когда импульсы из передающих нейронов приходят в начале действия безусловного агента» (Ю. Конорский, 1970. С. 232).

Вместе с тем сейчас хорошо известно, что если индифферентный раздражитель будет применяться после окончания действия безусловного раздражителя, то между ними также вырабатывается слабый и нестойкий условный рефлекс. Исследование этого вопроса привело Э. А. Асратяна к выводу, что помимо «прямой» условной связи (от центра условного раздражителя к центру безусловного раздражителя) образуется также связь в обратном направлении. В качестве примера приведем данные М. Е. Варги и Я. М. Прессман (1961). В опытах на собаках они применяли два раздражителя:  $P_1$  — пассивное сгибание задней лапы, подавляющее ЭМГ мышц-разгибателей, и  $P_2$  — струю воздуха, направленную в глаз и вызывающую мигание. Если первым в сочетаниях подавался  $P_1$ , то вырабатывался регулярный и прочный мигательный условный рефлекс. Если же первым был  $P_2$ , то вырабатывался стабильный условный рефлекс в виде подавления биоэлектрических потенциалов мышцы, опускающей веко. Однако кроме прямой временной связи, функционирующей в направлении от первого ко второму раздражителю, во всех экспериментах обнаруживалась также *обратная временная связь*, действующая от второго раздражителя к первому.

## Локализация временной связи

И. П. Павлов считал, что именно новая кора является тем местом, в котором формируется временная связь. Проблема образования условных рефлексов у декортицированных животных имеет длинную историю. Одним из первых этой проблемой в павловской лаборатории занимался Г. П. Зеленый, показавший, что у декортицированных животных также образуются условные рефлексы. Как выяснилось, оборонительные условные рефлексы вырабатываются у декортицированных кошек и собак (следует особенно упомянуть, что базальные ганглии при этом должны быть сохранены) или могут спонтанно восстанавливаться, или их легко выработать повторно. Выражаясь в терминах своей концепции, Ю. Конорский пишет, что «...исполнительный условный рефлекс на удар тока исчезает, тогда как условный драйв-рефлекс страха ... сохраняется и даже, по-видимому, не нарушается. ...Оказывается возможным образование грубой дифференцировки между несхожими раздражителями» (Ю. Конорский, 1970. С. 235).



Результаты по пищевым условным рефлексам у декортицированных животных были сходными с вышеприведенными данными по инструментальным рефлексам: в ответ на пищевой условный сигнал собака проявляет реакцию поиска пищи (облизывается, повизгивает и пр.) и довольно быстро обучается подходить к кормушке. И в этом случае, отмечает Ю. Конорский, условный драйв-рефлекс голода проявляется более отчетливо, чем условный исполнительный рефлекс. При этом также формируется преимущественно рефлекс голода, а не полноценный пищевой условный рефлекс.

При удалении только части новой коры, например зоны слухового анализатора, собаки продолжали реагировать на слуховые сигналы и сохраняли способность к образованию положительных условных рефлексов на эти сигналы, однако различение сложных звуков было при этом глубоко нарушено. Обширные разрушения в области коркового конца зрительного анализатора приводят к исчезновению предметного зрения, но формирование условных рефлексов на изменения общей освещенности сохраняется. Из приведенных данных можно сделать вывод, что восприятие соответствующих раздражителей резко нарушено (или даже невозможно), но на основе возникших в головном мозге процессов возбуждения (торможения) возможно образование новых условных рефлексов. Отсюда следует, что гностическая и ассоциативная функции могут частично осуществляться и вне коры. Возможно, что первым «кандидатом» на роль такой структуры будут полосатые тела, которые И. П. Павлов называл «ближайшей подкоркой». В соответствии с некоторыми современными данными полосатые тела можно рассматривать как большую мультисенсорную систему.

Для понимания физиологического механизма условного рефлекса необходимы знания о *структуре центров безусловных рефлексов*. Революцию в представлениях о функционировании безусловных рефлексов внесли исследования лимбических структур головного мозга (подробнее см. в гл. 8). Известно, что все состояния организма, определяемые как драйв (голод, жажда и т. п.), имеют собственные центры в гипоталамусе и лимбической системе. Эти центры анатомически не совпадают с центрами исполнительных рефлексов. Сейчас очевидно, что каждый классический условный рефлекс состоит из двух дуг: одной — идущей от гностических нейронов, воспринимающих условный раздражитель, к нейронам, воспринимающим безусловный агент, и другой — идущей от нейронов условного раздражителя к соответствующим нейронам лимбической системы. По Ю. Конорскому, первый условный рефлекс обозначается как исполнительный рефлекс, а второй — как драйв-рефлекс, или эмоциональный условный рефлекс.

Второй революционный момент связан с именем американского невролога Г. Мэгуна. Речь идет об открытии им *неспецифической (ретикулярной) активирующей системы* головного мозга. Исследо-

вания, которые были выполнены по этой проблеме, впервые предоставили прямые нейрофизиологические доказательства активации обширных областей коры больших полушарий из структур мозгового ствола (некоторые детали этой проблемы рассмотрены в последующих главах).

## **Роль драйва в формировании инструментального условного рефлекса**

Один из главных эффектов возбуждения драйв-центров — активация афферентных и двигательных систем. Это проявляется, в частности, в двигательном возбуждении. По Ю. Конорскому, если возбуждение какого-то драйв-центра совпадает с возбуждением двигательного центра, контролирующего выполнение данного движения, создаются условия для формирования между ними ассоциации. При этом утверждается, что в такой ассоциации участвует афферентная, но не эфферентная часть двигательного акта, а именно кинестетические нейроны, определяющие паттерн данного движения.

Разберем подробнее процесс образования условного инструментального рефлекса. Опыт начинается с помещения голодного животного в экспериментальную камеру. В этой ситуации устанавливается условный рефлекс голода, относящийся к классическим рефлексам, т. е. рефлексам 1-го рода (по Ю. Конорскому). Благодаря ему животное, повторно помещенное в эту же обстановку, проявляет признаки голода, в частности двигательное беспокойство. Предположим, что животное выполняет «спонтанно» или в ответ на сигнал серию движений  $D_1, D_2, D_3$  и т. д., но подкрепляется только движение  $D_i$ , т. е. только после этого движения следует пищевое подкрепление. В результате возникает ассоциация между движением  $D_i$  и драйвом голода. Те движения, которые не подкрепляются пищей (т. е. не ведут к утолению голода), подвергаются ретроактивному торможению, вызванному последующими движениями. Движение  $D_i$ , которое подкрепляется пищей, вызывает антидрайв голода, подавляющий драйв голода. Если движение  $D_i$  повторно сопровождается пищей, то между центром голода и центральным представительством этого движения формируются связи. В результате голодное животное будет выполнять именно это движение ( $D_i$ ). Описанную ситуацию иллюстрирует рис. 5.5.

Для оборонительного условного рефлекса также можно провести подобное рассуждение. Предположим, внешний раздражитель ( $P_{вн}$ ) сопровождается отвергаемым безусловным раздражителем (например, ударом тока по лапе, струей воздуха на роговицу глаза и пр.). После нескольких сочетаний  $P_{вн}$  становится условным сигналом, т. е. его применение вызывает условно-рефлекторный драйв страха. Животное становится беспокойным и совершает ряд дви-

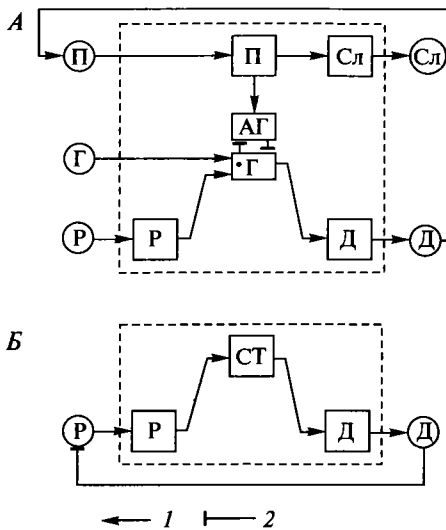


Рис. 5.5. Блок-схема дуги инструментального условного рефлекса (по Ю. Конорскому, 1970):

*А* — пищевой инструментальный условный рефлекс; *Б* — оборонительный инструментальный условный рефлекс. Кружками обозначены периферические структуры (рецепторы и эффекторы); квадратами — центральные структуры. 1 — причинная положительная связь (внутри ЦНС — возбуждающую связь); 2 — отрицательная причинная связь (внутри ЦНС — тормозную связь); Р — рецептор и центр условного раздражителя; Г — рецептор и центр драйва голода; АГ — центр антидрайва голода; СТ — центр драйва страха; П — рецептор и центр поедания пищи; Д — центр и эффектор инструментального двигательного акта; Сл — центр и эффектор слюноотделения. Центр антидрайва страха не обозначен, поскольку для ослабления страха достаточно прекращения действия условного сигнала

жений. Если одно из этих движений будет сопровождаться прекращением действия внешнего раздражения, то драйв страха ослабевает или исчезает. При этом создаются условия для закрепления ассоциации между драйвом страха и данным движением, тогда как ассоциации его с другими движениями подвергаются ретроградному торможению. Из предлагаемой модели Ю. Конорский выводит следствия:

- 1) образование инструментального рефлекса происходит только на фоне драйва;
- 2) выполнение заученного движения сопровождается снижением драйва;
- 3) уже сформированный инструментальный ответ проявляется только при наличии соответствующего драйва, причем его интенсивность пропорциональна силе драйва;
- 4) удовлетворение драйва сопровождается прекращением заученного движения.

## **Соотношение между ассоциативными и инструментальными условными рефлексам**

Хорошо известны трудности переделки классического условного пищевого рефлекса в инструментальный. Было показано, что такая переделка для собаки намного труднее, чем образование инструментального рефлекса на новый раздражитель. Условный сигнал 2-го рода, переделанный из условного сигнала 1-го рода, в течение долгого времени остается более слабым, чем условный сигнал 2-го рода, который был таковым с самого начала. Более того, угашение условного рефлекса на первоначально условный сигнал 2-го рода происходит значительно труднее, чем угашение рефлекса на переделанный сигнал. Ю. Конорский предлагает следующее объяснение. Данный раздражитель вызывает антидрайв голода, который задерживает образование условного драйв-рефлекса, контролирующего данный инструментальный ответ. Если условный рефлекс 1-го рода частично тормозится неподкреплением (когда заученное движение не выполняется), то условный драйв-рефлекс возрастает. Однако позже при пищевом подкреплении того условного сигнала, который вызывал движение, условный рефлекс на пищу восстанавливается и опять начинает мешать выполнению движения. Вместе с тем первоначальный условный рефлекс 2-го рода не всегда является чистым драйв-рефлексом голода. В действительности при прочно выработанной инструментальной реакции каждое предъявление условного сигнала регулярно сопровождается пищей, что усиливает тенденцию этого раздражителя стать условным сигналом исполнительного рефлекса.

Таким образом, становится ясно, что при обычной выработке инструментальных рефлексов условный драйв-рефлекс голода и условный исполнительный рефлекс «смешиваются» друг с другом в различных соотношениях; преобладание одного из них зависит от характера первоначальной методики и от некоторых других обстоятельств. Эти взаимоотношения схематично представлены на рис. 5.6.

Известно, что пищевой классический рефлекс, измеряемый величиной слюноотделения, очень чувствителен к неподкреплению и требует дачи пищи практически при каждой пробе. Напротив, инструментальный пищевой условный рефлекс можно подкреплять не в каждой пробе. Более того, хорошо известно, что если требуется длительная «работа» животного, применяют именно «частичное» подкрепление. Как уже говорилось выше, успешность выработки исполнительного пищевого условного рефлекса определяется величиной порции пищи, подаваемой при каждом подкреплении: если порции пищи малы, рефлекс становится слабым или вообще не возникает. Опыт павловских лабораторий свидетельствует, что для успешной выработки условных рефлексов

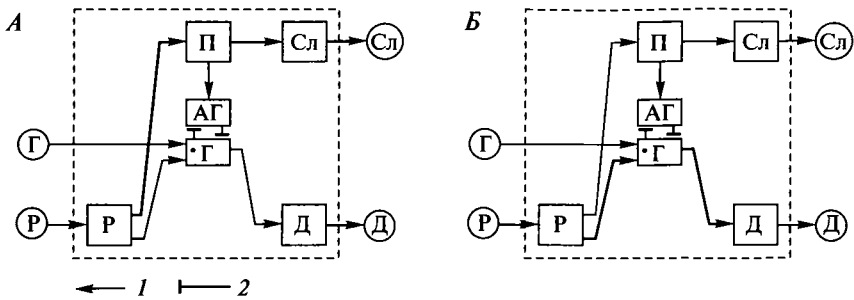


Рис. 5.6. Смешанная дуга условных рефлексов 1-го (классического) и 2-го (инструментального) родов (по Ю. Конорскому, 1970):

А — преобладание связей условного рефлекса 1-го рода; Б — преобладание связей условного рефлекса 2-го рода; 1 — прочные связи; 2 — слабые связи. Остальные обозначения, как на рис. 5.5

межсигнальный интервал должен составлять несколько минут (4—5 мин). В отличие от этого при инструментальном условном рефлексе для подкрепления могут применяться очень маленькие порции пищи (например, одна капля фруктового сока при работе с обезьяной).

Как эти особенности объясняет Ю. Конорский?

Большие порции пищи при подкреплении способствуют доминированию исполнительных условных рефлексов над условными рефлексами голода. Напротив, малые и частые порции пищи вызывают повторное появление условного драйв-рефлекса, предвосхищающего момент подачи пищи, и условного драйв-рефлекса последствия, сопровождающего проглатывание пищи. Все это повышает «тонус» драйва голода. Что касается нерегулярного подкрепления, то оно может даже улучшить инструментальные реакции, поскольку при этом исполнительный условный рефлекс на пищу уменьшается, а условный драйв-рефлекс не страдает, будучи явлением тоническим, а значит, более устойчивым к угашению.

## ТЕОРИИ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ

В конце XIX в. в американской психологии возникло научное направление по исследованию *психологии поведения*. Его создателями считают Э. Торндайка и Дж. Уотсона. И. П. Павлов в предисловии к своему труду «Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» называет Э. Торндайка своим предшественником. Он пишет: «Должен признать, что честь первого по времени вступления на новый путь должна быть

предоставлена Edward L. Thorndike (Animal Intelligence: An Experimental of the Associative Processes in Animals, 1898), который на два-три года предупредил наши опыты и книга которого должна быть признана классической как по своему взгляду на всю предстоящую грандиозную задачу, так и по точности полученных результатов». Взгляды и экспериментальные методы исследования, разработанные в американской психологии Э. Торндайком, идейно близки к представлениям, развиваемым И. П. Павловым. Поведение для Торндайка — также система реакций, а психика представляет собой только усложненные формы поведения.

Ученик и последователь зоолога К. Ллойда Моргана Э. Торндайк разработал оригинальный экспериментальный подход к изучению поведения животных. Большинство своих исследований он выполнил на кошках. В качестве инструмента исследования использовалась так называемая «проблемная клетка», куда помещали голодную кошку (рис. 5.7). Животное совершало разнообразные движения (пробы), которые в начале эксперимента ни к чему не приводили (ошибка). В конце концов ей удавалось нажать на нужный рычаг, поднять дверку и покинуть клетку. Вне клетки кошка получала кусочек мяса, и ее снова помещали в клетку. С каждой новой пробой кошка все быстрее выбиралась из клетки, обучаясь делать движения, приводящие к освобождению. Торндайк отмечал, что всякий раз кошка решала задачу по-разному, но обучение животного можно было охарактеризовать латентностью выполнения задачи. Графически процесс обучения можно представить, если отложить по абсциссе номер опыта, а по ординате латентный период, получается кривая, называемая *кривой обучения* (рис. 5.8). В опытах Торндайка впервые продемонстрирована *ассоциация* между движениями и внешними ситуациями.

В своей докторской диссертации (1898) Э. Торндайк сформулировал несколько законов обучения. Наиболее важный из них —

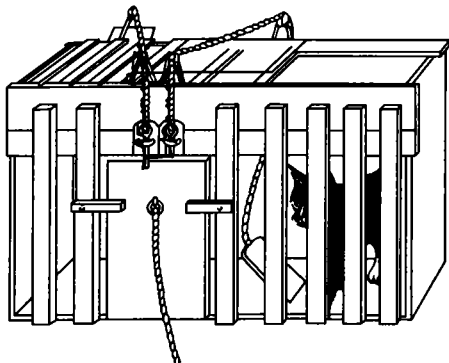
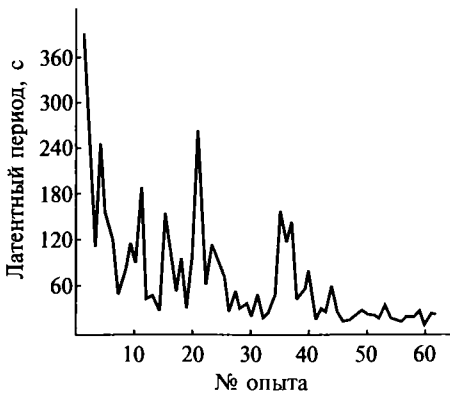


Рис. 5.7. «Проблемная клетка» Э. Торндайка

Рис. 5.8. Кривая обучения одной кошки в «проблемной клетке»: кошка нажимает на рычаг, который веревкой связан с запором клетки (см. рис. 5.7).

График представляет собой довольно неупорядоченные колебания, но общая тенденция состоит в уменьшении латентного периода с каждым новым опытом



*закон эффекта*, согласно которому связь между ситуацией и реакцией организма со временем усиливается, если она вызывает удовлетворяющее животное состояние (*satisfying state of affairs*). И напротив, эта связь ослабляется, если вызывает неприятное для животного состояние (*annoying state of affairs*). Он сформулировал также *закон упражнений*, в соответствии с которым связь между ситуацией и реакцией организма усиливается от повторения и ослабляется от неповторения. Эти «законы», как их назвал Торндайк, послужили развитию в западной психологии нового научного направления объективного изучения поведения — *бихевиоризма*. Введение в практику исследования количественной оценки реакций животного послужило началом создания *экспериментальной психологии животных*. Торндайк считается не только ее основоположником. Он первый исследовал скорости обучения у представителей разных таксономических групп животных. При этом Торндайк ссылаясь на дарвиновский принцип: реакции, которые подкрепляются пищей, способствуют выживанию биологического вида.

## Основные концепции бихевиоризма

Сторонники бихевиоризма считали, что функции головного мозга, которые проявляются в поведении, можно исследовать как «черный ящик»: на вход «ящика» подается сигнал, а с его выхода считывается реакция. Зная входной стимул  $S$  (*stimulus*) и реакцию  $R$  (*reaction*), можно получить представления о закономерностях формирования реакций.

Известно, что И. П. Павлов так оценил это научное направление в письме «Ответ физиолога психологам» (1951)<sup>1</sup>: «... Теория

<sup>1</sup> Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. III. — Кн. 2. — С. 161.

рефлекторной деятельностью опирается на три основных принципа точного научного исследования: во-первых, *принцип детерминизма*, т.е. толчка, повода, причины для всякого данного действия, эффекта; во-вторых, *принцип анализа и синтеза*, т.е. первичного разложения целого на части, единицы и затем снова постепенного сложения целого из единиц, элементов; и наконец, *принцип структурности*, т.е. расположения действий силы в пространстве, приурочение динамики к структуре». Эта цитата показывает, что И. П. Павлов в отличие от психологов во главу угла ставил исследование нейрофизиологических механизмов поведения.

*Бихевиоризм* (от англ. behavior) — направление экспериментальной психологии, возникшее в начале XX столетия. Один из его основоположников — выдающийся американский психолог Дж. Уотсон — настаивал на том, что предмет психологии — это только такое поведение, которое можно зарегистрировать и измерить количественно. Уотсон полагал, что поведение построено из секреторных и мышечных реакций, которые определяются внешними стимулами, действующими на животное. Поэтому экспериментальная психология должна изучать реакции на строго контролируемую стимуляцию. Таким образом, основным для бихевиористов был анализ связей между стимулами (*S*) и возникающими на их основе реакциями (*R*): *S-R*-связи.

Приведенные принципы обучения животных были сформулированы Торндайком уже на основании опытов с «проблемными клетками» (см. рис. 5.7). Как говорилось ранее: с каждым новым испытанием время освобождения животного из клетки становилось короче. Торндайк предположил, что кошка выучивается связывать стимульную ситуацию (вид клетки, состояние голода и пр.) с двигательной реакцией — *S-R*-связь. Исходно животное совершает большое количество движений, но подавляющее их число остается безуспешным, поэтому связь с неуспешными движениями ослабевает. Напротив, связь с правильным (подкрепляемым) движением упрочивается. Отвечая на вопрос: «Как упрочивается соответствующая связь?», Торндайк сформулировал «закон эффекта»: *S-R*-связь упрочивается, если она подкрепляется, и ослабевает, если не подкрепляется. Ученый считал ненужным выдвигать какие-либо предположения о мозговых процессах или предположения, как животное «добивается своей цели». Если животное совершает реакцию при наличии стимула и получает после этого подкрепление, то предъявление того же стимула с высокой вероятностью должно вызвать у него реакцию в интервале, следующем за стимулом. Теории обучения («*S-R*») предполагали, что животное и человек выучиваются по одинаковым законам, о чем, по мнению сторонников бихевиоризма, свидетельствуют «кривые научения»: формы кривых в филогенетическом ряду от муравья до человека имеют большое сходство. Наличие четких количественных харак-



теристик дало толчок к развитию математического аппарата для описания процесса обучения и возникновению «математической теории обучения»<sup>1</sup>.

## Методы для изучения инструментального обучения

Для исследования инструментального обучения стали применять целый набор приемов, но мы рассмотрим только те из них, которые получили в дальнейшем развитие и применяются в современных лабораториях. К ним нужно отнести разного рода *лабиринты* (рис. 5.9; см. также Приложение). Самый простой среди них Т-образный лабиринт (Т-лабиринт), в котором животное должно сделать только один выбор (рис. 5.9, Б). Другой простой вариант лабиринта представлял собой дорожку (рис. 5.9, А): в одном конце находилось животное, поднималась дверка и путь к отсеку, где находилась пища, был открыт. Сложный лабиринт показан на рис. 5.9, В. Если в определенный отсек лабиринта положить приманку, то животные успешно выучиваются находить ее. Самыми популярными экспериментальными животными стали крысы. Дело в том, что лабиринт как среда обучения соответствует биологии этих животных, заселяющих норы.

Большой популярностью до сих пор среди исследователей пользуются *челночные камеры* (shuttle box). Вариантом этого устройства является *оперантная камера* (рис. 5.10), куда помещают животное, например крысу. Если крыса любым способом нажимала на рычажок и это нажатие совпадало с зажиганием лампочки, например зеленого света, то она получала пищевое подкрепление. Зажигание красного света не подкреплялось. Этот метод стал особенно популярен вследствие простоты и хорошей воспроизводимости получаемых результатов.

Вариант оперантной камеры был усовершенствован Б. Скиннером в виде процедуры «*свободного оперантного поведения*» (free operant). Животное помещают на длительное время (1—2 ч) в описанную выше камеру — *камеру Скиннера*. Если этим животным является крыса, то она нажимает на рычажок, если голубь — он клюет освещенный диск. Животное совершает свои действия по своему «собственному выбору». Иногда эти реакции «правильные» (совпадают с зажиганием зеленого света) и подкрепляются, в других случаях они «неверные» (совпадают с зажиганием красного света) и не подкрепляются. Выученные ответы подчиняются всем тем закономерностям, которые мы уже рассматривали: в отсутствие подкрепления реакции затухали (угашались); с увеличением количества проб стимулов (зеленого и красного света) лучше диф-

<sup>1</sup> Обзор основных подходов к этой проблеме приведен в кн.: Р. Аткинсон, Г. Бауэр, Э. Кротер. Введение в математическую теорию обучения. — М., 1969.

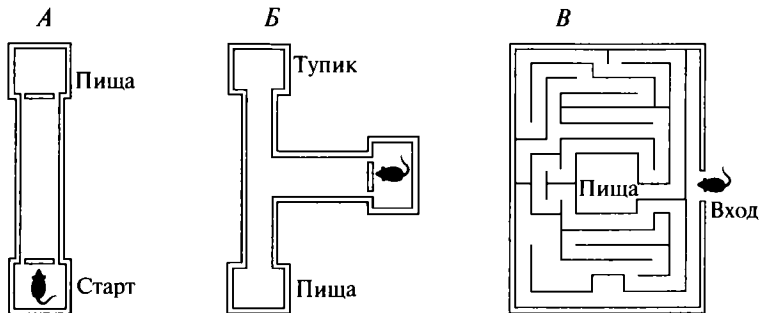


Рис. 5.9. Типы лабиринтов, применяемые для исследования инструментального поведения крыс:

*A* — простая дорожка; *Б* — Т-лабиринт; *В* — сложный лабиринт

ференцировались, но на первой стадии обучения проявлялась генерализация ответов.

Расширение этого метода привело бихевиористов к методике «вторичного подкрепления»: стимул может получить в данном эксперименте свойство подкрепления, если в предшествующих опытах этот стимул уже подкрепляли. Например, крысу предварительно обучали в простом лабиринте (см. рис. 5.9, *A*): если стены были окрашены в белый цвет, то крыса получала пищу, если в черный цвет — подкрепления не было. Если теперь крысу выпустить в сложный лабиринт и часть стенок в нем окрасить в черный цвет, а другую часть в белый, то крыса явно предпочтет «белые» отсеки. В данном случае белый цвет, по терминологии бихевиористов, был «вторичным подкреплением». Это, по-видимому, полностью соответствует явлению переноса, описанному в павловской школе. Экс-



Рис. 5.10. Камера для исследования инструментального (оперантного) поведения. Нажимая на рычажок, животное получает пищу, которая падает в приемник из контейнера

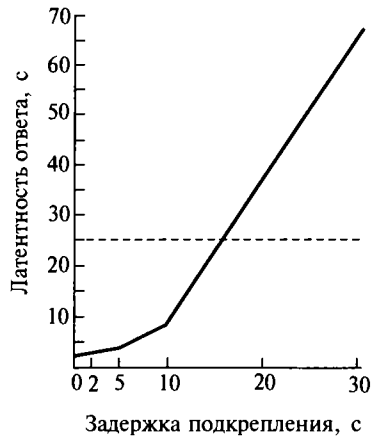


Рис. 5.11. Влияние задержки подкрепления.

Каждая крыса получала по 50 проб на каждую величину задержки подкрепления (0, 2, 5, 10 и 30 с). Пунктирная линия — латентный период реакции в первом опыте

перименты такого рода показали, что даже нейтральные, с точки зрения экспериментатора, сигналы могут в определенных условиях превратиться во вторичные подкрепители. Критическим моментом здесь выступали свойства вторично подкрепляющих стимулов — они должны были быть ассоциированы с первичным подкреплением.

Оказалось, что важную роль в образовании навыка играет величина временного интервала между ответом и подкреплением (роль этого фактора подчеркивалась и в павловской школе). Быстро выяснилось, что эффект подкрепления становился все слабее и слабее, если между подкреплением и ответом увеличивался временной интервал. Связь между задержкой и эффективностью подкрепления изучали на группе крыс, которых обучали нажимать на

рычажок. Если ответ был правильным, рычажок сразу убирали из камеры. Пищевое подкрепление давали в интервале от 0 до 30 с после ответа. Обучение происходило тем эффективнее, чем короче было время задержки подкрепления. Эти данные суммированы на рис. 5.11. Из графика четко видно, что эффективность подкрепления снижается с возрастанием задержки подкрепления («градиент подкрепления»).

## От «S-R-теории» к оперантному анализу

И. П. Павлов, Э. Торндайк и их последователи однозначно определяли термины «стимул» и «ответ». Под стимулом понимали сигнал, который возбуждал рецепторы определенного анализатора, под ответом — эффекторную ответную реакцию мышцы или железы. Такое понимание полностью соответствовало декартовским представлениям об ответной (рефлекторной) деятельности организма: «Нет стимула, нет реакции!». Вместе с тем оно вызывало определенные трудности при объяснении ряда феноменов инструментального обучения, и это стало причиной пересмотра прежних представлений.

**«Молекулярный» и «молярный» ответы.** Серьезная критика «S-R-теории» инструментального обучения связана с ответом на

простой вопрос: «Что выучивается?». Американские бихевиористы сформулировали понятия *молярного* и *молекулярного* ответов. Поясним это на нескольких примерах. Например, в лабораториях И. П. Павлова собаки в ответ на условный сигнал отвечали каплями слюны. В экспериментах с инструментальным обучением животные отвечали отдельными, достаточно четкими движениями конечностей или туловища. Согласно представлениям Б. Скиннера, эти ответы описываются на «молекулярном» уровне, т.е. описание действий достаточно дискретно. В камере Скиннера, напротив, учитываются самые разнообразные ответы животных: в одном случае крыса нажимает рычаг правой лапой, в другом случае — левой лапой или корпусом и даже хвостом, главное — любым способом нажать на рычаг. Такое описание поведения было названо «молярным». Как видно из приведенных примеров, ответы, описанные на молекулярном (мышечные движения, реакция слюнной железы и пр.) и молярном (нажать рычажок любым способом) уровнях, могут существенно различаться. Уже из этих примеров очевидно, что любое поведение можно описать как на молекулярном, так и молярном уровне. Уровень описания обычно определяется задачами исследования.

Среди первых интерпретаторов процессов обучения в лабиринте был, как уже говорилось, один из основоположников американского направления бихевиоризма *Дж. Уотсон* (1878—1958). Он привел доводы в пользу того, что крыса выучивает последовательные двигательные реакции в лабиринте и описал это поведение на молекулярном уровне. В то же время накопление бихевиористами большого объема экспериментальных данных выявило недостаточность такого подхода.

Целый ряд явлений обучения нельзя было описать только с помощью принципа «стимул — реакция». Возражения против такого описания высказал главный критик «*S-R-теории*» в американской психологии *Э. Толмен* (представитель так называемого необихевиоризма). Он показал, что если крыса выучена проходить лабиринт, она успешно находит пищу в этом же лабиринте, если его заполнить водой. Очевидно, что в последнем случае активация мышц носит совершенно другой характер — крыса плывет.

**Оперантный подход к проблеме стимула.** Важной проблемой, которая обсуждалась бихевиористами, была *проблема стимула*. На языке бихевиоризма она могла быть сформулирована так: какая роль принадлежит *S* в *S-R*-связи? Ответ на этот вопрос позволил Б. Скиннеру сформулировать *оперантный подход* к проблеме. Скиннер стал подчеркивать разницу между классическим и инструментальным обучением. В классическом (павловском) обучении поведение животного является ответом на действие условного стимула (*CS*, conditioned stimulus). При инструментальном обучении реакция как бы «содержится» в самом животном, в том смыс-

ле, который мы вкладываем в слова «произвольное движение». Анализ таких реакций, по мнению Скиннера, более адекватно проводить на молярном уровне. Ученый обозначил такой инструментальный ответ, описанный на молярном уровне, как *оперантная реакция*, или *оперантный ответ*. Таким образом, под *оперантом* понимают любое движение (лапой, туловищем, хвостом, мордой и пр.), которое приводит к ответу — нажиманию на рычажок в скиннеровской камере. По мнению Скиннера, животное «оперирует» с окружающей средой, и это приводит к получению подкрепления. В то же время ученый отрицает, что операнты вызываются внешними стимулами. Он предполагает, что важность внешних событий находится в прошлом, составляет предысторию подкрепления. В отличие от Торндайка Скиннер не считает, что подкрепление укрепляет связь между сигналом и реакцией. Основная ассоциация образуется между ответом и подкреплением.

Оперант не вызывается внешним стимулом, но это не значит, что внешние стимулы остаются без последствий. Они, по мнению Скиннера, участвуют в контроле поведения, выполняя роль дискриминирующего (дифференцируемого) стимула. Предположим, что голубь повторно нажимает на педаль, чтобы получить зернышки. Когда горит зеленый свет, нажатие на педаль приводит к подкреплению, но при красном свете подкрепления не следует. В этом случае зеленый свет будет положительным стимулом для дифференцировки и обозначается знаком  $S^+$ , а красный — отрицательным,  $S^-$ . Различение (дифференцировка) происходит здесь не в классическом (павловском), а в инструментальном смысле. Зеленый свет не является сигналом пищи, как это имеет место у павловских собак. Вместо этого сигнал  $S^+$ , ассоциируясь с оперантной реакцией, «говорит» голубю: «Если клюнешь сейчас, то получишь зернышко, а на сигнал  $S^-$  не получишь ничего».

Прежде чем перейти к дальнейшему описанию оперантного обучения, остановимся еще на технике самого эксперимента. Как уже указывалось, животное находилось в «камере Скиннера» (см. рис. 5.10). Другой важной особенностью была автоматизация регистрации характеристик поведения. Она сыграла большую роль в широкой популярности метода Скиннера в лабораториях всего мира. На его основе в последние годы возникло даже целое научное направление — «поведенческая фармакология». Оно широко применяется для оценки фармакологических препаратов. Уже в ранних исследованиях были разработаны приборы для длительной регистрации параметров инструментального поведения животных в камере Скиннера (рис. 5.12).

**Подкрепление при инструментальном обучении.** При исследовании характеристик процесса обучения бихевиористы очень большое внимание уделяют режимам подкрепления инструментальных реакций. Приведем несколько примеров. Оказалось, что пищевое

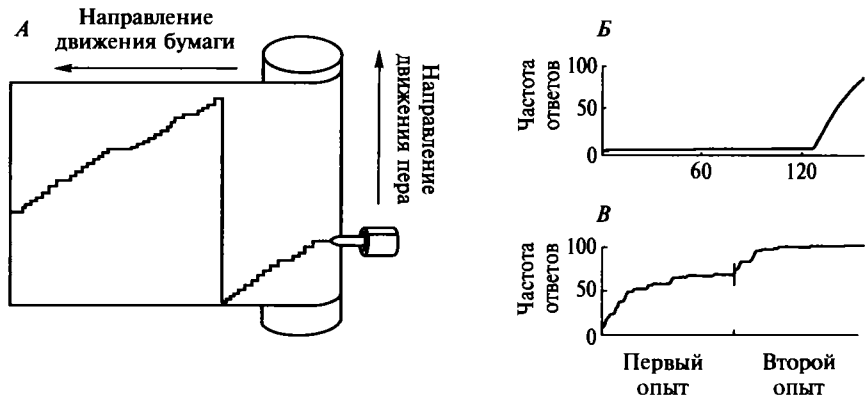


Рис. 5.12. Устройство для регистрации кумулятивных (накопленных) инструментальных ответов:

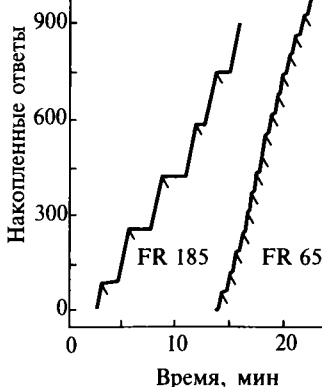
*A* — бумага с помощью барабана движется с постоянной скоростью; всякий раз когда животное совершает ответ, это отмечается самописцем на бумаге, при этом амплитуда предыдущих ответов складывается с данным ответом; так как бумага движется с постоянной скоростью, наклон графика указывает на частоту ответов животного — чем круче идет график, тем больше частота ответов; *B* — пример, когда животное вначале не отвечает, но спустя примерно 120 мин частота ответов резко нарастает; *B* — пример угашения ответов без подкрепления (первый опыт), а затем спустя 47 ч произошло спонтанное восстановление ответов (второй опыт); каждый опыт длится по одному часу

подкрепление каждой реакции животного не является самым эффективным. Подкрепление можно было подавать в разных режимах: после каждого двигательного ответа, после некоторого количества ответов, после определенного временного интервала и т.д. Мы уже встречались с двумя крайними случаями — подкреплением каждого ответа и отсутствием подкрепления (угашением реакции); особенности этих режимов подкрепления были подробно исследованы также в лабораториях И. П. Павлова. Например, можно подкреплять только каждый 2-й или каждый 5-й ответ животного. В обоих случаях подкрепления будут следовать в фиксированном режиме (*fixed-ratio schedules*). Их обозначают соответственно *FR 2* и *FR 5*. Таким образом, животное для получения подкрепления должно совершить определенное количество ответов.

На рис. 5.13 дан пример инструментального поведения голубя при *FR 185* и *FR 65*. Чтобы получить такое поведение, приходится начинать с подкрепления каждого ответа, постепенно увеличивая количество ответов, которые не будут подкрепляться пищей. Опыт показывает, что голубя можно обучить реагировать и в режиме *FR 500*. Как видно на рис. 5.13, при достаточно высокой частоте ответов в режиме частичного подкрепления после подкрепления следует пауза. Ее можно снять, если подкрепление производить с варьиру-

Рис. 5.13. Инструментальное поведение голубя при фиксированном подкреплении количества ответов.

Диагональные черточки на кривых — моменты получения пищевого подкрепления: после каждого подкрепления следовала пауза, после которой частота ответов резко нарастала



ующим интервалом (variable-ratio — VR reinforcement). В таком режиме подкрепление производят по-прежнему в среднем через определенное число ответов. Например, подкрепление VR 50 может произойти и через 10, и через 100 ответов, но в среднем через 50 ответов. Иллюстрация этого режима подкрепления приведена на рис. 5.14.

В двух описанных выше режимах подкрепления учитывалось количество инструментальных ответов. В другом режиме подкрепление производили по времени, например через фиксированный временной интервал после последнего подкрепления (fixed-interval schedule — FI). Если этот интервал равен 2 мин (FI 2), то голубь может клевать ключ любое количество раз, но подкрепление производят с интервалом 2 мин после нажатия на рычаг. На рис. 5.15 приведен пример для FI 5. Обратите внимание: после каждого подкрепления наступает пауза в инструментальных ответах. Этот эффект может быть снят, если интервал подкрепления сделать варьирующим (variable-interval schedule — VI). Например, при варьирующем интервале подкрепления 4 мин (VI 4) можно получить очень стабильные инструментальные ответы голубя при варьировании интервала подкрепления от 1 до 6 мин.

Как будет изменяться инструментальное поведение животного, если производить *частичное подкрепление*? Примером может служить эксперимент, в котором осуществлялось обучение крыс в лабиринте и измерялась скорость прохождения ими этого лабиринта. Все крысы участвовали в одинаковом числе опытов, но получали различное число подкреплений: в одной группе — после каждой пробежки (100%), в другой — только в 30% пробежек. На первый взгляд может показаться, что во второй группе угашение ответов проходило быстрее, чем в первой, так как количество подкрепленных ответов во второй группе было в три раза меньше. Однако эксперимент показал обратное (рис. 5.16) и это может показаться парадоксальным. Как отвечают на этот вопрос бихеви-

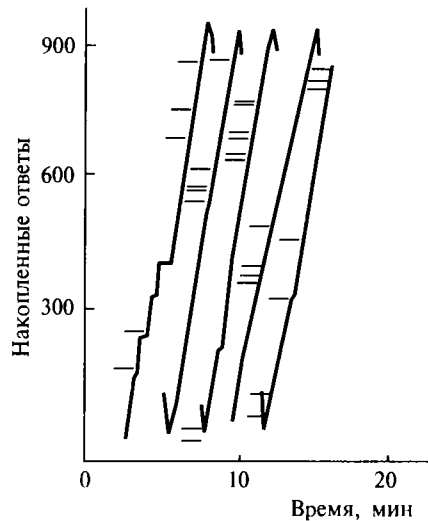


Рис. 5.14. Инструментальное поведение голубя при подкреплении варьирующего (VR 173) количества ответов.

Черточки на кривых — моменты получения пищевого подкрепления. После каждого подкрепления отсутствует пауза

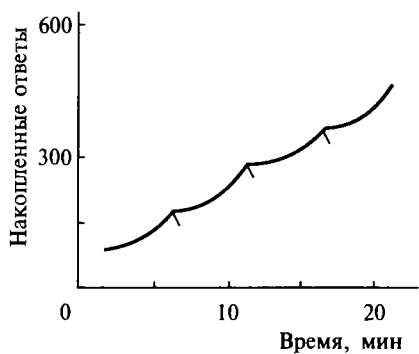


Рис. 5.15. Режим подкрепления инструментальных ответов голубя с фиксированным временным интервалом 5 мин (FI 5).

Черточки на кривых — моменты получения пищевого подкрепления

ористы? Даже если количество подкрепленных ответов в обеих группах крыс было одинаковым, крысы с 30 %-м подкреплением получают фактически варьирующее подкрепление. Такой режим подкрепления вырабатывает более устойчивое обучение.

Исследование дифференцировки (различия) стимулов методом оперантной техники дало результаты, близкие к тем, которые были получены при исследовании генерализации и выработки дифференцировки в классическом условном рефлексе (см. выше). На-

Рис. 5.16. Скорость угашения в двух группах крыс, которые прошли одинаковое количество испытаний, но в одной группе подкрепляли 100 % инструментальных ответов, а в другой — 30 %. Измеряли скорость пробега коридора однолучевого лабиринта

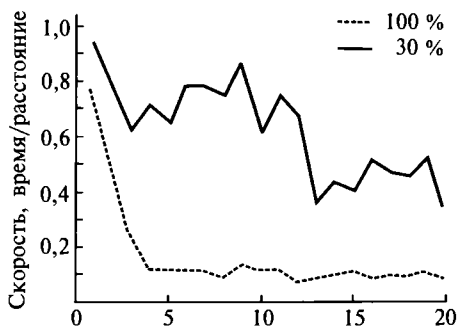
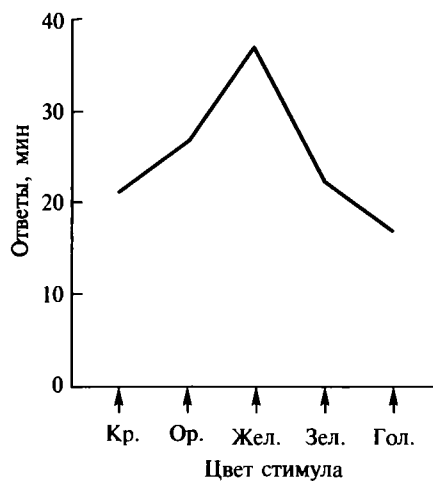




Рис. 5.17. Градиент генерализации инструментальных ответов голубя на цветовые стимулы.

Исходно подкрепляли клевание желтого (Жел.) пятнышка; после закрепления реакции испытывали другие цветовые (Кр. — красный, Ор. — оранжевый, Зел. — зеленый, Гол. — голубой) стимулы и наблюдали градиент частоты ответов на стимулы разных цветов. До начала опытов частота клевания каждого из предлагаемых цветовых пятен была примерно одинаковой



пример, оперантный метод легко воспроизводит процесс генерализации (рис. 5.17).

Как можно заключить из приведенных примеров, ряд процессов нервной системы (генерализация, фактор времени и подкрепления при образовании нового навыка и некоторые другие) были изучены с близкими (даже одинаковыми) результатами как в павловских лабораториях, так и в исследованиях бихевиористов, несмотря на совершенно различные оценки роли сигнала в вызове ответа и роли самой реакции в обучении. Самым большим методологическим отличием была, конечно, гипотеза о молярном и молекулярном понимании обучения. С позиции молярного подхода, сигнал не запускает условный ответ. Более того, сама реакция не является следствием сигнала.

## Инсайт. «Установка на обучение». Когнитивные карты

Можно ли объяснить все виды обучения с помощью двух видов простого обучения: классического и инструментального? Во всех рассматриваемых примерах не учитывались те способности высших животных, которые называют *разумом* (или *интеллектом*). Начало этих исследований было положено работами немецкого исследователя В. Кёллера (1887 — 1968), когда он в 1913 г. приехал на остров Тенериф на западном побережье Африки для изучения поведения шимпанзе. Кёллер отрицал, что шимпанзе обучаются методом «проб и ошибок» в соответствии с «S-R-теорией». У него сложилось впечатление, что животное решало задачу, как если бы заранее «знало результат». Шимпанзе часто прекращала решение задачи и находилась некоторое время в состоянии «задумчивости»,

а затем как бы сразу правильно решила задачу. По мнению Кёллера, у животного происходило «озарение» (insight). Таким образом, согласно В. Кёллеру, шимпанзе учатся выполнять задачу не методом «проб и ошибок», а они «понимают ситуацию». Начиная с работ Кёллера, исследователи стали задумываться над тем, что для успешного решения предъявляемой задачи животное должно обладать определенными знаниями.

Важными для *озарения (инсайта)* являются, по крайней мере, еще два процесса: *обобщение* и *перенос*. Простой пример переноса перцептуальных характеристик — *обучение обучению*. Этот феномен подробно исследован американским психологом Г. Харлоу (1950). Он обучал низших обезьян (резусов) длинной серии дискриминаций, в каждой из серий использовали два объекта: под одним находилась пища, а под другим ее не было. Используемая пара стимулов в последующих сериях опыта уже не участвовала. Например, первая дифференцировка была между маленьким красным квадратом и большим голубым кругом, вторая дифференцировка — между белой линией и желтой точкой и т.д. Всего было проведено 344 дискриминации. Примерно через 300 дискриминаций животные начинали выучиваться правильным ответам с одного предъявления. Согласно Харлоу, обезьяны приобрели «*установку на обучение*» (learning set), научились «*решать проблему*». При этом на первой стадии обучения животные делали характерные ошибки, выбирая только одну сторону или при каждом новом предъявлении меняя сторону выбора и т.д., однако по мере обучения такие ошибки постепенно исчезали. Напомним, что в предыдущих главах уже обсуждалось, что все виды внутреннего торможения «тренируемы», в том числе дифференцировка.

Многие теоретики инструментального обучения считали, что животные при обучении должны совершать определенный набор движений. Однако специальные исследования показали, что в принципе это не так. Например, крысу перемещали над лабиринтом в специальном ящике с прозрачными стенками (рис. 5.18). Оказалось, что позже она более успешно обучалась в соответствующем лабиринте. По мнению Э. Толмена (1948), животное приобретало так называемую «когнитивную карту» (cognitive map) — карту знания, в которой было «указано» устройство лабиринта и какие его действия к чему могут привести. В павловской школе этот тип обучения получил название *латентного*. Приведем еще один пример латентного обучения. В течение 10 дней крысу помещали в лабиринт без пищевого подкрепления. Когда наконец в целевую камеру (там должна находиться приманка) этого лабиринта стали помещать пищу, крыса обучилась быстро ее находить. Предполагают, что в предшествующий период она обучалась, но обучение не проявлялось и находилось в латентной форме до тех пор, пока не ввели пищевое подкрепление.

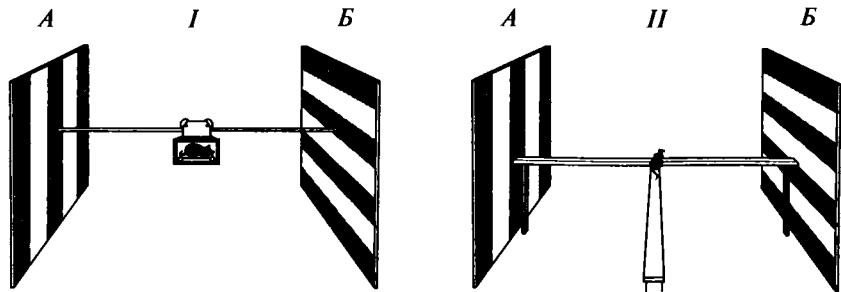


Рис. 5.18. Латентное обучение крысы.

Крысу перемещали в ящичке (I) с прозрачными стенками из пункта А в пункт Б, и все это время она получала удары электрического тока. В пункте А экран имел вертикальные полосы, а в пункте Б — горизонтальные. После нескольких испытаний голодную крысу помещали в приподнятый Т-лабиринт (II). Крыса должна была выбрать, к какому экрану бежать: в 70 % случаев она выбирала экран пункта Б, т. е. формировала соответствующую «когнитивную карту»

Создают ли такие факты трудности для «S-R-теории» обучения? По-видимому, да, поскольку результаты по инсайту и латентному обучению утверждают, что обучение происходит не по принципу образования S-R-связи, а скорее приобретаются некоторые «знания» об определенной связи между событиями в пространстве и времени. Согласно И. П. Павлову, важным условием классического обучения является сочетание условного и безусловного раздражителей и образование между ними временной связи. Однако в когнитивных теориях обучения приводятся данные в пользу того, что обучение навыкам может происходить и по другим схемам. С точки зрения когнитивных теорий, условный сигнал позволяет животному только предсказать, появится ли безусловный сигнал (подкрепление). Сама будущая «условная» реакция также уже есть в репертуаре поведения животного. По мнению теоретиков бихевиоризма, различие между этими двумя теориями обучения проходит через понятия «contiguity» — *стимул вызывает реакцию* («S-R-теория») и «contingency» — *стимул только сигнализирует о возможности подкрепления* (когнитивные теории). Действительно, данные современной науки подтверждают, что механизм ассоциаций, открытый И. П. Павловым, хотя и чрезвычайно важен, но не является единственным при формировании поведения как животных, так и человека.

## КЛЕТОЧНЫЕ ОСНОВЫ ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ

*Простые нервные системы беспозвоночных в качестве нейробиологических моделей. Реакции отдельных нейронов и анализ поведения животного. Механизмы пластичности в поведении *Aplysia*. Нейронные аналоги условного рефлекса. Длительная посттетаническая потенциация в гиппокампе. Внутриклеточные механизмы кратковременной и длительной потенциации.*

Огромные успехи, достигнутые в области изучения нейрона в XX в., позволили составить новое представление о физиологических механизмах поведения. Для объективного исследования физиологической основы поведения и его пластичности в процессах научения стали применять усовершенствованные современные морфологические, биохимические и электрофизиологические методы исследования. Довольно быстро выяснилось, что механизмы научения, необходимые для выживания животных очень разного уровня организации, в принципе одинаковые. Это позволило перейти от исследования очень сложного поведения млекопитающих к поискам простых нервных систем, на которых можно было бы исследовать глубинные клеточные основы обучения и памяти. Такими животными стали моллюски и членистоногие; использовались также прижизненные срезы головного мозга млекопитающих.

### НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ

В ряде случаев довольно сложное поведение беспозвоночных осуществляется деятельностью всего нескольких ганглиев. Полетом саранчи, например, управляют три торакальных ганглия. Нейроны, образующие ганглии, получают с периферии сигналы двух типов — постоянные (от волосков на голове) и переменные, или фазические (от рецепторов крыльев). Исследования показали, что большую часть информации о положении крыльев, частоте и амплитуде взмахов нейроны не используют. Торакальные ганглии оценивают лишь среднюю величину возбуждающей входной активно-

сти от рецепторов крыльев и от других рецепторов, обслуживающих полет. Эта средняя величина и определяет частоту взмахов крыльев насекомого, задавая только общую *активность центральной программы*. Нужно отметить, что подобные программы, обладающие высокой степенью автоматии, широко представлены не только у беспозвоночных, но и у позвоночных животных. Например, у млекопитающих хорошо изучен механизм локомоции, также построенный на принципах активности центральной программы.

У многих беспозвоночных и рыб описаны так называемые *командные нейроны*, стимуляция которых инициирует легко распознаваемый поведенческий акт: один электрический импульс, воздействующий на один из четырех гигантских интернейронов речного рака, вызывает полный комплекс реакции бегства, который включает удар хвостом, движения глазного стебелька антенн, ног и плавательных ножек. Позже у речного рака были описаны и другие командные нейроны, «запускающие» поднимание головы и клешни при опоре на ходильные ноги и управляющие позными движениями брюшка. У рыб описаны маутнеровские нейроны в продолговатом мозге, по одному с каждой стороны, стимуляция одного из нейронов вызывает резкий удар хвостом — основное движение в реакции бегства этих животных.

Для исследования поведения очень удобными объектами оказались моллюски *Aplysia*, *Limax*, *Tritonia*, *Helix*, *Lymnaea*, а также членистоногие. В нейрогенетических исследованиях в настоящее время используют некоторые виды насекомых, например *Drosophila*, успешно выращиваемая в лаборатории. По сравнению с позвоночными животными, нервная система которых содержит миллиарды нейронов, нервные системы беспозвоночных содержат десятки тысяч нейронов. Кроме того, у моллюсков нейроны крупные, с пигментированными телами. Эта особенность ганглиев многих видов моллюсков позволяет их картировать. Благодаря этому исследователь может использовать в эксперименте от опыта к опыту один и тот же тип нейрона.

Основополагающие нейробиологические принципы формирования поведения были получены в многочисленных исследованиях, проведенных на самых разных объектах. Например, первые исследования ионных механизмов возбуждения нейронов были выполнены на гигантском аксоне головоногих моллюсков — кальмаре и каракатице, первые представления о механизме химического синапса были получены на нервно-мышечном синапсе, механизмы зрительной интеграции исследовали на нейронах фасеточного глаза мечехвоста, *tectum opticum* лягушки и зрительной коры кошки, а позже на мозге обезьян. Примеры можно бесконечно продолжать. Такой подход, с одной стороны, позволяет нейробиологам быстро накапливать знания в определенной области, но, с дру-

гой стороны, порождает мозаичность данных, что сильно затрудняет создание более или менее приемлемой теории.

Первые исследования клеточных механизмов поведения провел американский нейрофизиолог Эрик Кэндел. За них он был удостоен Нобелевской премии в 2000 г. Кэндел изучал клеточные механизмы поведения аплизии (*Aplysia californica*). Центральная нервная система этого моллюска состоит из девяти ганглиев. Основное внимание исследователя было обращено на абдоминальный ганглий, который содержит около 2000 нейронов и выполняет функции, аналогичные головному мозгу позвоночных животных: управляет многочисленными поведенческими реакциями, включая двигательные, нейроэндокринные, висцеральные и ряд других. Диаметр отдельных нейронов этого ганглия доходит до 500—900 мкм. Это дало возможность подробно исследовать их биофизические и биохимические свойства. Нейроны ганглия имеют определенные морфологические и функциональные характеристики, что позволяет исследователю «узнавать» их у каждой особи данного вида. Цель исследования состояла в выяснении конкретных механизмов поведения на клеточном уровне. Была поставлена задача — понять цепь клеточных событий, обеспечивающих данное поведение, от нанесения сенсорного стимула до двигательной реакции.

Подобный подход позволяет комбинировать клеточные и поведенческие методы исследования. В такого рода экспериментах необходимо детально, клетка за клеткой, исследовать части мозга, ответственные за наблюдаемые реакции. Для регистрации активности одиночных клеток, как правило, используют *микроэлектродную технику*. Широко применяют также *электронную микроскопию* и *нейрохимические методы*, которые могут дать непосредственную информацию об участии биологически активных веществ в поведении. Стратегия исследований сводится к тому, что экспериментатор сосредоточивает свои усилия на специфических случаях поведения (например, рефлекс отдергивания жабры или сжатия дыхальца у моллюсков) и рассматривает только те части нервной системы, которые имеют к этому отношение. При таком подходе обычно предполагают, что некоторые биологические механизмы поведения и научения, имеющиеся, например, у моллюска, скорее всего, есть и у других животных, в том числе у млекопитающих. Эту точку зрения разделяют далеко не все ученые. Например, совершенно очевидно, что моллюски не способны формировать язык и не обладают абстрактным мышлением. Отсюда можно сделать бесспорный вывод, что отдельные виды поведения требуют значительно более сложной нейронной организации, чем та, которая есть у моллюсков. Однако оптимизм нейробиологов основывается на том, что основные структурные элементы нервной системы, нейроны, удивительно сходны по своим генетическим и физиологическим характеристикам (ионные каналы, набор меди-

аторов, синаптические процессы и многое другое) у самых разных животных.

Вместе с тем существование одинаковых поведенческих способностей еще не означает идентичных нейронных механизмов. Э. Кэндел пишет по этому поводу: «Существование поведенческих способностей, общих для высших беспозвоночных и позвоночных, не обязательно означает идентичность соответствующих нервных механизмов. Оно лишь позволяет думать, что эти механизмы могут быть общими и что их можно было бы исследовать во всей полноте на тех животных, которые для этого лучше всего подходят. Мне кажется поэтому, что полный и строгий клеточный анализ какой-либо задачи научения, пусть даже самой простой и на самом простом животном, будет более поучительным, чем неполное или менее прямое исследование процессов научения у животных, у которых нервная система так сложна, что остается пока недоступной для клеточного анализа» (Э. Кэндел, 1980. С. 44). Далее Кэндел приводит список требований, которым должны соответствовать объекты для нейробиологических исследований научения и памяти. У животных должны быть четко выраженные, простые, но все же интересные поведенческие реакции, подверженные кратковременным и длительным изменениям. Поколения у таких животных должны быстро сменяться, что позволяет получать генетически чистые линии. Нервная система должна содержать небольшое число крупных, легко идентифицируемых нейронов, связи между которыми можно картировать индивидуально с помощью электрофизиологических и морфологических методов.

## **Аплизия: строение и особенности поведения**

**Анатомия.** Взрослые особи имеют типичный план строения моллюска — голову, ногу, мантию и висцеральный мешок (рис. 6.1). На *голове* находятся рот, два маленьких глаза, передние и задние щупальца, которые участвуют в хеморецепции. *Нога* длинная и тянется вдоль всего тела животного от рта до короткого «хвоста», или метаподии. Параподии — два боковых придатка ноги; у некоторых видов они используются для плавания. *Мантия* формирует мантийный выступ и расположенный позади него *сифон*. Мантийная полость включает жабру, осфрадий и опалиновую железу, выделяющую беловатый секрет, функция которого неизвестна. Осфрадий — чувствительный орган, реагирующий на химический состав морской воды. На краю мантийного выступа располагается пурпурная железа, которая выделяет чернильную жидкость, если животное потревожить. В мантию погружена раковина, которая у взрослых животных относительно невелика. В висцеральном мешке находятся сердце, желудочно-кишечный тракт, а также выделительная и половая системы.

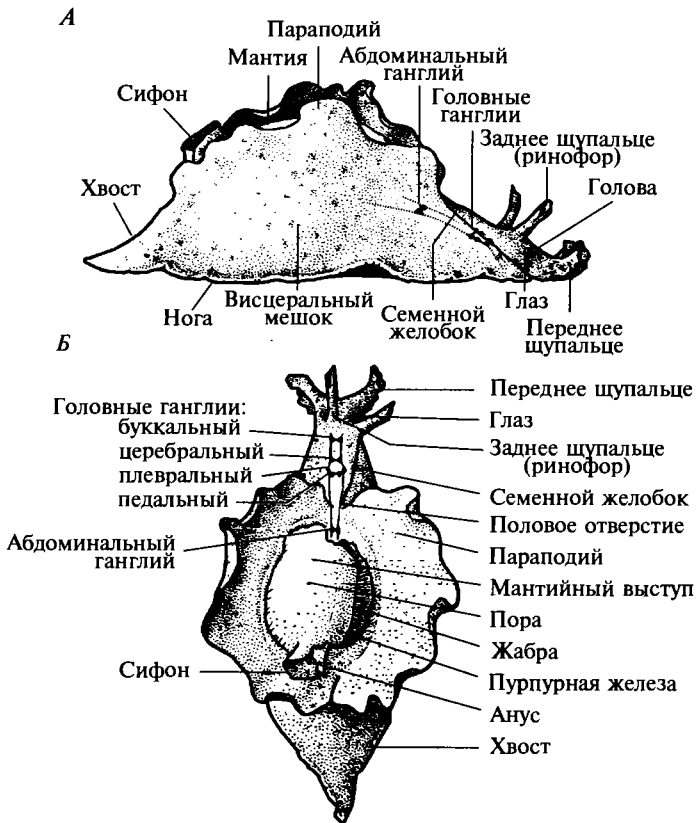


Рис. 6.1. *Aplysia californica*.

*A* — вид сбоку, позволяющий рассмотреть голову, мантию, висцеральный мешок и ногу; отмечено положение главных ганглиев нервной системы внутри животного; *B* — вид с дорсальной стороны; параподии оттянуты; мантия частично обнажена (здесь также показано расположение ганглиев нервной системы)

Нервная система аплизии состоит из четырех *парных* головных ганглиев — *церебрального, буккального, плеврального и педального*, образующих кольцо вокруг пищевода. Единственный *непарный абдоминальный ганглий* расположен под пищеводом. Церебральный, педальный и буккальный ганглии связаны между собой при помощи комиссур, а с другими ганглиями их соединяют коннективы. Церебральные ганглии иннервируют голову, ногу, щупальца и глаза, буккальные — буккальную мускулатуру и переднюю часть пищеварительного тракта, а педальные и плевральные — ногу и параподии. Церебральные ганглии управляют основными соматическими функциями — питанием, спариванием и локомоцией. Абдоминальный ганглий иннервирует мантию и висцеральный



мешок и управляет основными висцеральными функциями: кровообращением, дыханием, выделением и внутренними процессами, связанными с размножением. Каждый ганглий содержит около 2000 нейронов и намного больше глиальных клеток. Тела нейронов у моллюсков находятся на поверхности ганглия, образуя подобие «коры», каждый нейрон посылает свой аксон в центральную область — *нейропил*. Нейропил представляет собой «синаптическое поле», другими словами, здесь находится область контактов между нейронами. Такое строение ганглиев моллюска — разделение на периферическую область, содержащую только тела нейронов, и центральное синаптическое поле, оказалось очень удобным для экспериментаторов.

Нужно отметить различия в морфологии нейронов позвоночных и беспозвоночных. Главное различие состоит в том, что у позвоночных животных нейроны мультиполярны: от тела нейрона отходят один аксон и несколько дендритов, места синаптических входов располагаются преимущественно на дендритах и теле (соне) нейрона. В отличие от этого нейроны моллюсков униполярны: от тела отходит единственный отросток — аксон (рис. 6.2) и на его начальных сегментах образуются синаптические контакты от других нейронов.

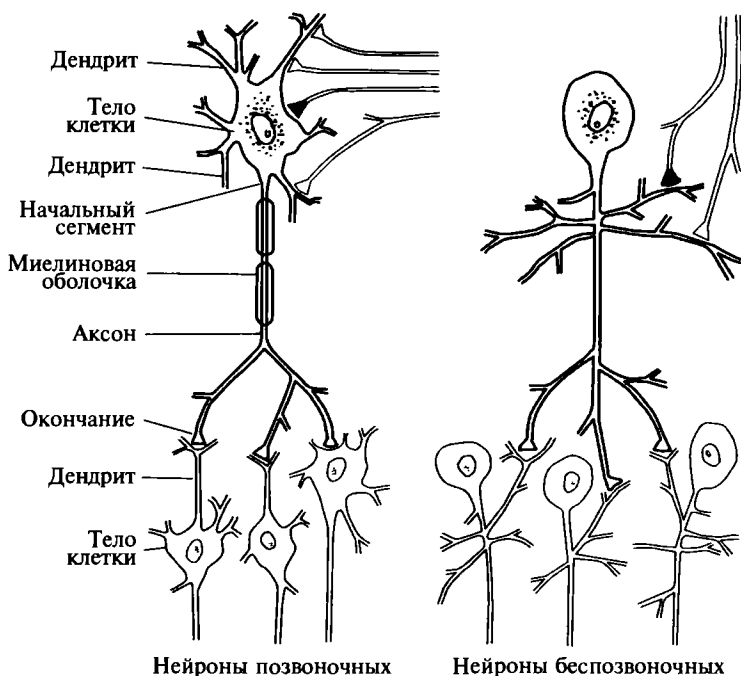


Рис. 6.2. Строение нервных клеток у позвоночных и беспозвоночных животных

**Идентифицированные нейроны у аплизии.** На рис. 6.3 показана карта идентифицированных клеток абдоминального ганглия *аплизии*. Основная идея такого картирования — идентифицировать одинаковые клетки в ганглиях разных животных одного вида, используя многочисленные критерии. К таким критериям относят локализацию нейрона, его пигментирование, характер спонтанной электрической активности, путь эфферентного аксона, вид спонтан-

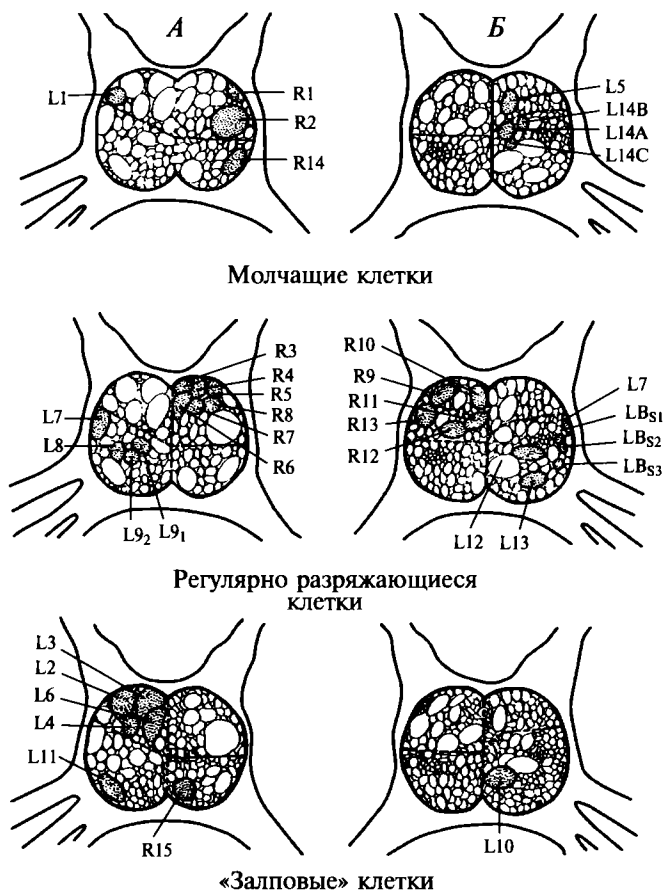


Рис. 6.3. Карта идентифицированных клеток абдоминального ганглия *Aplysia californica* (показаны наиболее обычные положения):

*A* — с дорсальной стороны; *B* — с вентральной стороны. Клетки обозначаются буквами *L* и *R* (соответственно левая и правая половины ганглия) и номерами. Половинки ганглия подразделены на квадранты (четверти). Клетки со сходными свойствами обычно имеют сходные обозначения: например,  $L9_{G1}$  и  $L9_{G2}$  или  $L14A$ ,  $L14B$  и  $L14C$ . К обозначению скоплений, в которые входят клетки, добавляется индекс, указывающий на поведенческую функцию клетки: например,  $LD_{H11}$  и  $LD_{H12}$  — два ингибитора сердца из скопления *LD*

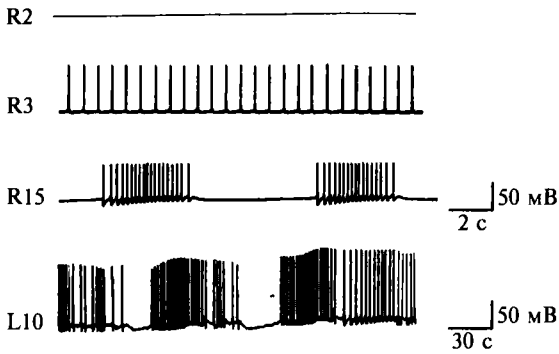


Рис. 6.4. Четыре типа активности в абдоминальном ганглии апслизии:

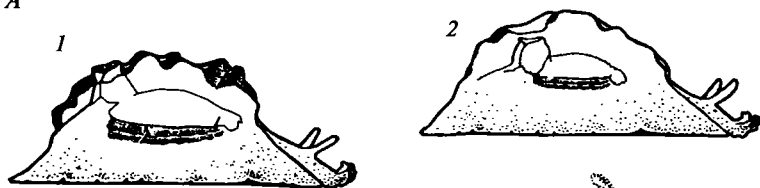
R2 — молчащая клетка; R3 — клетка с регулярным ритмом; R15 — клетка с регулярными залпами; L10 — клетка с нерегулярными залпами

ных постсинаптических потенциалов, реакцию на стимуляцию нервов и коннектив, реакцию на ионофоретически вводимый медиатор (например, ацетилхолин, серотонин и др.), тонкое строение и прямые синаптические связи с другими идентифицированными нейронами. С помощью перечисленных критериев в настоящее время составлены карты ганглиев нескольких видов моллюсков, которые используются как лабораторные объекты. Подобные карты описаны и у других лабораторных беспозвоночных животных — пиявок, ряда видов голожаберных моллюсков, аскариды и др.

Функциональные характеристики идентифицируемых нейронов поражают своей устойчивостью, например характер их спонтанной биоэлектрической активности. На рис. 6.4 приведены четыре типа спонтанной активности нейронов из абдоминального ганглия (на рис. 6.3 показаны эти нейроны на карте ганглия).

**Поведение апслизии.** Перечислим основные виды довольно примитивных поведенческих реакций этого животного. *Защитный рефлекс* (оборонительное поведение) можно получить при механическом раздражении мантийной области (сифон, мантийный выступ и жабра). Рефлекс проявляется в том, что жабра сокращается и втягивается в мантийную полость, а сифон скрывается за пароподиями (рис. 6.5, А). При повторном раздражении этот защитный рефлекс проявляет признаки привыкания (угашения) как кратковременного (час или немного больше), так и длительного (до нескольких недель). При этом накормленные животные проявляют меньшую степень привыкания по сравнению с голодными. Сильное раздражение какой-то другой части тела немедленно восстанавливает реакцию, наступает растормаживание. Кроме описанного оборонительного поведения, эти животные способны к двум видам стереотипных реакций — *фиксиро-*

А



Б

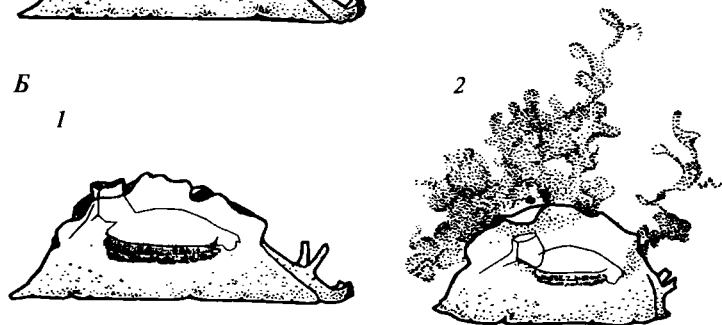


Рис. 6.5. Примеры элементарных форм поведения *Aplysia californica* (по Э. Кэнделу, 1980):

А — втягивание жабры (2) и сифона (1) — рефлекторный акт, вызываемый легким прикосновением к сифону; Б — втягивание головы (1) и выделение чернильной жидкости (2) — фиксированное действие, вызываемое сильным раздражением головы

*ванных комплексов действий* (см. гл. 7) по типу «все или ничего» — это выделение чернильной жидкости и откладка яиц. Если животное подвергнуть действию повреждающего стимула, то оно не только втягивает сифон и жабру, но и выбрасывает чернильную жидкость из чернильной железы, образующую в морской воде большое облако темно-фиолетового цвета (рис. 6.5, Б). Половозрелые моллюски периодически откладывают многочисленные яйца, что также происходит по типу фиксированного комплекса действий.

Другой тип оборонительного поведения — *избегание*. При контакте с морской звездой моллюск отдергивает прикоснувшуюся часть тела, и у него начинаются быстрые сокращения ноги, сопровождающиеся быстрыми взмахами пароподиев и направленные на то, чтобы удалиться от хищника (рис. 6.6).

Аплизия питается водорослями. *Пищевое поведение* состоит из двух отдельных компонентов: *аппетитивной реакции* и реакции *поглощения пищи* (рис. 6.7). Аппетитивная реакция проявляется поднятием головы и маятникообразным движением для центрирования рта относительно кусочка пищи. За этой фазой следует стереотипная реакция поедания пищи, проходящая как *фиксированный комплекс действий*: животное открывает рот, схватывает кусочек

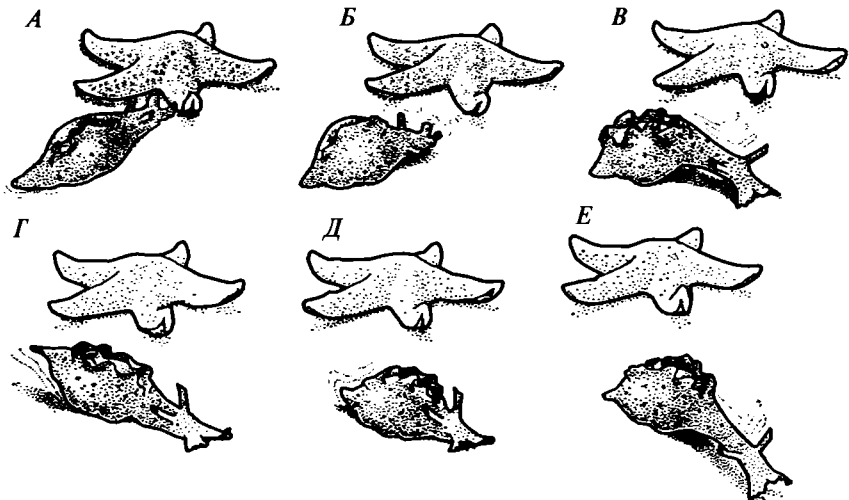


Рис. 6.6. Реакция бегства аплюзии от морской звезды (*Astrometis sertulifera*). Прикоснувшись к звезде (А), животное быстро отстраняется (Б), поворачивается в сторону от врага (В) и уходит прочь при помощи быстрых волнообразных движений ноги (Г—Е)

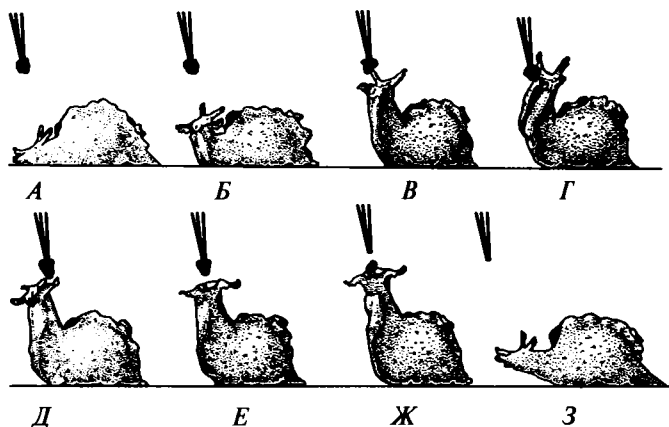


Рис. 6.7. Поисковое поведение аплюзии (А—Е) — аппетитивная фаза и реакция заглатывания пищи (Ж) — завершающая (косумматорная) фаза (по Э. Кэнделу, 1980).

Поисковая фаза пищевого поведения имеет в основном рефлекторный характер; заглатывание — фиксированный комплекс действий. З — возвращение в состояние покоя

пищи, тянет его, отрывает, заглывает. Пищевое поведение сильно зависит от мотивационного состояния — для него характерны насыщение, циркадная (суточная) ритмичность и активация. Оно весьма пластично, например, повреждающие раздражители или предъявление несъедобных веществ приводят к длительному избеганию пищи.

Для исследования *клеточных механизмов поведения* необходимо прежде всего изучить *схемы взаимосвязей между нейронами*. В настоящее время разработаны методы электроанатомического картирования прямых и общих связей между отдельными нейронами. Они дают возможность не только устанавливать наличие той или иной связи, но и определять ее знак (возбуждательная или тормозная), а в сочетании с биохимическими и фармакологическими методами удается определить также и медиатор, который действует в данном синапсе. Исследователи клеточных механизмов обучения и памяти ставят перед собой задачи ответить на следующие вопросы.

- Каким образом свойства нейронов и характер их взаимосвязей соотносятся с данным типом поведения?
- Как интегрируются отдельные компоненты поведения в целое поведение?
- Как происходит координация различных поведенческих реакций, приводящая к тому, что на данный стимул возникает только одна реакция?

Исследование клеточных механизмов поведения с новой силой поставило на повестку дня *выделение единиц поведения*. Классическая физиология высшей нервной деятельности в качестве единиц поведения выделяла безусловный и условный рефлексы или их сплав — *унитарные реакции*, по Л. В. Крушинскому (1960, 1967). Этологи, наблюдая поведение животных в природе, стали выделять *фиксированный комплекс действий*. В настоящее время все исследователи в целом согласны с тем, что нужно различать *рефлексы* и *фиксированные комплексы действий*. Напомним, что для получения рефлекторных реакций требуется *запускающий стимул*. Отдельные рефлексы объединяются в группы. Для успешности такого объединения необходимо наличие связей между рефлексами, а также обратных связей, по которым поступала бы информация в нервный центр об успешности каждого данного рефлекса. В отличие от этого фиксированный комплекс действий может проявляться спонтанно, без запускающего сигнала; если запускающий стимул и происходит, то он служит только для *запуска* комплекса, но никак не влияет на его структуру: не изменяются его длительность, последовательность вступления отдельных реакций, составляющих комплекс, и пр. Другими словами, фиксированный комплекс действий полностью определяется *центральной программой*.

Нейронную цепь, управляющую жаброй у аплии, можно изучать на препарате, в котором сифон, жабра и их связи с абдоминальным ганглием отделяют от остального тела и укрепляют в камере (рис. 6.8). На таком препарате можно производить с помощью электромеханического стимулятора дозированные тактильные раздражения строго определенных точек кожи, вызывающие реакции жабры. Для регистрации сокращений жабры используют фотоэлемент.

В таких исследованиях были обнаружены *шесть клеток*, стимуляция которых вызывает движение жабр. Пять из них ( $L7$ ,  $LD_{G1}$ ,  $LD_{G2}$ ,  $L9_{G1}$  и  $L9_{G2}$ ) лежат в левом заднем квадранте ганглия и одна ( $RD_G$ ) — в правом заднем. Стимуляция некоторых из этих клеток ( $L7$ ,  $LD_{G1}$ ,  $LD_{G2}$ ,  $L9_{G1}$  и  $RD_G$ ) вызывает особенно сильные и резкие сокращения жабры. В результате подобных исследований, фрагмент которого приведен выше, была составлена схема нейронной сети защитного рефлекса втягивания жабры у аплии

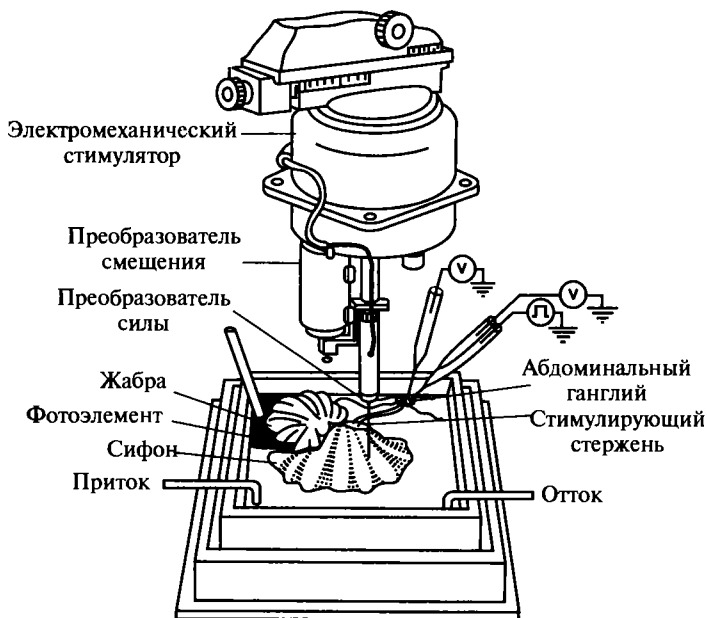


Рис. 6.8. Упрощенная система для изучения «изолированного» рефлекса втягивания жабры (по Дж. Бирну с соавт., 1974).

Абдоминальный ганглий сохраняет связь с жаброй через жаберный и перикардиально-половой нервы и связь с сифоном через сифонный нерв. Регистрируется сокращение жабры и сифона при одновременном внутриклеточном отведении активности мотонейронов (обычно  $L7$  и  $LD_{G1}$ ). На кожу сифона очень точно наносят контролируемые стимулы (в диапазоне от 20 до 2000 г/см<sup>2</sup>) с помощью электромеханического стимулятора

(рис. 6.9). Наиболее эффективным рецептивным полем, с которого слабый стимул может вызвать реакцию втягивания жабры, был край сифона. Слабые тактильные раздражения вызывали во всех мотонейронах жабры и сифона большие ВПСП, что приводило к относительно синхронному их возбуждению в виде синхронных залпов импульсов по 5—15 потенциалов действия в каждом залпе. Возникающие при этом движения приводят к сильному сокращению объема жабры, расхождению пиннул у основания и иногда к незначительному смыканию двух половинок жабр. Таким образом, эти движения включают элементы активности, управляемые тремя главными мотонейронами, среди которых доминирует нейрон L7.

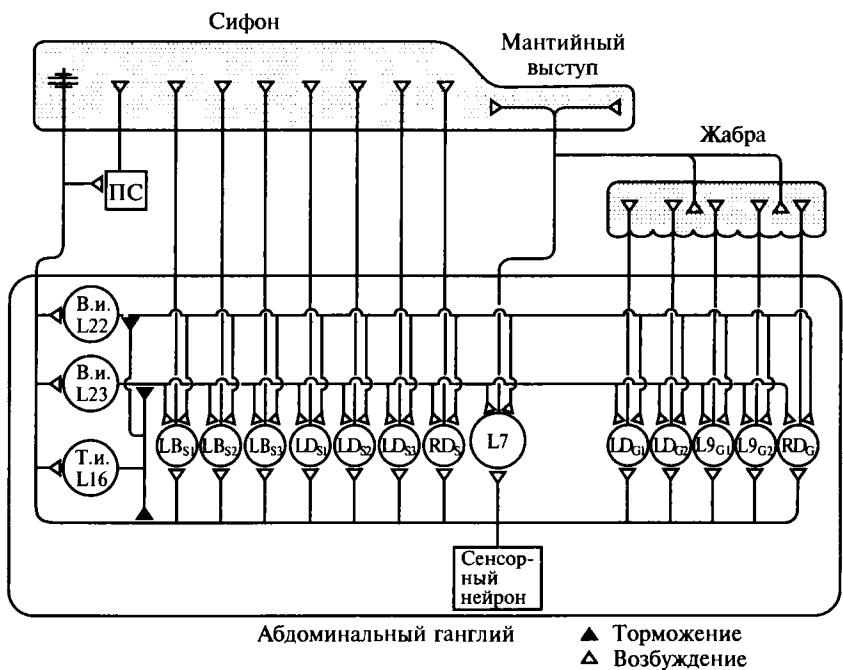


Рис. 6.9. Схема нейронной сети защитного рефлекса втягивания сифона и жабры (по Э. Кэнделу, 1980).

Показаны сенсорные, вставочные и моторные элементы. Популяция сенсорных нейронов, иннервирующих кожу сифона, состоит приблизительно из 24 клеток. Эти нейроны образуют прямые связи с мотонейронами и не прямые связи с ними через два возбуждающих (В.и.) и один тормозной (Т.и.) интернейроны. Три интернейрона и 13 центральных мотонейронов в абдоминальном ганглии — уникальные идентифицируемые клетки; периферические мотонейроны сифона (П.С.) таковыми не являются. Одна и та же популяция сенсорных нейронов активирует как сифонные, так и жаберные мотонейроны. Этим объясняется одновременность обоих актов рефлекторного комплекса



Подобного рода исследования позволили изучить и другие нейронные сети, участвующие в управлении всевозможными *фиксированными действиями* (дыхательное прокачивание воды, выделение чернильной жидкости, откладка яиц, сердечно-сосудистые комплексы фиксированных действий, защитные плавательные реакции, питание и др.).

## МЕХАНИЗМЫ ПЛАСТИЧНОСТИ В ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Как объяснить пластические изменения поведения на клеточном уровне? Продуктивными с научной точки зрения оказались *две гипотезы*. Одна гипотеза объясняла изменения в поведении *пластическими изменениями в нейронах или их отростках*, согласно другой — *в замкнутых нейронных цепочках происходит постоянная циркуляция нервных импульсов*. Гипотезы пластичности нейронов придерживался великий испанский нейрогистолог С. Рамон-и-Кахаль. Он писал в начале XX в.: «Способность нейронов к росту во взрослом организме и к созданию ассоциаций позволяет объяснить научение и тот факт, что человек может изменять системы своих идей. Наша гипотеза объясняет даже сохранность очень давних воспоминаний, таких, как воспоминания молодости в пожилом возрасте, при амнезии или психической болезни, ибо проводящие пути ассоциаций, которые существовали долгое время и упражнялись в течение многих лет, вероятно, очень прочны и к тому же образовались в то время, когда пластичность нейронов была максимальной».<sup>1</sup>

Современные гипотезы *пластических* изменений в нервной системе были сформулированы двумя видными теоретиками — психологом Д. Хеббом (1949) и физиологом Ю. Конорским (1970). Основная идея состоит в том, что хотя нейронная сеть взрослого мозга уже закончила свое формирование, эффективность межнейронных связей может быть изменена в некоторых пределах. Согласно этой гипотезе, синапсы (возможно, не все, а только определенных типов) могут изменять свою проводимость в результате изменений активности соответствующих нейронов. Такое свойство синапсов называют *пластичностью*. Более того, Конорский предположил, что при формировании нейронной сети в онтогенезе формируются не все возможные синапсы. Некоторое количество синапсов в мозге может формироваться в результате приобретения организмом новых видов поведения, другими словами, под влиянием обучения.

<sup>1</sup> Цит. по: Кэндел Э. Клеточные механизмы обучения. — М.: Мир, 1981. — С. 888—890.

Гипотеза динамических изменений в нейронной сети впервые была наиболее четко сформулирована А. Форбсом (1922). Основываясь на данных морфологии, он выдвинул предположение, что циркуляция (реверберация) потенциалов действия в нейронной сети происходит по замкнутым нейронным цепочкам, и такая реверберация лежит в основе кратковременной памяти. Через некоторое время реверберирующая нейронная активность приводит к формированию долговременной памяти. Д. Хебб писал по этому поводу: «Если аксон клетки А расположен настолько близко к клетке В, что может возбуждать ее, и если он многократно и непрерывно принимает участие в ее активации, то в одной или обеих клетках возникают какой-то процесс роста или метаболические изменения, и в результате эффективность клетки А как одного из активаторов клетки В возрастает».<sup>1</sup>

Идея реверберации очень импонировала физиологам благодаря тому, что на прекрасных рисунках Рамон-и-Кахаля участки нейронной сети часто изображались в виде замкнутых колец. Хебб полагал, что нейроны соединены между собой исключительно возбуждательными синапсами. Однако по мере накопления данных стало очевидно, что эти цепи часто содержали тормозные связи, которые должны предотвращать реверберацию возбуждения в такой нейронной сети.

Вместе с тем стали стремительно накапливаться данные о том, что активность в нейронной сети может изменять свойства синапсов, делая их, например, более проводимыми или, напротив, менее проводимыми. Исследование таких пластических возможностей отдельных нейронов оказалось чрезвычайно плодотворным.

Успешная разработка проблем пластичности нейронов стала возможной после введения в практику лабораторного эксперимента простых нервных систем. Как уже указывалось, это были нервные системы беспозвоночных и небольшие фрагменты нервной системы позвоночных, в том числе и теплокровных животных. Только на простых (малонейронных) моделях можно фиксировать изменения в реакции, приписывая их отдельному нейрону или его частям. Перед исследователями встали следующие вопросы.

- Каждый ли синапс пластичен?
- Что происходит в остальных структурах нейрона?
- Какая стимуляция наиболее эффективна?

Приведем несколько примеров из ранних исследований этой проблемы. Звездчатый ганглий симпатической нервной системы кошки устроен довольно просто: преганглионарные волокна образуют синапсы на нейронах ганглия (рис. 6.10, А). Отводя суммарную активность от постганглионарных волокон, можно было кос-

<sup>1</sup> Цит. по: Кэндел Э. Клеточные механизмы обучения. — М.: Мир, 1981. — С. 142.

венно изучать события в синапсах. Было обнаружено, что после кратковременной ритмической стимуляции пресинаптических аксонов (15 стимулов в 1 с в течение 10 с) число постсинаптических нейронов, активируемых при стимуляции моносинаптического пути, бывает сильно повышено в течение около 3 мин. В соседних

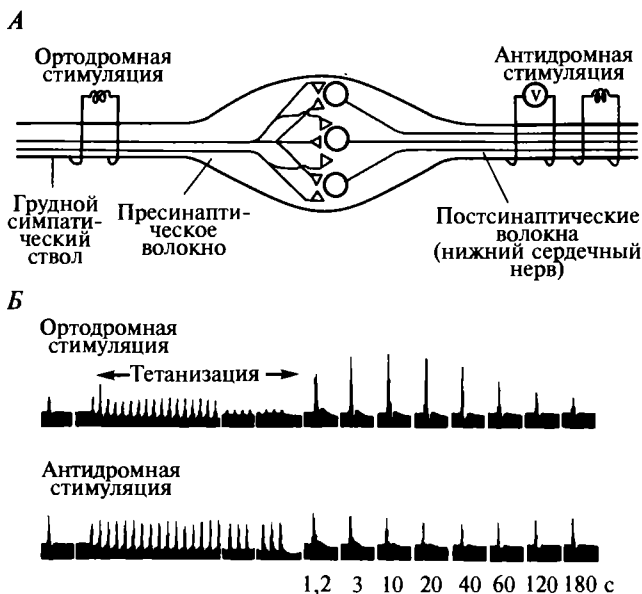


Рис. 6.10. Посттетаническое облегчение активности в звездчатом ганглии кошки:

**А** — схема звездчатого ганглия, показывающая моносинаптические связи между пресинаптическими (преганглионарными) аксонами в грудном симпатическом стволе и постсинаптическими (постганглионарными) волокнами в нижнем сердечном нерве. Сложные (суммарные) потенциалы действия отводятся внеклеточно от аксонов постсинаптических клеток после ортодромной стимуляции аксонов пресинаптических клеток или антидромной стимуляции постсинаптических клеток (с частотой 15/с в течение 10 с);

**Б** — эффекты ортодромной и антидромной стимуляции. Первая облегчает ответ на раздражение пресинаптических аксонов; это облегчение сохраняется около 120 с. Амплитуда облегченного ответа (отведенного от постсинаптических аксонов), возможно, создается синхронной импульсацией большего числа аксонов, чем до тетануса; она могла бы также объясняться увеличением амплитуды спайков в аксонах, которые перед этим разряжались. Чтобы сделать выбор между пресинаптической и постсинаптической гипотезами, изучили влияние антидромной тетанизации постсинаптических аксонов на амплитуду постсинаптического ответа. Антидромная тетанизация не вызывала облегчения. Это говорит о том, что облегчение, вызываемое ортодромной стимуляцией, обусловлено повышением эффективности ганглионарных синапсов: разряжается большое число клеток ганглия, и в результате амплитуда суммарного потенциала действия в постганглионарном нерве возрастает

нестимулируемых путях никаких изменений при этом не наблюдаются (рис. 6.10, Б). Поскольку это явление наблюдали после периода предварительной стимуляции, оно было названо *посттетанической потенциацией*. Уже в этом эксперименте было установлено, что постсинаптическое облегчение после стимуляции одного афферентного пути не усиливало ответа нейронов на синаптическую активацию по другому афферентному пути. Наблюдаемое облегчение, таким образом, является *гомосинаптическим*, т.е. обусловлено изменениями только в «работающем» синапсе.

Следующий вопрос был сформулирован так: «Где происходят эти изменения?». Напрашивалось два варианта ответа: пре-синаптически — например, увеличивается число квантов медиатора, которые выделяются на каждый импульс, или постсинаптически — повышается или чувствительность рецепторов постсинаптической мембраны к медиатору, или входное сопротивление постсинаптического нейрона. Попытка ответить на поставленные вопросы привела исследователей к формулировке нового понятия в физиологии высшей нервной деятельности — «нейронные аналоги условного рефлекса».

## НЕЙРОННЫЕ АНАЛОГИ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

Как писал нобелевский лауреат в области нейрофизиологии американец Р. Сперри, «функции мозга кристаллизуются в его структуре». Прекрасным примером единства структуры и функции является *гиппокамп*, или гиппокампова формация, представляющая старую кору. После того как С.С. Корсаков в середине XIX в. описал потерю памяти на текущие события у больных с разрушенным гиппокампом, эта структура мозга постоянно привлекает исследователей памяти. Феномены потенциации в нейронных цепях гиппокампа по своим свойствам похожи на процессы памяти.

## Функциональная нейроанатомия гиппокампа

На рис. 6.11 показано положение гиппокампа в мозге кролика, (это пример очень просто устроенного мозга, в котором гиппокамп занимает значительное место). Основные клеточные элементы гиппокампа представлены пирамидами. Данные нейроны имеют длинные апикальные (верхушечные) дендриты, ориентированные строго перпендикулярно к плоскости клеточного слоя, и ориентированные в противоположную сторону базальные дендриты (основания). Эти нейроны в связи с таким положением дендритов часто называют «двойными пирамидами». Кроме пирамидных ней-

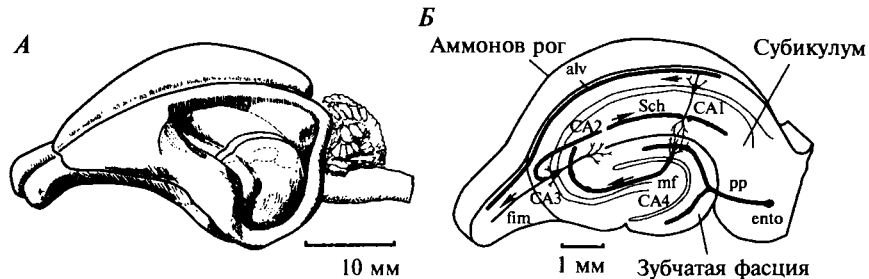


Рис. 6.11. Строение гиппокампа кролика:

*А* — вид сбоку на мозг кролика с удаленными теменной и височной областями коры, что позволило обнажить гиппокамп; *Б* — срез через гиппокамп; показаны основные связи гиппокампа: *alv* — *alveus*; *ento* — энторинальная кора; *fim* — бахромка; *pp* — перфорантный путь; *Sch* — коллатерали Шаффера; *mf* — мшистые волокна

ронов в гиппокампе имеется большое число мелких полиморфных клеток. Например, классик нейроморфологии испанец Р. Лоренто де Но (его основные работы относятся к 30-м годам XX в.) насчитывал 12 типов таких клеток. Наиболее известны из них корзинчатые нейроны. Их аксоны образуют плотные сплетения (корзинки) вокруг тел пирамидных нейронов.

Кратко опишем клеточное строение гиппокампа. На рис. 6.11, *Б* показан срез гиппокампа, на котором можно различить ряд клеточных слоев. В соответствии с их положением в гиппокампе выделяют *зубчатую фасцию* (*fascia dentata*) и *аммонов рог* (*cornu ammoni*). Зубчатая фасция представляет собой одиночный слой из плотно расположенных округлых зернистых клеток. По характеру группировки нейронов различных типов (по признакам цитоархитектоники) в гиппокампе выделяют четыре поля: CA1, CA2, CA3 и CA4. Зона CA1 граничит с субикулумом, зона CA4 переходит в зубчатую извилину, ее пирамидный слой непосредственно продолжается в виде гранулярного слоя (*g. dentatus*). Зубчатая фасция уникальна в том отношении, что она представляет собой только *внутреннее реле гиппокампа*. Ни один аксон зернистых клеток не уходит за пределы гиппокампа своего полушария в составе проекционных или комиссуральных связей. Пирамидные нейроны зон CA3 и CA4 формируют коллатерали, проецирующиеся на другие зоны гиппокампа (внутригиппокампальные связи). Субикулум по строению сходен с аммоновым рогом и также состоит из пяти слоев.

Отдельные поля гиппокампа связаны между собой многочисленными волокнами — *мшистыми путями* (аксоны многочисленных мелких нейронов), а также *коллатералими Шаффера* (тонкие веточки аксонов пирамид гиппокампа).

Физиологическими исследованиями показано, что основной афферентный путь, подходящий к зубчатой фасции, это *перфорирующий путь* (*tr. perforatus*), который начинается от энторинальной коры. Этот участок коры

в свою очередь получает обширные связи практически от всех участков коры больших полушарий головного мозга. Основным местом окончания перфорирующего пути в зубчатой фасции является средняя часть ее молекулярного слоя (*stratum lacunosum-moleculare*). Плотность волокон перфорирующего пути заметно редет в направлении от СА1 к СА3, и, вероятно, волокна не доходят до поля СА4.

Основной комиссурой, которая связывает гиппокампы обоих полушарий, является комиссура *psalterium*, которая составлена из коллатералей аксонов пирамидных нейронов. Исследование специальными методами (радиоавтография, транспорт прижизненных красителей и др.) показало, что волокна этой комиссуры связывают между собой симметричные участки гиппокампа.

Основной выход гиппокампа образован *аксонами пирамидных нейронов*. Эти системы образуют несколько подсистем.

**Первая подсистема** образована аксонами пирамид поля СА1 гиппокампа. Этот путь проецируется преимущественно на медиальное ядро мамиллярных тел. Отсюда через мамилло-таламический тракт (тракт Вик д'Азира) проецируется на переднюю группу ядер таламуса (ядра передне-вентральное, переднемедиальное и переднедорсальное). Ядра в свою очередь проецируются через поясной пучок на различные области поясной коры. Пути от поясной коры идут в энторинальную кору, от которой через проникающий тракт (*tr. perforatus*) проецируются в гиппокамп. Эта схема известна в мировой литературе как *круг Пейнетца*.

**Вторая подсистема** начинается от полей СА3-СА4 и идет к перегородке, латеральной преоптической области; участвует также в образовании медиального продольного пучка переднего мозга. Вторая подсистема включает пути, связывающие ряд структур лимбической системы головного мозга, включая и гипоталамус; они проецируются даже в ядра уздечки (*nucl. habenula*). Со структурами мозгового ствола гипоталамус связан системой перивентрикулярных волокон, а также волокнами пучка Шютца.

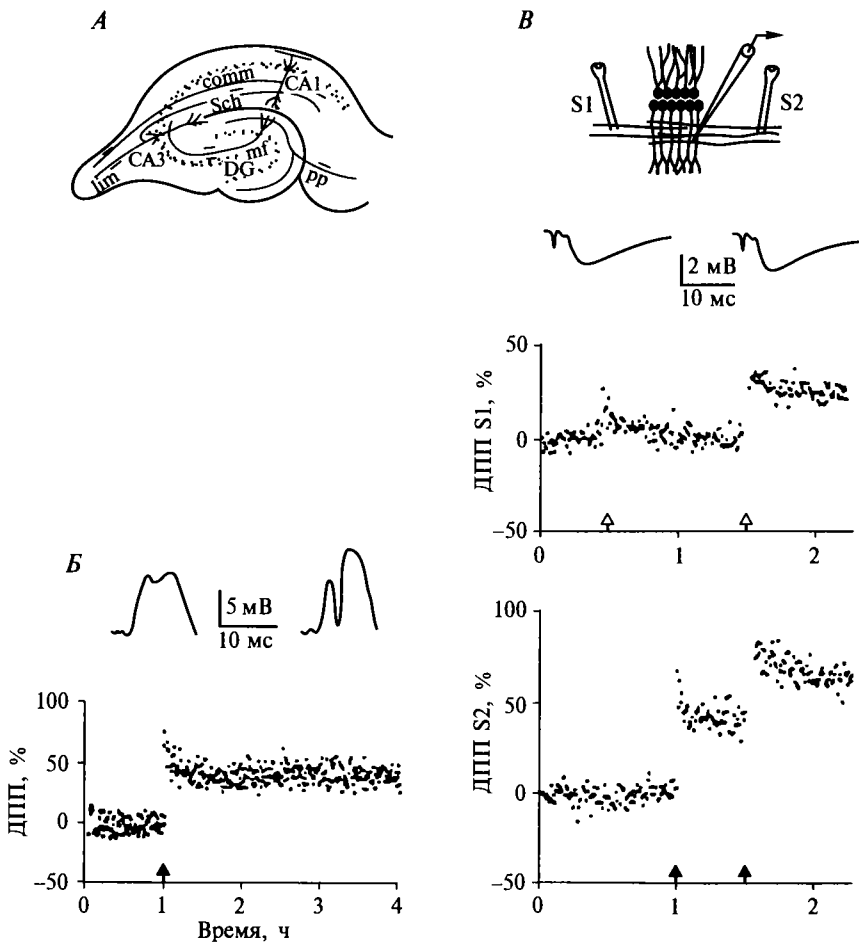
Из описанных данных по анатомии и связям гиппокампа в настоящее время в литературе сложилось представление, что гиппокамп является одной из центральных анатомических структур лимбического мозга.

## **Долговременная потенциация в гиппокампе как модель памяти**

В 1973 г. Т.В.Блисс описал феномен потенциации (усиления приходящего возбуждения) в гиппокампе. Он состоял в том, что предварительная стимуляция данного нейронного пути облегчала прохождение сигнала по этому пути. Феномен потенциации можно вызвать разными способами, но наиболее распространенным является стимуляция пучка волокон, идущих в составе проникающего пути (*tr. perforatus*), 50—100 электрическими стимулами с

частотой 100 Гц. Описанная экспериментальная модель оказалась очень полезной для исследования молекулярных механизмов памяти. Очень скоро после открытия самого феномена потенциации в гиппокампе научились получать *прижизненные слайсы* (срезы толщиной в среднем 300 мкм) гиппокампа новорожденных крыс, морских свинок и некоторых других лабораторных животных.

**Свойства длительной посттетанической потенциации (ДПП) в гиппокампе.** ДПП характеризуется тремя основными свойствами: *кооперативностью*, *ассоциативностью* и *вход-специфичностью* (рис. 6.12). Кооперативность проявляется в существовании пороговой интенсивности для получения ДПП; «слабый» тетанус волокон проникающего пути активирует относительно мало афферентных волокон и не запускает ДПП. Порог для индукции ДПП является



сложной (комплексной) функцией интенсиности и режима тетанической стимуляции; между «слабой» стимуляцией, которая вызывает только посттетаническую потенциацию, и «сильной», которая индуцирует ДПП, лежит промежуточный диапазон, вызывающий только кратковременную потенциацию. ДПП ассоциативен в том смысле, что «слабый» вход может потенцироваться (облегчаться), если одновременно тетанизируется конвергирующий «сильный» вход. Наконец, ДПП является специфической реакцией, потому что другие входы, которые не активировались в момент тетанической стимуляции, не вызывают ДПП.



Рис. 6.12. Основные свойства ДПП: кооперативность, ассоциативность и вход-специфичность:

**А** — упрощенная схема поперечного среза гиппокампа крысы, показывающая основные нейронные поля (гранулярные клетки зубчатой извилины (DG) и пирамидные клетки поля CA3 и CA1) и главные возбуждательные афферентные проекции (перфорантный путь (pp) от энторинальной коры к гранулярным клеткам, проекционные мшистые волокна (mf) от гранулярных клеток к клеткам CA3 и коллатерали Шаффера (Sch) — комиссуральная система, которая связывает ипсилатеральные и контралатеральные CA3 клетки с клетками CA1). На рисунке не показаны интернейроны, которые найдены в подполях гиппокампа и которые формируют мощные тормозные связи с основными клетками, образуя положительные и отрицательные обратные связи; com — комиссура; fm — бахромка; DG — зубчатая фасция;

**Б** — пример ДПП в перфорантном пути, записанной *in vivo*. На графике показан популяционный ВПСП, зарегистрированный от области клеточных тел на тестовый стимул за 1 ч — до и за 3 ч — после тетануса (частота 250 Гц, длительность 200 мс), в момент, который указан стрелкой. Произошло увеличение наклона переднего фронта и амплитуды популяционного ВПСП;

**В** — демонстрация свойств кооперативности, входной специфичности и ассоциативности. На диаграмме сверху показано расположение поля CA3 в препарате слайса гиппокампа. Две независимых группы волокон конвергируют на общую клеточную популяцию и стимулируются электродами S1 и S2, между ними показан электрод для экстраклеточной регистрации биоэлектрической активности популяции нейронов. Амплитуда стимула подобрана так, что электрод S1 активирует меньше волокон, чем электрод S2. Крутизна фронта популяционных ВПСП в ответ на попеременную стимуляцию через электроды S1 и S2 с интервалом 15 с представлена в виде графика как функция от времени. Стрелки указывают эпизоды тетанической стимуляции через S1 («слабый» путь, светлые стрелки) или S2 («сильный» путь, темные стрелки). Тетанус через S1 вызывает быстро затухающую фазу посттетанической потенциации, длящуюся 2—3 мин, с небольшим хвостом (затуханием), но это не приводит к устойчивому повышению синаптического проведения; сила стимула была ниже кооперативного порога ДПП. Более сильная тетанизация S2 (первая темная стрелка) вызывает посттетаническую потенциацию и сильную ДПП, но переноса эффекта к первому входу не происходит, что демонстрирует вход-специфичность для ДПП. При совместной тетанизации S1 и S2 совпадение активации слабого, подпорогового, входа с сильным входом вызывает ассоциативную ДПП в слабом входе. Графики фокального ВПСП, вызванные тестовым ударом по входу S1, записаны в синаптическом слое перед и после получения (индукции) ассоциативной ДПП

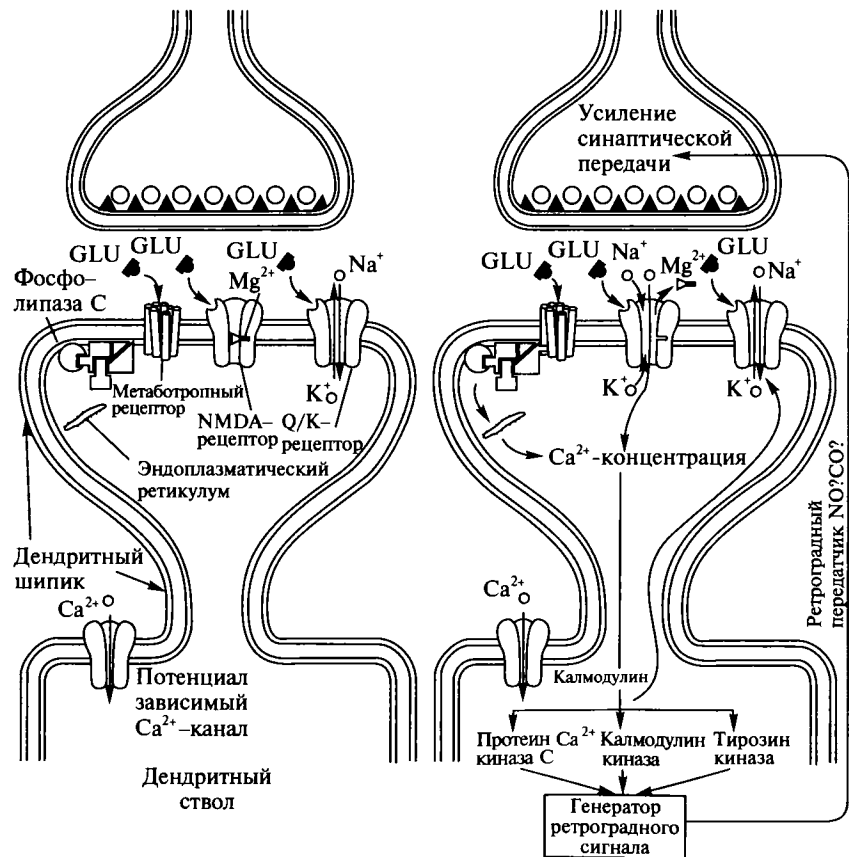


Перечисленные свойства ДПП очень напоминают свойства *временной связи* при образовании условных рефлексов. Например, ассоциативность является обязательным свойством временной связи. Свойство «вход-специфичность» также обязательно. Вспомните, что при образовании условного рефлекса вначале индифферентный сигнал становится условным. Другими словами, только этот сигнал становится вход-специфичным для получения условного ответа.

**Молекулярные механизмы пластичности синапсов в нейронных цепочках гиппокампа.** В основе облегчения синаптической передачи лежит свойство специальных рецепторов на клеточной пост-синаптической мембране. Это так называемые NMDA-рецепторы (N-метил-D-аспартат), которые при присоединении к ним молекулы глутамата открывают связанные с ними ионные каналы. При

**А** Синаптическая передача в норме

**Б** Индукция ДПП



потенциале покоя мембраны канал заблокирован ионом  $Mg^{++}$ . Если мембрана некоторое время деполяризована при высокочастотной стимуляции соответствующего пути (в данном случае проникающего), ион  $Mg^{++}$  удаляется из канала, оставляя его открытым для ионов натрия, калия и кальция. В результате концентрация ионов кальция в цитоплазме постсинаптической клетки увеличивается в сотни раз и в результате активируются кальций-зависимые киназы. Цепочка этих молекулярных событий вызывает облегчение синаптического проведения. Некоторое время состояние облегчения поддерживается высоким за счет включения в процесс ретроградных передатчиков, под воздействием которых увеличивается выброс медиатора из пресинапса (рис. 6.13).

Таким образом, нейрофизиологи, изучая так называемые клеточные (нейронные) аналоги условного рефлекса, пытаются расшифровать те молекулярные события, которые лежат в основе обучения и памяти. По признанию Э. Кэндела, такие аналоги — это лишь первый шаг к установлению связи между пластическими изменениями в нейронах и модификациями поведения; в этих аналогах экспериментатор должен искать изменения в свойствах нейронов, сходные с изменениями реакций при научении.

В павловской физиологической школе были хорошо известны основные принципы выработки условного рефлекса. Напомним те из них, которые необходимы в данном контексте:

- условный стимул должен опережать сигнал безусловного подкрепления;



Рис. 6.13. Механизм долговременной потенциации в гиппокампе. В соответствии с этой гипотезой рецепторные каналы N-метил-D-аспартат (NMDA) и не-NMDA (кваскилат/каинаат, Q/K) локализованы близко друг от друга на дендритных шипиках:

*А* — при одиночных активациях синапсов глутамат, выделяющийся из пресинаптической терминали, активирует оба типа рецепторов (NMDA и не-NMDA (Q/K)). Натрий и калий проходят только через не-NMDA (Q/K)-рецептор. NMDA-рецептор при потенциале мембраны, равном потенциалу покоя, заблокирован ионом магния;

*Б* — когда постсинаптическая мембрана деполяризована вследствие активации не-NMDA рецептор-каналов, что имеет место при высокочастотном тетанусе, который вызывает длительную посттетаническую потенцию (ДПП), деполяризация удаляет магниевый блок NMDA-канала. Это позволяет ионам  $Na^+$ ,  $K^+$  и  $Ca^{2+}$  проходить через NMDA-каналы. В результате увеличивается концентрация кальциевых ионов в шипиках дендритов, это активирует кальций-зависимые киназы (кальций/калмодулинкиназу и киназу C), что и приводит к ДПП. Вместе с тем ДПП в постсинаптической клетке приводит к выделению ретроградного передатчика, который активирует киназы в пресинаптической терминали и поддерживает тем самым повышенную синаптическую проводимость, лежащую в основе ДПП

- соотношение силы этих двух стимулов должно быть таким, чтобы условный сигнал имел меньшую физиологическую силу по сравнению с безусловным сигналом;

- многократное предъявление условного сигнала без подкрепления приводит к угашению условного рефлекса.

При работе на аналогах условного рефлекса быстро выяснилось, что условный рефлекс мог представлять собой или новую реакцию (классический условный рефлекс), или видоизменение существующей реакции на условный сигнал (так называемый «альфа-условный рефлекс»). Изменение условного ответа можно было получать даже при случайном сочетании двух сигналов — условного и безусловного (подкрепления). Такой тип пластических перестроек получил название *неассоциативного* условного рефлекса, а неассоциативную выработку альфа-рефлекса стали обозначать термином *сенситизация*. Все приведенные примеры пластичности (условный рефлекс, сенситизация, угашение) широко представлены в природе. Например, животные с весьма примитивной нервной системой, такие, как кишечнорастворимые, демонстрируют сенситизацию и привыкание. Этих двух форм пластических перестроек поведения им достаточно, чтобы успешно адаптироваться к условиям обитания. Все перечисленные виды пластичности есть также и у млекопитающих.

## **Механизм пластичности в организации поведения аплизии**

Приведем пример получения аналога условного рефлекса на одном нейроне из изолированного абдоминального ганглия аплизии (рис. 6.14). Использовали два афферентных пути, конвергирующих на одном идентифицируемом нейроне R2. Один путь стимулировали регулярно с 10-секундными интервалами — это аналог условного сигнала (вход А). Амплитуду стимуляции подбирали таким образом, чтобы на каждый стимул в постсинаптическом нейроне возникал ВПСП небольшой амплитуды. Другой путь активировали короткой серией импульсов, вызывающих в нейроне R2 импульсный разряд (вход Б). Стимуляцию по этим входам на нейрон R2 производили так, что стимуляция по входу А опережала стимуляцию по входу Б примерно на 300 мс. Многократное сочетание стимуляций по этим двум входам привело к увеличению амплитуды ВПСП по входу А в диапазоне 100—800 % (см. рис. 6.14). Такой тип пластичности получил название *гетеросинаптической потенциации* (облегчения). На этой модели было установлено, что входное сопротивление мембраны нейрона не изменяется. Поэтому было высказано предположение, что в гетеросинаптической потенциации участвует преимущественно пресинаптический механизм.

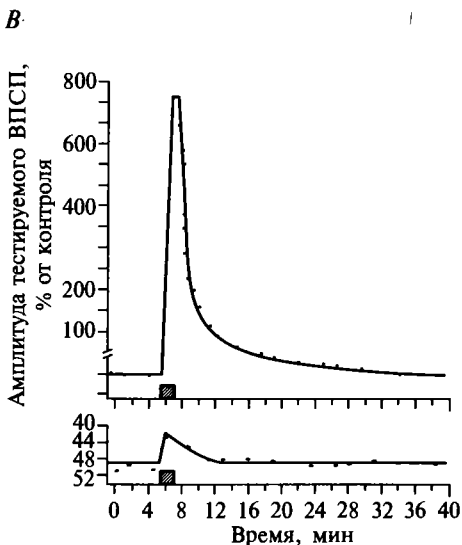
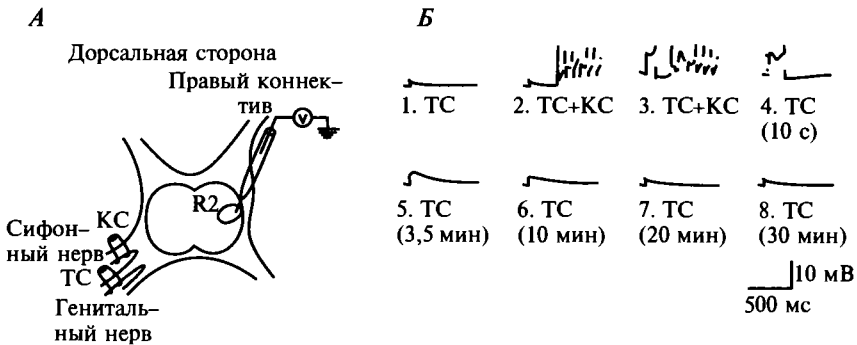


Рис. 6.14. Гетеросинаптическое облегчение:

**А** — схема опыта с внутриклеточной регистрацией ответов нейрона R2. Тестирующий стимул (ТС) воздействует на половой нерв каждые 10 с в течение всего опыта, кондиционирующий стимул (КС) — на сифонный нерв;

**Б** — отдельные записи из одного опыта: 1) ответ на тестирующий стимул (ТС) до сочетаний; 2) первое из девяти сочетаний тестирующего стимула с кондиционирующим (ТС + КС) (6/с в течение 1 с); 3) седьмое сочетание: видно сопутствующую деполаризацию и усиление ответа на тестирующий стимул; 4—8) примеры ответов на тестирующий стимул через 10 с и через 3, 5, 10, 20 и 30 мин после сочетаний соответственно;

**В** — временной ход гетеросинаптического облегчения (вариант опыта, представленного на схеме А). Кривая зависимости амплитуды ВПСП, вызываемых тестирующим стимулом, от времени и от сочетаний; период сочетаний указан заштрихованным квадратиком; нижняя кривая — средние значения мембранного потенциала. Длительность деполаризации, сопутствующей облегчению, мала по сравнению с периодом облегчения

Одна из главных проблем нейробиологии поведения — изучение механизмов научения и памяти. Необходимо ответить на вопросы: где хранятся следы памяти, в каких изменениях нейрона след фиксируется, требуется ли для научения реорганизация нейронной сети или все можно объяснить изменениями в существующих нейронных путях? Ответы на эти вопросы дает исследование нейронной сети, в которой имеют место модификации, связанные с научением. К самым простым видам модификации поведения относится *привыкание*, т.е. постепенное снижение ответа при повторном предъявлении стимула.

## Исследования привыкания и облегчения

Некоторые признаки привыкания указывают на то, что это настоящее обучение, а не снижение ответа, например, в результате утомления. Об этом, в частности, говорит спонтанное восстановление исходной амплитуды ответа. Можно получить также растормаживание привыкания, это происходит при неожиданном изменении параметров стимуляции.

Е. Н. Соколов (1958) выдвинул гипотезу, которая широко известна как *модель нервного стимула*. Гипотеза призвана была объяснить механизм распространенного в природе феномена уташения, или привыкания, установленного еще в павловской физиологической школе. Суть гипотезы состоит в предположении, что многократное

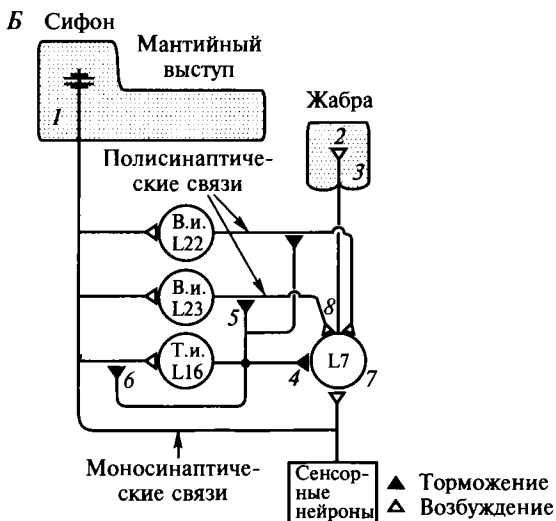
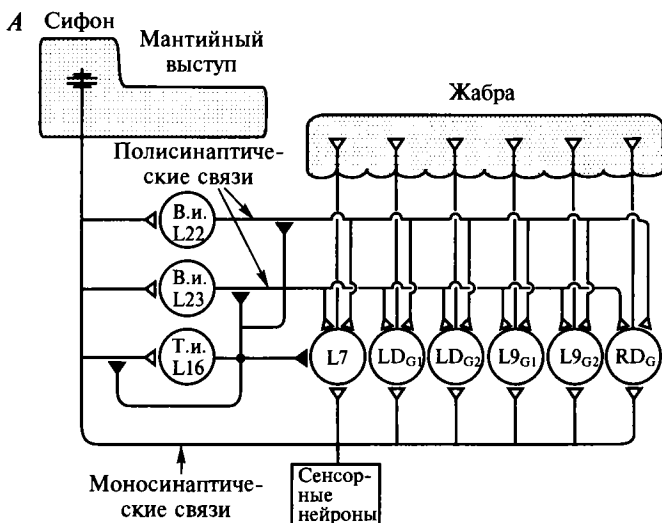


Рис. 6.15. Нейронная сеть жаберного компонента рефлекса на слабую стимуляцию сифона (схему всего рефлекса втягивания см. на рис. 6.9) (по Э.Кэнделу, 1980):

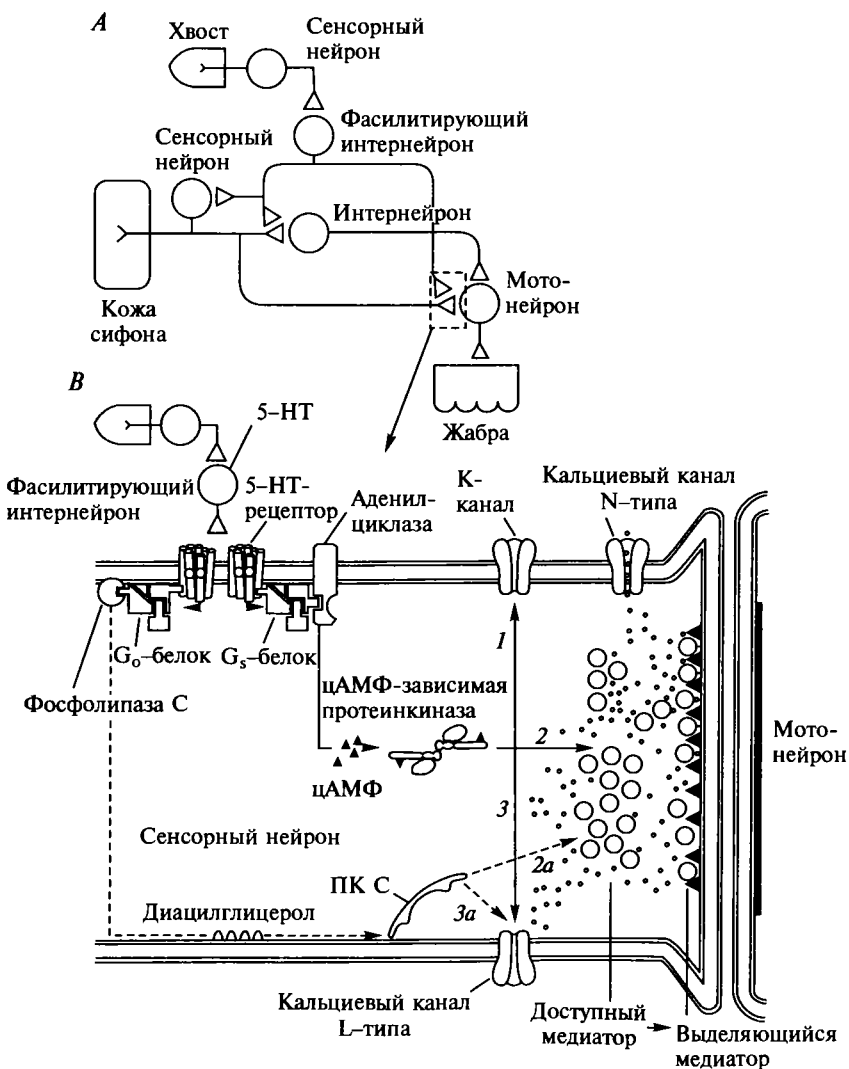
*А* — детальная схема. Сенсорные сигналы поступают от кожи сифона к жаберным мотонейронам по прямым полисинаптическим связям от сенсорных нейронов и через два возбуждающих интернейрона (В.и.) — L22 и L23 (на схеме синапсы показаны на телах клеток; в действительности они находятся на начальном сегменте аксона и его ветвях). Число сенсорных нейронов около 24. Представленные на схеме мотонейроны, возбуждающие и тормозные интернейроны (Т.и.) идентифицированы. Различия в величине моторных окончаний на жабре отражают различия в выходной активности разных мотонейронов;

*Б* — часть цепи с возможными местами пластичности: 1 — адаптация рецептора; 2 — депрессия нервно-мышечной передачи; 3 — мышечное утомление; 4 — накопление постсинаптического торможения в мотонейроне; 5 — постсинаптическое (или пресинаптическое) торможение возбуждающего интернейрона; 6 — пресинаптическое торможение сенсорного нейрона; 7 — падение сопротивления несинаптической мембраны мотонейрона; 8 — синаптическая депрессия между сенсорным и моторным нейронами

возбуждение некоторой нейронной сети одним и тем же стимулом в результате процессов пластичности отдельных синапсов создает такую матрицу измененных синапсов, которая приводит к угашению (торможению) реакции на данный стимул. Однако при изменении конфигурации входного сигнала происходит растормаживание (восстанавливается первоначальная амплитуда реакции на данный стимул) в силу того, что в процесс включаются синапсы, не подвергшиеся пластическим модификациям во время привыкания.



Опишем пример реакции привыкания у аплии, изученный в лаборатории Э. Кэндела. Слабые тактильные раздражения сифона аплии вызывают рефлекс втягивания жабры. При многократной стимуляции сифона втягивание жабры начинает ослабевать и, наконец, прекращается — произошло привыкание. Анализ мест возможного нахождения модифицированных синапсов привел исследователей к схеме, показанной на рис. 6.15. Изменения могли быть в рецепторах кожи сифона (*точка 1*), в нервно-мышечном синапсе (*точка 2*) или в мышце (*точка 3*) (рис. 6.15, *Б*). Чтобы выбрать возможные варианты, нужно внутриклеточно раздражать мотоней-



рон (L7), непосредственно иннервирующий жабру, сохранив параметры стимуляции такими же, которые применяли в случае получения привыкания тактильной стимуляцией сифона. В специальных экспериментах было показано, что даже когда наступило привыкание, прямая стимуляция мотонейрона (L7) продолжала вызывать ответ обычной амплитуды.

Следующий этап анализа — исследование роли *сенсорной адаптации*. Для этого регистрировали активность одиночных афферентных волокон в периферических нервах от сифона и активность одиночных сенсорных нейронов L22, L23 и L16 (внутриклеточно). Оказалось, что ответы сенсорных нейронов не изменились в процессе привыкания. Более того, привыкание можно получить, стимулируя электрическими импульсами нерв, не затрагивая рецеп-



Рис. 6.16. Молекулярные события, приводящие к повышению чувствительности жабры (сенситизации) и облегчению (фасилитации) синаптического проведения между сенсорным нейроном и мотонейроном (по Э. Кэнделу, 1980):

*А* — сенситизацию жабры получают приложением повреждающего стимула к другой части тела, в данном случае к хвосту. Стимуляция хвоста активирует сенсорные нейроны, которые возбуждают фасилитирующие интернейроны. Некоторые из фасилитирующих нейронов используют серотонин в качестве своего трансмиттера, формируют синапсы на терминалиях сенсорных нейронов, иннервирующих кожу сифона. Благодаря им усиливается выброс трансмиттера из сенсорных нейронов за счет процесса пресинаптической фасилитации;

*Б* — пресинаптическая фасилитация в сенсорных нейронах происходит вследствие следующих биохимических реакций. Действие серотонина, как фасилитирующего медиатора (облегчающего передатчика), приводит к увеличению выброса медиатора за счет непосредственной модуляции процесса выброса, а также вследствие закрывания калиевых каналов. В результате затягивается потенциал действия и, как следствие этого, увеличивается входящий поток ионов  $Ca^{2+}$  через кальциевые каналы. Серотонин запускает эти процессы за счет связывания с рецептором, они увеличивают количество G-белка, что приводит к увеличению активности аденилциклазы. Аденилциклаза переводит АТФ в цАМФ, вследствие чего уровень цАМФ в терминалии сенсорного нейрона возрастает. цАМФ активирует цАМФ-зависимую протеинкиназу за счет присоединения к ее регуляторной субъединице, происходит активация каталитической субъединицы. Каталитическая субъединица затем фосфорилирует калиевые каналы, изменяется конформация каналов, и ионный ток через канал уменьшается (*путь 1*). Это приводит к затягиванию потенциала действия и увеличивает вход  $Ca^{2+}$ , и таким образом увеличивается выброс медиатора. Серотонин приводит к увеличению доступности медиатора за счет мобилизации синаптических пузырьков из общего пула пузырьков в активных зонах, а также непосредственно увеличивая эффективность машинерии выброса медиатора за счет экзоцитоза (*путь 2*). Серотонин способствует открытию L-типа  $Ca^{2+}$  каналов (*путь 3*). Второй и третий пути отражают совместную активность цАМФ-зависимой протеинкиназы и протеинкиназы С (ПК С). Вторая киназа активируется серотонином (*пути 2а и 3а*). Протеинкиназа С активируется серотонином через другой рецептор, который увеличивает количество G-белка ( $G_o$ ), активирующего фосфолипазу. Последняя в свою очередь стимулирует диацилглицерол в мембране, а он активирует киназу С



торы. Сделан вывод, что привыкание в этом эксперименте является следствием изменений в центральных синапсах. Вопрос — каких? Внутриклеточная регистрация от мотонейрона (L7) в процессе привыкания показала постепенное снижение его разряда в данный период. Поскольку сокращение жабры определяется активностью трех крупных и трех малых мотонейронов (см. рис. 6.9), частота разряда каждого из этих нейронов достаточно тесно коррелировала с амплитудой рефлекса втягивания жабры.

Снижение частоты импульсации мотонейрона могло быть следствием изменения порога его ответа, но, как оказалось, порог на внутриклеточно приложенные деполяризующие импульсы тока в процессе привыкания не изменился. Отсюда был сделан вывод, что изменения произошли на синаптическом входе. Действительно, в процессе привыкания к тактильной стимуляции амплитуда сложного<sup>1</sup> ВПСП в мотонейроне снижалась. Отдых или растормаживающая стимуляция восстанавливали исходную амплитуду ВПСП.

Следующий этап анализа механизма привыкания был связан с созданием двух упрощенных препаратов. Один препарат был назван *системой изолированного рефлекса*. У моллюска извлекали жабру, сифон и абдоминальный ганглий; весь препарат помещали в камеру с проточной аэрируемой охлажденной морской водой. Сифон раздражали механическими стимулами постоянной силы, действующими на определенные точки кожи. Движение жабры регистрировали фотоэлементом и одновременно внутриклеточно регистрировали активность мотонейрона (см. рис. 6.8). Другой препарат назвали *системой изолированного ганглия*. Из тела моллюска извлекали только ганглий, помещали его в камеру с проточной морской водой и исследовали (внутриклеточно) ответы мотонейрона (L7) в ответ на электрическую стимуляцию сенсорных нервов, идущих от кожи сифона.

В обоих препаратах сложные ВПСП в мотонейроне (L7) в ответ на натуральные или электрические стимулы были сходны с теми, которые возникают в ответ на естественные раздражения сифона у интактного животного. Такие препараты позволяли исследовать поведение животного на разных уровнях — от целого организма до упрощенных нейронных систем, которые, как было определено выше, являются нейронными аналогами научения. Эти препараты обладают одним неоспоримым преимуществом — они составляют подлинную микроцепь, которая содержит решающие компоненты полной нейронной сети, ответственные за данное поведение.

Продолжая анализ механизма привыкания, исследователи производили электрическую стимуляцию отдельных механорецепторных нейронов. Каждый импульс сенсорного нейрона создавал в

---

<sup>1</sup> Сложная форма ВПСП регистрируется вследствие того, что на данном мотонейроне оканчиваются синапсы от нескольких сенсорных интернейронов.

мотонейроне жабры (L7) такой же ВПСР, какой возникал при локальном тактильном раздражении кожи. Оказалось, что этот ВПСР тоже подвержен депрессии при ритмической стимуляции и восстанавливается после отдыха (в течение не менее 15 мин). Другими словами, ВПСР в ответ на электрическую стимуляцию механорецепторных нейронов вел себя точно так же, как ВПСР в ответ на естественную стимуляцию кожи сифона. Это позволило сделать вывод об изменении эффективности возбуждающих синапсов на мотонейроне (см. рис. 6.15). Подобная депрессия наблюдается не только в нейроне L7, но и в других мотонейронах жабры (см. рис. 6.9).

При определенных режимах стимуляции в этом препарате можно наблюдать феномен *облегчения (фасилитации)* синаптической передачи. На рис. 6.16 показана суммарная схема с указанием мест локализации синапсов, подверженных облегчению. Такие синапсы образуются отростками сенсорных нейронов на трех интернейронах и различных мотонейронах жабры и сифона. Проведенные исследования позволили прийти к выводу, что *основной нервный субстрат привыкания и фасилитации рефлекса втягивания жабры — это синапсы сенсорных нейронов на мотонейронах и вставочных нейронах.*

## **Исследование механизмов кратковременной и долговременной памяти**

После того как было установлено, что почти все формы научения обусловлены как *кратковременными*, так и *долговременными следами памяти*, предпринимались попытки выяснить, представляют ли собой эти две формы памяти отдельные процессы или же это только две фазы одного процесса. Широкое распространение получила гипотеза, которая была впервые сформулирована Д. Хеббом (1949): кратковременная память представлена *динамической*, легко прерываемой электрической *активностью*, тогда как долговременная память связана с более *стойкими структурными изменениями* (например, белков мозга). Этот процесс в дальнейшем получил название *консолидации следов памяти*. Предположение подтверждалось многочисленными лабораторными данными, в которых было показано, что любые воздействия, нарушающие функции головного мозга (распространяющаяся корковая депрессия, аноксия мозга, нарушение белкового синтеза и пр.), ведут к блокированию кратковременной памяти у животных (подробнее см. в гл. 12). Оказалось, что привыкание и облегчение также могут протекать по схеме кратковременного и долговременного процессов.

Одно из существенных различий биохимического механизма долговременной и кратковременной памяти состоит в том, что

торможение транскрипции и трансляции в белковом синтезе избирательно ухудшает долговременную память, но не влияет на кратковременную память. Это было установлено впервые при обучении грызунов, цыплят, золотых рыбок и других экспериментальных животных *реакции избегания*. Достоинство реакции состоит в том, что она биологически чрезвычайно важна для организма и поэтому образуется очень быстро. При воздействии на мозг факторами, которые сильно, но кратковременно дезорганизуют его работу (электрический шок, блокаторы белкового синтеза, охлаждение и пр.), было установлено, что разрушение образованного навыка существенно зависит от длительности периода, прошедшего после обучения. На основании этих данных было сформулировано важное положение, согласно которому *для обучения необходим синтез РНК и белка в ограниченном отрезке времени («временном окне»)*. В экспериментах на животных дефицит памяти проявляется, если торможение белкового синтеза происходит в интервале менее одного часа после обучения. Обязательным требованием для консолидации следа памяти является синтез белка и РНК во время периода консолидации. Это правило должно выполняться как для беспозвоночных, так и для позвоночных животных.

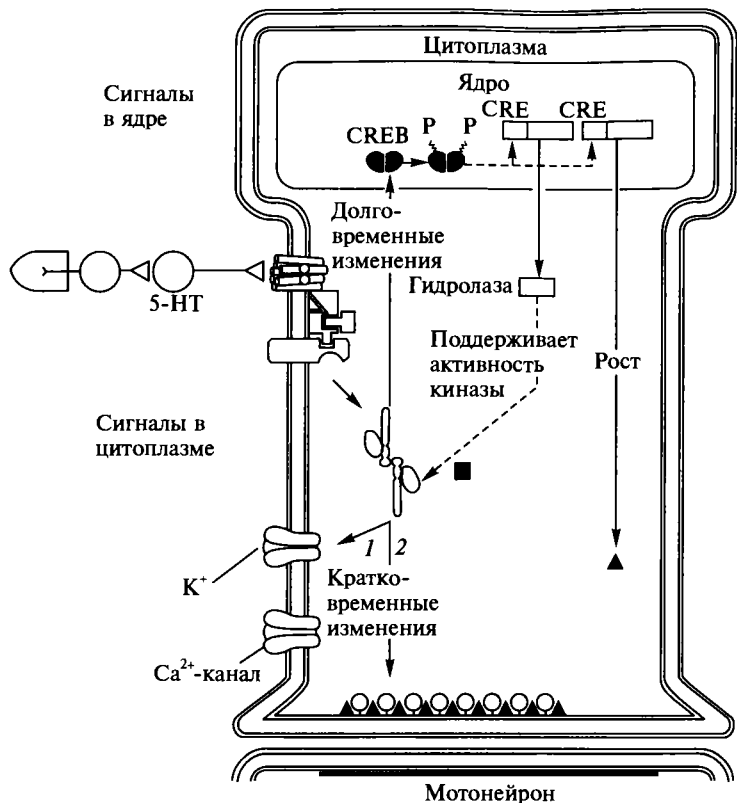
С позиций современной молекулярной биологии очевидно, что перевод кратковременной памяти в долговременную через *процесс консолидации* уже предполагает *экспрессию генов*. Временное окно для консолидации должно коррелировать с каскадом *генной индукции*, в которую «включаются» ранние гены, активированные экспрессией факторов транскрипции. Включение генов приводит к экспрессии существенных факторов транскрипции, а это в свою очередь вызывает экспрессию эффекторных генов. В соответствии с этой гипотезой клеточные корреляты временного окна были обнаружены как при долговременной потенциации в гиппокампе у млекопитающих, так и при долговременной сенситизации у аплизии. На клеточном уровне процесс включает синтез РНК и белка непосредственно после индукции, указывает на то, что обучение включает новые гены в соответствующих клетках в ответ на стимуляцию.

**Клеточные механизмы обучения у аплизии.** Благодаря углубленному анализу был идентифицирован ряд *ключевых нейронных цепей рефлекса* отдергивания жабры. Стимуляция хвоста, как было описано выше, вызывает условно-рефлекторное отдергивание жабры вследствие активации по крайней мере трех классов *фасилитирующих (сенсibiliрованных) интернейронов*, один из которых — *серотонинергический*, т.е. медиатором синаптической передачи в нем является *серотонин* (см. рис. 6.16). Эти интернейроны действуют на сенсорные нейроны, увеличивая выделение медиатора в синапсе «сенсорный нейрон — мотонейрон». Хотя этот рефлекс имеет как моно-, так и полисинаптические компоненты, рассмотрим толь-

ко моносинаптическую часть цепочки и используем ее в качестве теста для дальнейшего исследования. Как кратковременная, так и долговременная память, по-видимому, совместно используют серотонинергические интернейроны, и изменения в соответствующем синапсе отражаются на поведении моллюска. В эксперименте долговременная фасилитация может быть вызвана аппликацией серотонина, который в естественных условиях (*in vivo*) выделяется интернейронами, активированными стимуляцией хвоста. Поведенческий ответ в виде длительного усиления проводимости в синапсе сенсорный нейрон — мотонейрон зависит в этом эксперименте от количества добавленного в раствор серотонина. Электрический импульс, приложенный к микропипетке при электрофорезе, стимулирует выделение содержащегося в ней фиксированного количества серотонина. Один импульс серотонина вызывает кратковременное усиление синаптического проведения даже тогда, когда заторможен синтез и белка, и РНК. Однако при нанесении пяти импульсов серотонина усиление синаптического проведения сохраняется долго (до 24 ч). При торможении белкового и РНК-синтеза усиление блокируется. Таким образом, долговременная фасилитация очень похожа на долговременную память, которая требует участия белка и генов (что не обязательно для процессов кратковременной памяти).

Рассмотрим этот процесс подробнее. Одиночный удар по хвосту или один импульс серотонина активируют серотониновые рецепторы. Активация медиаторных рецепторов стимулирует аденилциклазу, что приводит к увеличению уровня вторичного посредника цАМФ, который активирует протеинкиназы А (ПК А) или протеинкиназы С (ПК С). Как ПК А, так и ПК С фосфорилируют калиевые каналы, что приводит к их закрытию. Вследствие этого потенциал действия затягивается, это увеличивает вход  $Ca^{2+}$  через N-каналы, который является кофактором процесса выделения медиатора (см. рис. 6.16).

Первые сведения о роли ПК А в долговременной памяти были получены в работах, показавших, что консолидация следа памяти чувствительна к торможению синтеза РНК и белка. Это могло указывать на важность фактора транскрипции РНК для консолидации. Действительно, пропускание через нейронную цепочку пяти серотониновых импульсов вызывало экспрессию различных генов, включая ранние гены и поздние эффекторные гены. С помощью флуоресцентной метки удалось проследить путь каталитической субъединицы ПК А. Было показано, что она транслоцируется в ядро сенсорного нейрона в ответ на повторные импульсы серотонина. В эукариотических клетках специальный белок (CREB — cAMP-response element binding protein) является транскрибирующим фактором, критическим для экспрессии гена в ответ на активацию (фосфорилирование) ПК А (рис. 6.17).



Таким образом, исследования транскрипционного фактора (CREB-белка) у аплизии привели исследователей к выводу, что *регуляция транскрипции с помощью ПК А — ключевое событие в индукции долговременной памяти*. Например, блокирование CREB внутриклеточным введением соответствующих антител в сенсорные нейроны избирательно блокировалась долговременная фасилитация. Все эти данные подтверждали сформулированную гипотезу о том, что в консолидации памяти необходимо участие генома.

**Изучение клеточных механизмов обучения у дрозофилы.** Имеется ли описанный выше механизм у других организмов? Первые доказательства были получены на плодовой мушке (*Drosophila*). Уже самые первые работы показали, что, как и у аплизии, в процессах обучения и долговременной памяти участвуют цАМФ и ПК А. Детальный молекулярный анализ провели на трех мутациях, нарушающих память. Вызывали экспрессию торможения ПК А тепловым шоком и тем самым блокировали промотор обучения. Подвергнутые такому воздействию животные теряли способность к

Рис. 6.17. Блок-схема главных мест изменений в сенсорных нейронах рефлекса отдергивания жабры, которые приводят к долговременной фасилитации (долговременной памяти) у аплии (по Э. Кэнделу, 1980):

*путь 1* — активация протеинкиназы А; *путь 2* — структурные изменения 5-НТ — серотонин-медиатор, выделяющийся фасилитаторным нейроном; возбуждение сенсорного нейрона инициирует кратковременную и долговременную фасилитации (модели процессов памяти).

*Кратковременная фасилитация* (длящаяся от нескольких минут до нескольких часов) вовлекает ковалентную модификацию предсуществующих белков (*пути 1 и 2*). Серотонин активирует трансмембранный рецептор, что приводит к активации ГТФ-связанного белка, который стимулирует усиление энзима аденилциклазы. Она переводит АТФ в форму цАМФ, которая является вторичным передатчиком. В свою очередь, цАМФ активирует протеинкиназу А, которая фосфорилирует и ковалентно модифицирует многочисленные белки-мишени. Эти модификации включают закрытие калиевых каналов (*путь 2*), а также участвуют в увеличении доступности и реализуемости (*путь 1*) медиатора. Длительность этих модификаций определяет длительность следа кратковременной памяти.

*Долговременная фасилитация* (длящаяся сутками) вовлекает синтез новых белков. Включение этого механизма инициируется протеинкиназой А, которая транслонируется в ядро, где с помощью фосфорилирования одного или нескольких транскрипционных активаторов, принадлежащих семейству белков CREB, активируются два типа эффекторных генов, где закодировано два класса белков. Ингибиторы белкового синтеза во время обучения блокируют экспрессию этих двух классов белков. Один тип белков ■ является компонентом специфической протеазы, которая поддерживает продолжающуюся активность протеинкиназы А. Этот процесс приводит к фосфорилированию субстратных белков в *путях 1 и 2*. Другой тип белков ▲ способствует росту активных зон и развитию новых синаптических соединений

обучению. Мутация *dunce* (болван, тупица) вызывает дефект в цАМФ-фосфодиэстеразе, мутация *rutabaga* (брюква) — дефект кальций/калмодулиннезависимой аденилилциклазы, мутация *amnesiac* (забывчатый) — дефект в нейропептиде, который выполняет роль рецептора аденилилциклазы.

## МОЛЕКУЛЯРНЫЕ КАСКАДЫ В ПРОЦЕССЕ КОНСОЛИДАЦИИ ПАМЯТИ

Для исследования изменений содержания белков, которые появляются в сенсорных нейронах аплии при обработке их серотином, использовали количественный двухмерный электрофорез в геле. Он показал наличие трех разделенных во времени моментов увеличения содержания специфических белков. В течение первого часа экспозиции с серотином или после появления цАМФ в этих нейронах появляется группа из 10 белков. За этим ранним изменением в содержании специфических белков следуют еще две «белковые волны». Пик второй «волны» наступает спустя три часа,

в то время как пик третьей группы белков достигает своего устойчивого уровня более медленно. Появление каждой из этих групп белков требует синтеза РНК, указывая на то, что данные изменения имеют место на уровне регуляции транскрипции. Таким образом, *долговременная фасилитация у аплизии вызывает каскад активаций генов*. Этот процесс имеет много общего с активацией генов факторами роста.

Были идентифицированы *ранние гены*, которые вовлекаются во время этих трех волн белкового синтеза. Индукция мРНК наблюдается даже в присутствии ингибиторов белкового синтеза, что является важной характеристикой ранних генов — *fos*, *jun* и *zif268*. Таким образом, некоторые гены, появляющиеся в результате активации фактора транскрипции (CREB), сами являются *транскрипционными факторами*, вовлекающими каскад данных факторов.

Торможение функции гидролаз с помощью инъекции антител в сенсорный нейрон блокирует долговременную фасилитацию, но не влияет на кратковременные процессы. Методом инъекции в сенсорные нейроны олигонуклеотида, имеющего соответствующее место связывания, в различные интервалы после обработки серотонином было установлено, что для блокирования долговременных процессов консолидации памяти необходимо длительное время. При инъекции этого олигонуклеотида в сенсорный нейрон через 1, 6 или 9 часов после обработки серотонином степень торможения фасилитации изучали в течение 24 ч. Олигонуклеотид не оказывал влияния на фасилитацию только через 12 ч после обработки серотонином. Таким образом, через 12 ч с момента обработки серотонином синаптическая фасилитация уже не зависела от активности ранних генов. Эти данные показали, что определенные ранние гены отвечают за молекулярные компоненты фазы консолидации, которая приводит к экспрессии эффекторных генов, а они, в свою очередь, были необходимы для стабилизации долговременного хранения памяти. Стабилизация достигается, возможно, *ростом новых синаптических связей*, а некоторые из эффекторных генов могут играть важную роль в *формировании новых синапсов*.

Тип эксплицитной (см. гл. 12) памяти в настоящее время связывают с нашей способностью, например, запоминать лица, места и объекты. Субстратами этого вида памяти являются *гиппокамп* и *медиальная височно-лобная система* головного мозга. По мере развития экспериментальной техники, которая позволяет получать трансгенных животных, становится все более очевидным, что мыши являются прекрасной генетической системой для изучения роли продуктов отдельного гена в синаптической пластичности и хранении памяти.

У грызунов пространственное и контекстуальное (contextual) обучение особенно хорошо документировано. Известно, что эти формы обучения чувствительны к разрушению гиппокампа. Опре-

деленные физиологические свойства гиппокампа грызунов также потенциально важны, как и те клеточные механизмы, которые могут лежать в основе хранения памяти. Во-первых, на уровне гиппокампа осуществляется клеточный механизм обучения — долговременная потенциация, которая, как считают, может участвовать в некоторых аспектах пространственной памяти. Специальные исследования на крысах показали, что отдельные нейроны гиппокампа активируются, если животное находится в строго определенном месте пространства экспериментального лабиринта. Эти данные позволили выдвинуть гипотезу, что в гиппокампе сформирована пространственная карта<sup>1</sup>.

В гиппокампе, как и в абдоминальном ганглии аплии, поздняя фаза *синаптической пластичности* может быть охарактеризована в *физиологических, молекулярных и генетических терминах*. Изменение этой поздней фазы у млекопитающих избирательно отражается в дефиците долговременной гиппокампазависимой памяти. Для всех форм обучения имеются доказательства существования по крайней мере двух стадий памяти — кратковременной и долговременной. Более того, обе стадии представлены на клеточном уровне: кратковременная вовлекает ковалентную модификацию предсуществующих белков, долговременная фаза — транскрипцию и синтез новых белков.

До сих пор описывались положительные регуляторные механизмы, определяющие переход от кратковременной к долговременной синаптической фасилитации. Оказалось, что молекулярные механизмы этих процессов сходны с регуляторными механизмами роста и развития клеток. В этих процессах принимают участие ранние гены (онкогены), такие, как *myc* и *src*, которые кодируют белки, приводящие к делению клетки.

Онкогены, которые исходно были идентифицированы как гены, переносимые вирусами, являются причиной трансформации клетки. Однако вскоре было обнаружено, что эти гены могли быть результатом мутации нормальных клеточных генов. Например, рост опухоли происходит в результате увеличения или изменения активности генного продукта, что приводит к нарушению регуляции в некоторых компонентах путей роста клеток. Исследование контроля роста клетки привело к открытию группы генов, продукты которых подавляют деление клетки. Некоторые опухоли, например опухоль сетчатки, известная как ретинобластома, возникает в результате утери обоих аллелей этого гена в локусе. Эта рецессивная болезнь, наследуемая генетически, происходит в результате соматической мутации, причиной которой является инактивация генов, подавляющих опухолевой рост. Такие гены в норме предотвращают деление клеток. Гены, подобные тем, которые вызывают ретинобластому, были идентифицированы по утере способности клеток к пролиферации.

<sup>1</sup> O'Keefen J., Dostrovsky J. Hippokampus as a spatial map. Brain Res. 1971.



Исследования последних лет показали также, что негативные регуляторные механизмы важны и во время эмбрионального развития. Они предотвращают попадание клетки в определенные пути дифференцировки. Эти данные подняли вопрос: имеются ли подобные тормозные регуляторные механизмы, которые выступают как гены-супрессоры памяти, и могут ли они участвовать в роли модуляторов памяти?

Исследования последних лет показали, что переход от кратковременной фасилитации к долговременной у аплии вызывает инактивацию генных продуктов, что выражается в торможении консолидации памяти. Долговременная фасилитация требует не только позитивных регуляторных механизмов для запуска факторов транскрипции (CREB), но и сопутствующего удаления некоторых тормозных ограничителей. Были выделены *три главных тормозных ограничителя*: освободитель репрессии с помощью CREB2, поддерживающаяся активация ПК А в результате регулируемого протеолиза регуляторных субъединиц ПК А и удаление ингибитора синаптического роста. Рассмотрим каждый из них отдельно.

Эксперименты, направленные на изучение молекулярной характеристики фактора транскрипции (CREB) у аплии, дали ясные доказательства существования репрессивных механизмов, которые препятствуют процессу консолидации. Семейство регуляторных белков транскрипции принадлежит более обширной группе ДНК-связывающих белков. Благодаря этому возможна весьма эффективная регуляция порога долговременной фасилитации уже на ранних стадиях. Это означает, что *долговременные процессы консолидации находятся под двойным контролем: активируются и репрессируются специальными белками*.

Возможно, CREB критически необходим для включения формирования долговременной памяти, и возрастание активности CREB при помощи сверхэкспрессии активатора изоформы или торможения репрессорной изоформы в результате приводит к обучению типа озарения, или инсайта. Человек демонстрирует также фотографическую память, часто связанную с историческими событиями или чрезвычайными событиями собственной жизни. Важно то, что восприятие этих событий было окрашено эмоционально. Такие «вспышки» памяти, особенно детальные и яркие воспоминания, могут сохраняться всю жизнь. Заманчиво предположить, что семейство CREB-молекул, регулирующих транскрипцию, может принимать участие в подобной феноменологии памяти человека (см. также гл. 12).

По результатам исследований на клеточном уровне (как на аплии, так и млекопитающих) была выдвинута гипотеза, предполагающая, что память формируется за счет *роста новых синаптических связей*. Например, в рефлексе отдергивания жабры у аплии возникающая долговременная сенситизация вызывает структур-

ные изменения в сенсорном синапсе уже после приложения пяти импульсов серотонина. Эта процедура приводила к 50%-му увеличению площади синаптического контакта. Подобный рост новых синаптических связей между сенсорным и моторным нейронами может быть индуцирован в интактном ганглии внутриклеточной инъекцией цАМФ или обработкой нейрона серотонином. Появление новых синапсов протекало параллельно функциональной синаптической фасилитации. Все структурные изменения блокировались ингибиторами РНК или ингибиторами белкового синтеза. Интересно, что подобные структурные изменения во время долговременной фасилитации можно было вызвать одним импульсом серотонина после связывания специфическими антителами белка, тормозящего формирование памяти. Методом флуоресцентной метки варикозов сенсорного нейрона было показано, что сочетание одиночного импульса серотонина с инъекцией специального белка действует как на морфологический репрессор, так и на функциональные изменения, которые сопровождают долговременную фасилитацию.

Были описаны структурные изменения на двух разных уровнях синаптической организации, вызванные долговременной сенситизацией. Во-первых, сенситизация приводит к увеличению количества и размеров везикул в активной зоне сенсорного нейрона. Во-вторых, происходит приблизительно двукратное увеличение общего количества пресинаптических варикозов, и это явление распространяется на аксональные разветвления каждого сенсорного

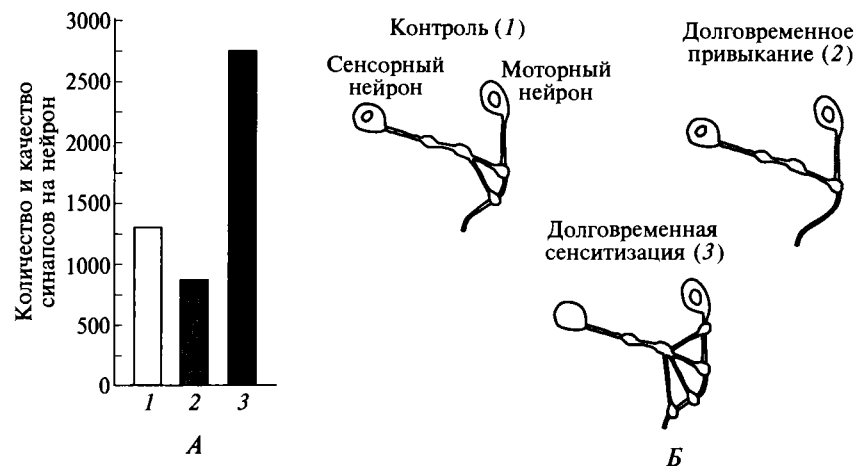


Рис. 6.18. Долговременное привыкание и сенситизация, которые приводят к изменениям в пресинаптических терминалиях сенсорного нейрона *Aplysia* (по Дж. Бэйли, Т. Чен, 1983):

*А* — гистограмма количества синапсов; *Б* — морфологические изменения

нейрона (рис. 6.18). Все описанные изменения наблюдали только в пресинаптической клетке. Увеличение количества активных зон и варикозов сохраняется до трех недель. Это показывает, что увеличение количества синапсов — наиболее вероятное структурное изменение, которое вносит свой вклад в поддержание долговременной сенситизации. Важность структурных изменений синаптической пластичности подчеркивается наблюдением, что при блокировании специального нейропептида утрачиваются синаптические варикозы пресинаптического (сенсорного) нейрона.

Изменения в генной экспрессии и белковом синтезе включаются в этот процесс ковалентной модификацией предсуществующих протеинов, таких, как CREB, что приводит к росту новых синаптических связей. Из исследований в области биологии развития (эмбриологии) было хорошо известно, что на ранних стадиях развития зародыша большую роль играют специальные белки адгезии. Из работ на аплизии сейчас ясно, что этот класс поверхностных белковых молекул может принимать непосредственное участие в формировании синапса и процессах консолидации следа памяти. У других видов (от дрозофилы до мыши) молекулы клеточной адгезии также принимают участие в синаптической пластичности.

Вывод, который следует из описания сложнейшей внутриклеточной машинерии, состоит в утверждении, что процесс консолидации памяти вовлекает положительные и отрицательные регуляторные механизмы. Исходно было показано, что для хранения следа памяти необходим белковый синтез. Начался поиск специфического гена и белков, которые участвуют в этом процессе. Он привел к идентификации трех классов генов: (1) конституативных (constitutively) генов, экспрессирующих транскрипционные факторы; (2) каскада ранних генов, которые включают раннюю фазу консолидации; (3) генов, экспрессирующих факторы роста. Последняя фаза включает в свой состав трансмембранные белки, но она пока плохо изучена. Результатом молекулярных каскадов являются консолидация долговременной памяти и рост новых функциональных синаптических связей.

Интересно, что каждая из трех названных выше стадий имеет тормозные ограничители, обеспечивающие множественные точки контроля.

Почему существуют супрессорные гены памяти? Долговременная память вовлекает каскад генных экспрессий, как было показано в данной главе на примере долговременной фасилитации у аплизии. Этот каскад приводится в действие ПК А, но только в пределах 12 ч после индукции синаптическая потенция становится стабильной и независимой от активности как ПК А, так и ранних генов. Во время этого периода консолидации необходимо проконтролировать, станет ли фасилитация постоянной. Генные су-

прессоры, например опухоли, часто функционируют как контрольные точки, позволяя различным сигналам интегрироваться в единый клеточный ответ — деление клетки. Сходным образом гены-супрессоры памяти могут обеспечить контрольные точки хранения, гарантирующие запоминание (выучивание) только необходимых свойств.

Удаление тормозных ограничителей может быть особенно важно в определении продолжительности хранения памяти. Активация позитивных регуляторных механизмов и удаление тормозных ограничителей могут протекать с различными временными характеристиками. Эта разная кинетика может играть критическую роль в определении продолжительности хранения следа памяти. Интригует предположение, что продукты генов-супрессоров памяти могут быть выключены специальными фармакологическими воздействиями, что очень важно, например, для предотвращения утери памяти при болезни Альцгеймера.

Наше обсуждение многочисленных позитивных и негативных механизмов долговременной памяти указывает на важность геномной регуляции и поднимает вопрос: почему геномные изменения происходят только в определенных синапсах? Временные модификации в синапсе в период кратковременной памяти могут быть меткой для данного синапса. В результате нового белкового синтеза, направленного к этому синапсу, вновь синтезированный белок может быть активен вблизи данного синапса. Можно предположить также, что новый белковый синтез будет происходить локально в ответ на соответствующий сигнал потенциации. Таким образом, проблема специфичности синапса может рассматриваться как специальный случай более общей проблемы биологии клетки — как белки «метят» определенные субклеточные локусы, например, для консолидации следов памяти в нейронных сетях.

## НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ

*Поведение как фактор эволюции. Исторические «корни» этологии. Рождение науки о поведении — этологии. Структура поведенческого акта. Поисковое поведение. Иерархия поискового поведения. Ключевой стимул. Импринтинг. Чувствительные периоды в раннем развитии мозга. Фиксированный комплекс действий. Врожденный разрешающий механизм. Замещающая активность. Агрессия как механизм, регулирующий сообщество животных. Этапы эволюции рефлекторных аппаратов животных. Рассудочная деятельность животных.*

Исследование поведения составляет предмет не только физиологии. Близкими проблемами занимались также биологи, изучающие поведение животных в природе. Биологи давно высказывали положение, что отдельные формы поведения могут служить такими же признаками систематики, как и строение тела животного и его покровов. Ч. Дарвин считал, что признаки поведения, как и морфологические признаки, характеризуются наследственной изменчивостью. Они также могут формироваться в эволюции «путем медленного накопления многочисленных слабых, но полезных уклонений», которые «обязаны своим возникновением тем же причинам, какие вызывают изменения в строении тела». Свою мысль Дарвин подробно проиллюстрировал, описав вероятный путь эволюционного происхождения инстинкта размножения у кукушки, строительного инстинкта у пчел и «рабовладельческого» инстинкта у муравьев, а также выразительных движений у человека.

Конечно, ученые, исследовавшие поведение животных в естественной среде обитания, ставили совсем другие вопросы, чем «лабораторные» биологи-физиологи. Если в физиологических лабораториях решался вопрос о физиологических (мозговых) механизмах обучения, памяти, восприятия и др., то биологи, изучающие поведение животных в природе, рассматривали проблемы процесса филогенеза, механизмы приспособления вида к данным условиям обитания и др. Исследования поведения животных в естественной среде обитания позволили сформулировать ряд важных положений, которые будут кратко рассмотрены в этой главе. К ним можно отнести:

• видоспецифичность восприятия некоторых стимулов;

• наличие критических периодов в развитии головного мозга для формирования определенных видов поведения;

• наличие генетически (наследственно) обусловленных видоспецифических двигательных актов, одинаковых у всех особей вида.

Все эти проблемы долгое время оставались без внимания со стороны «лабораторных» биологов. Их исследования имели определенные недостатки и ограничения, например, животному предъявляли искусственные стимулы, ограничивали его движения и т. п.

## ЭТОЛОГИЯ — НАУКА О ПОВЕДЕНИИ

Исследования поведения животных в естественной среде обитания в России были начаты работами В. А. Вагнера<sup>1</sup> (1913). Он опубликовал исследование по филогении поведения пауков — «Биологические основы сравнительной психологии» (1913). Вагнер писал, «что сравнительное изучение поведения может иметь такое же значение для вопросов филогении, как и данные сравнительной морфологии». Таким образом, задолго до современных этологов Вагнер понял таксономическую значимость поведенческих критериев. Напомним, что линнеевская классификация животных и растений основывалась на признаках их строения. Вагнер на ряде примеров (в частности, на примере плетения паутины пауками) показал, что особенности поведения являются столь же четкими видовыми признаками, как и строение тела.

Поведению как фактору эволюции большое значение придавал выдающийся отечественный эволюционист академик А. Н. Северцов. В книге «Эволюция и психика» (1922) он пишет, что млекопитающие очень редко приспосабливаются к быстро наступающим переменам в окружающей среде (например, к новым врагам, к новой добыче и др.) обычным путем, т. е. путем медленного изменения своих органов и их функций. По мнению Северцова, гораздо чаще это происходит путем быстрого изменения прежних привычек и навыков и образования новых, приспособленных к новым условиям среды. И здесь впервые выступает на сцену совершенно новый и необычайно важный фактор адаптивной эволюции позвоночных животных, а именно их психика.

Непосредственными предшественниками современных исследований поведения животных в природе называют обычно Ч. Уитмена, О. Хейнрота, У. Крэга, К. Ллойда Моргана, Э. Торндайка и др.

<sup>1</sup> Вагнер В. А. Биопсихология субъективная и объективная // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. — М.: Российское психологическое общество, 1997. — С. 5—15.

Ч. Уитмен (1871—1929) внес крупный вклад в сравнительное описание поведения животных и выделил многие признаки, важные для систематики, например питье у голубей. О. Хейнрот (1871—1945) прослеживал генетически обусловленные признаки поведения и использовал эти данные для установления филогенетического родства между отдельными видами. Ему принадлежат также исследования коммуникативного поведения животных (специфические телодвижения и позы, а также связанные с ними некоторые морфологические признаки). Зоолог У. Крэг (1876—1954) впервые отметил, что поведение животного определяется не только внешними раздражителями, но и внутренним состоянием животного, которое в современной науке называют *биологической мотивацией*. Английский исследователь К. Ллойд Морган (1852—1936) первый обратил внимание, что наследуются не только инстинкты, но и способность к определенным видам обучения. Он же впервые начал исследовать процесс обучения. Его ученик и преемник Э. Торндайк стал одним из основоположников бихевиоризма.

*Этология* возникла в недрах зоологии, в которой к моменту ее оформления как самостоятельного научного направления был накоплен обширный материал наблюдений за поведением животных. Учитывая достижения своих предшественников, этологи сформулировали ряд важных положений.

- В инстинктивном поведении следует различать две основные фазы — *поисковую* и *завершающую*.

- Решающую роль в поведении играет мотивационное состояние животного, которое определяется различными внешними и внутренними факторами, в том числе уровнем соответствующих гормонов в крови (например, репродуктивное поведение включает ухаживание, гнездостроение, выведение потомства и уход за ним).

- Восприятие внешней среды имеет видоспецифический характер и зависит от биологической значимости сигналов для данного вида животного — «ключевых» стимулов. Это положение было воспринято, а затем развито этологами.

- Важную роль в поддержании структуры сообществ играет *агрессия*.

Этологи описали также некоторые законы онтогенеза поведения, а также возможные пути его развития в филогенезе.

1973 г. стал триумфом этологии: трем ее выдающимся представителям — К. Лоренцу, Н. Тинбергену, К. фон Фришу — была присуждена Нобелевская премия.

Этологи рассматривали поведение как тесное переплетение *врожденного (инстинктивного) и приобретенного (обучение)*. Каждая последовательность двигательных актов у взрослого животного представляет собой прочный сплав врожденного и приобретенного в результате обучения. Приведем один пример. Считалось, что самка крысы обладает врожденным умением строить гнездо и за-

ботиться о потомстве. Однако оказалось, что при воспитании крысы на решетке, если она не питается твердыми кормами и вообще ничего не носит в зубах, взрослая самка проявляет дефекты материнского поведения (плохо заботится о потомстве, например не переносит в зубах крысят и, главное, не строит гнездо). Для выявления наследственно обусловленных компонентов поведения этологи применяли так называемый «депривационный» эксперимент (от англ. deprive — лишать), т. е. воспитание в изоляции от тех или иных обычных для данного вида условий внешней среды. Такие эксперименты показали, что многие поведенческие акты можно считать врожденными, поскольку они появляются у животных в определенный период онтогенеза в соответствии с видовой генетической программой и не требуют обучения для своего формирования. Так, например, бобренок, воспитанный в неволе, самостоятельно строит хатку, обрабатывая стволы характерным только этому виду способом. Медведи-сироты, став взрослыми, также без примера взрослых сооружают берлогу. Многие виды птиц «правильно» поют, даже если их вырастил человек и они никогда не имели дела с сородичами. Забегая вперед, отметим, что для формирования многих других поведенческих актов требуются те или иные формы влияния внешней среды.

## СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

Согласно представлениям этологов, поведение животного — это не обязательно пассивная реакция на внешние стимулы, как подчеркивали сторонники бихевиоризма. Было известно, что в ряде случаев поведение может быть и «спонтанным», происходящим как бы само по себе. Например, осенью даже находящиеся в неволе перелетные птицы начинают метаться в клетке, и главный вектор их перемещений направлен на юг — к местам зимовки. Однако на самом деле такое поведение не спонтанно, оно возникает под воздействием многих факторов как внешних, так и внутренних. В число внешних факторов может входить длина светового периода дня (как в данном примере), температура воздуха и пр. Внутренними факторами могут выступать уровень гормонов в крови, созревание соответствующих отделов головного мозга и т. п. Например, к числу наиболее известных внутренних агентов принадлежат половые гормоны. Гормоны выделяются гипофизом и половыми железами и определяют тип поведения животного в период размножения. Выделение гормонов зависит от ряда внешних событий, например от времени года, от присутствия других особей, в частности противоположного пола, и т. д.

В зависимости от характера внешних и внутренних факторов у животного развивается состояние той или иной *специфической мо-*



тивации, или побуждения (по К. Лоренцу, это «специфическая энергия действия»), — половой, пищевой и т.п. В свою очередь, на основе специфической мотивации развивается поведенческий акт, который этологи описали в виде простой схемы:

**поисковое поведение** ⇒ **ключевые стимулы** ⇒ **завершающий акт**.

Подробнее остановимся на каждой части этой схемы.

## Поисковое поведение

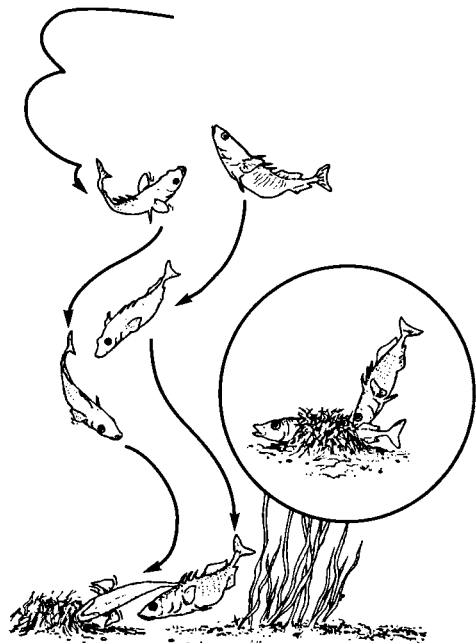
Поисковое поведение животного направлено на *активный поиск специфических стимулов*, при действии которых возникшее у них побуждение могло быть удовлетворено. У этологов такие стимулы стали называться «*ключевыми*», или *релизерами* (от англ. realize). Важно подчеркнуть, что *поисковое поведение разворачивается как цепь действий, которые возникают вследствие специфической готовности животного*, а не как ответ на конкретный стимул, что бывает при обычной условно-рефлекторной реакции. В основе поискового поведения лежат как врожденные, так и приобретенные реакции. Поисковая фаза поведения, по мнению К. Лоренца, является *целенаправленной*, поскольку она заканчивается, когда животное достигает, например, гнездовой территории, полового партнера или другой биологической цели. Поисковое поведение, несмотря на врожденную основу, значительно дополняется за счет *обучения*, а также за счет *рассудочной деятельности*.

Исследования показали, что поисковое поведение далеко не всегда приводит сразу к завершающему акту. Значительно чаще животное находит другое сочетание стимулов, которое запускает следующую фазу поискового поведения. В связи с этим Н. Тинберген ввел понятие «*иерархии поискового поведения*». В качестве примера приведем схему «иерархии поискового поведения» трехиглой колюшки, излюбленного экспериментального объекта в классической этологии (рис. 7.1). Под влиянием теплой воды у колюшки-самца развивается поисковое поведение в виде миграции. Следующий уровень поискового поведения проявляется в поиске гнездовой территории. Наконец, самец находит подходящее место и начинает строить гнездо — происходит разрядка «центра постройки гнезда». Если на территории появляется соперничающий самец, возбуждается «центр агрессивного поведения», запускается весь комплекс угрожающих демонстраций и возможна драка. Если появляется самка, то самец начинает за ней ухаживать. Если ухаживание за самкой оканчивается откладыванием икры, самец оплодотворяет икринки и в дальнейшем ухаживает за потомством.

Другой пример. Самка канарейки, как и многие другие певчие птицы, строит гнездо в два этапа. Сначала из травинок строится

Рис. 7.1. Схематическое изображение полового поведения трехиглой колюшки (по Н. Тинбергену, 1969).

Самка со вздутым брюшком (вверху справа) заплывает на территорию самца; самец при этом принимает особую позу и начинает ухаживание. Если самка отвечает на него, то он указывает ей путь к гнезду. Если самка следует за самцом, то он принимает особую позу перед входом в гнездо. Когда самка проникает внутрь гнезда (в круге), самец движениями «трепетания» заставляет ее метать икру. После этого самец проникает в гнездо и оплодотворяет икринки (на рис. не показано)



основная чаша гнезда, которая позже выстилается перьями. По мере того как продвигается постройка гнезда, птица все больше собирает перья и все меньше — траву. Однако переключение с травы на перья регулируется не гормоном, а внешними раздражителями. По мере приближения кладки яиц канарейка начинает терять перья на брюшке. Выпадение перьев вызывается гормоном, выделение которого обусловлено присутствием самца. Взаимодействие этих факторов и приводит к образованию наседного пятна. Оно начинает усиленно снабжаться кровью, и самка приобретает способность эффективно согревать яйца. Кожа пятна очень чувствительна, и когда птица отдыхает в гнезде, то она натывается на соломинки, так что постепенно начинает собирать только перья. Весь механизм прекрасно согласован: выделение гормонов и внешние стимулы, непрерывно взаимодействуя, приводят на каждом этапе к нужному поступку животного.

### Ключевой стимул

Как уже говорилось, поисковое поведение направлено на поиск ключевых стимулов. Под действием ключевого стимула срабатывает врожденный разрешающий механизм. У многих позвоночных животных в качестве ключевых стимулов оборонительного,

прищего и других типов поведения выступают морфологические признаки, особенности окраски тела, специальные структуры (например, «зеркальце» у селезня, хохолки и гребни у некоторых птиц и т. п.). Ключевые стимулы могут быть очень сложными и адресоваться к любому анализатору. Например, *половые аттрактанты* и *феромоны* выступают ключевыми стимулами для полового поведения насекомых и млекопитающих. Ключевые стимулы, которые необходимы животному в ранний период развития, способствуют выживанию. Вылупившийся птенец серебристой чайки, проголодавшись, клюет красное пятно на нижней стороне желтого клюва родителей. Те в ответ отрывают пищу в рот птенцу. Эта реакция врожденная, и птенец будет клевать любой предмет, похожий на пятно, например красную вишню; удалось наблюдать, как молодая чайка на пляже подбежала к девочке и стала энергично клевать красную болячку на коленке. Хорошо известно, что певчие птицы иногда выкармливают в своем гнезде птенца кукушки. У него большой клюв и ярко розовый зев, и эти признаки являются ключевыми для запуска поведения кормления.

Особую группу составляют стимулы, которые стали ключевыми в результате *запечатления*. В качестве примера можно привести запечатление образа матери у только что вылупившихся птенцов выводковых птиц. Оно побуждает птенцов следовать за матерью. *Запечатление* — это особый вид обучения, однако в отличие от ассоциативного или инструментального обучения оно может реализоваться только в определенный период онтогенеза, так называемый *сенситивный (чувствительный) период*. Первые данные о наличии чувствительных периодов в раннем онтогенезе, при которых происходит запечатление, были получены К. Лоренцом именно на выводковых птицах. Ученый назвал такой тип обучения *импринтингом*. Процесс импринтинга он сравнивал с дифференцировкой тканей и органов в эмбриогенезе (известно, что на эмбриональной стадии развития есть сенситивный период, воздействие в который определяет развитие тканей и органов в одном или другом направлении). Это интересная глубокая биологическая аналогия двух процессов, имеющих решающее значение для судьбы индивида, — развитие индивида как организма и формирование поведения этого организма.

Реакция следования происходит не только за запечатленным объектом, но и за близкими ему по форме. При этом запечатлеться может любой объект. Например, К. Лоренц описывает случай, когда на обочине поля, на котором работал трактор, в журавлином семействе произошло прибавление, но журавлиха слетела с гнезда. Птенец, только появившийся на свет, увидел работающий рядом трактор. Прошло несколько минут — время, достаточное для импринтинга, и птенец зашагал за трактором. Дальнейшие исследования показали, что запечатленный образ не угашается в последующей жизни индивида.

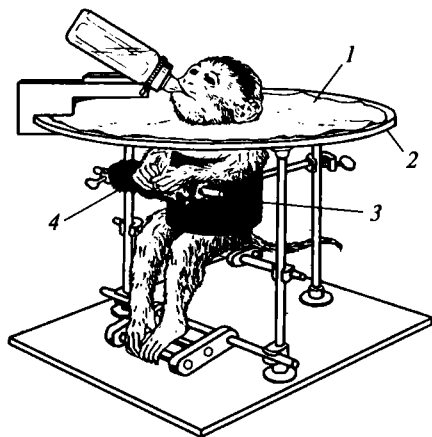
Кроме запечатления матери существует также запечатление полового партнера. Сибсы (животные одного помета или гнезда), вырастая во взрослых животных, не спариваются друг с другом, тем самым предотвращая инбридинг. В период спаривания, например, птица выбирает совершенно определенного полового партнера. Если первая форма запечатления характерна для выводковых птиц, то вторая — для многих видов птенцовых птиц.

Открытие чувствительных периодов в развитии головного мозга и поведения птиц стало стимулом для проведения специальных исследований на млекопитающих. Приведем несколько примеров.

Детеныша обезьяны макаки-резуса воспитывали в специальном кресле с широким непрозрачным воротником, так что он не видел своих рук (рис. 7.2). На 35-й день обезьяне позволили увидеть одну из рук и тут выяснилось, что у нее нарушена зрительно-двигательная координация. Другой пример. Котят сразу после рождения поместили в темный ящик. Один раз в сутки на один час их помещали в ящик с дневным освещением. Для одной группы котят стенки ящика были выкрашены вертикальными полосами, для второй группы — горизонтальными полосами. После месяца такого «воспитания» оказалось, что зрение животных модифицировалось в соответствии с теми зрительными сигналами, которые предъявляли в раннем детстве. Котята, которых воспитали в зрительном фоне с горизонтальными полосами, успешно вырабатывали условные рефлексы на зрительный стимул в виде горизонтальной полосы, но не способны были выучиться на предъявление вертикальных полос. Котята, которых воспитали на фоне вертикальных полос, напротив, образовывали условные рефлексы только на вертикальные полосы. Авторы исследования не ограничились исследованием только условно-рефлекторных ответов. Они наркотизировали кошек и методом микроэлектродной техники ис-

Рис. 7.2. Установка для выращивания детеныша обезьяны, лишенного возможности видеть свои конечности:

1 — салфетка; 2 — фанерный щит, закрывающий тело; 3 — металлический цилиндр; 4 — обшитый мехом валик; кроме того, можно установить дополнительно покрытый мехом цилиндр диаметром 5 см между подставкой и валиком для рук



следовали рецептивные поля отдельных нейронов стриарной (зрительной) коры. Оказалось, что в зрительной коре кошек, воспитанных на фоне горизонтальных полос, отсутствовали нейроны с вертикальными рецептивными полями. Другими словами, раннее воспитание в соответствующей зрительной среде привело к тому, что в этой группе животных не сформировались нейроны с вертикальными рецептивными полями. Очевидно, кошки не видели вертикальные полосы потому, что не сформировались соответствующие нейронные сети: они просто были «слепыми» на вертикальные полосы. Здесь четко просматривается медицинская проблема, которую часто называют проблемой *депривации*.

Эти исследования помогли понять некоторые факты, которые не могла объяснить традиционная физиология. Например, стало понятным, почему у тугоухих детей не формируется нормальная звуковая речь (ребенок становится глухонемым), если в период до 4 лет не подобрать ему слуховой аппарат, благодаря которому он слышит не только постороннюю, но и собственную речь.

Аналогичные процессы происходят при обучении песне у певчих птиц (рис. 7.3). Один из самых сложных сигналов — песня, она имеет в своей структуре повторяющиеся элементы, благодаря чему птицы получают возможность передавать значительные объемы информации с высокой надежностью. Высокая изменчивость песни как сигнала позволяет использовать ее в качестве индивидуально- и группового маркера. Все эти преимущества песни как сигнала птицы могут использовать благодаря высокому уровню высшей нервной деятельности. Формирование видовой песни (под влиянием взрослой птицы) у птенца зебрового ткачика занимает около трех месяцев. Процесс формирования песни проходит несколько этапов: сенсорный, сенсомоторный, консолидация.

Большое число таких примеров можно почерпнуть в книге американского психолога Р. Грегори «Мозг и глаз» (1970). Очень кратко приведем один из них. Мужчина в раннем детстве в результате близко вспыхнувшей молнии получил катаракту (помутнение) хрусталика. Строго говоря, человек, имеющий катаракту, не слепой, он различает свет и темноту, но не видит сами предметы, т. е. у него отсутствует предметное зрение. Пострадавший же мужчина вел себя, как слепой человек. Он выучился работать на токарном станке, но зрением при этом никогда не пользовался. Приходя домой, не включал свет — это было ему не нужно. Он мечтал о том дне, когда будет снята катаракта и он опять станет нормальным зрячим человеком. В возрасте около 50 лет его мечта осуществилась, ему сделали соответствующую операцию. Когда сняли повязку, мужчина ничего не увидел. Из смутной тени раздался знакомый голос врача, но его лица он не увидел. Оказалось, что предметное зрение было утеряно безвозвратно. Мужчина продолжил жизнь слепого человека: приходя домой, не зажигал свет, а

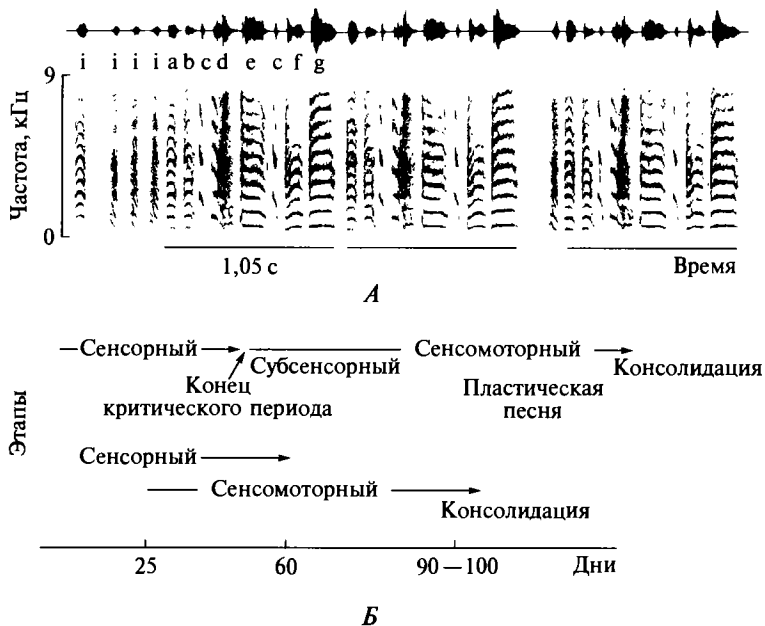


Рис. 7.3. Формирование песни у австралийского зебрового ткачика:

*А* — фонограмма песни взрослой птицы. Минимальным элементом песни является «нота», и песня состоит из «нот» или комбинаций в форме «слов» (обозначены прописными буквами). Стереотипные последовательности «слов» образуют мотив песни (обозначено горизонтальными линиями), который может повторяться, но ему могут предшествовать варьирующее число вступительных нот (*i*); *Б* — процесс формирования песни у птенца. Верхняя схема — общие принципы формирования песни, нижняя — этапы формирования песни

при работе на станке зрение ему только мешало, и он закрывал глаза. Медицинские данные показали, что предметное зрение в жизни человека формируется в первые 15—17 лет жизни.

Оказалось, что ключевые стимулы, которые запускают врожденный разрешающий механизм, не должны быть очень точными. Животные не обязательно используют всю ту потенциальную информацию о внешнем мире, которую способны воспринимать их органы чувств. Что именно они используют, зависит от того, чем они заняты в данный момент. Следовательно, чтобы понять, как управляют внешние стимулы поведением животного, нужно установить, на что животные действительно реагируют, не ограничиваясь тем, что кажется очевидным. Например, самец бабочки-бархатницы вылетает из травы, если ему предъявить довольно грубый макет самки (рис. 7.4). Реакцию вызывали макеты всех цветов, но, как это ни удивительно, привлекательнее всех оказались не коричневые, более похожие на естественную окраску самок, а чер-

А



Б



Рис. 7.4. Эксперимент с бабочкой-бархатницей (по Н. Тинбергену, 1969):

А — действия экспериментатора; Б — столбиками показана реакция самцов, под ними — макеты бабочек и геометрических фигур. В первой серии экспериментов проверялись макеты, по форме напоминающие самку. Макеты были одинакового размера, но разного тона (от черного до белого). Самцы реагировали на все макеты, но предпочитали более темные. Макеты, имеющие форму геометрических фигур, оказались так же привлекательны, как и макеты, напоминающие по форме бабочку. На приманку, находящуюся в 10 см, самцы реагировали вдвое активнее, чем на приманку, удаленную на 1 м. Последняя серия опытов показала, что для привлечения самца очень важен «танцующий» характер движения модели

ные. Для выяснения роли размеров были испытаны макеты от 0,2 до 4,5 нормального размера самки. Самцы взлетали на демонстрацию всех моделей, но большие по размеру модели обладали большей привлекательностью, чем макеты в натуральную величину. Было установлено, что для привлечения самцов существенны движение макета, его цвет и размеры, а форма наименее важна. Например, длинные прямоугольники были наименее эффективны, но не из-за формы как таковой, а потому, что двигались не так, как макеты других очертаний, — недостаточно колебались в воздухе. Самец действует здесь как сумматор признаков, при этом недостаток одного признака может компенсироваться величиной другого. Например, если самке кулика-сороки рядом с ее яйцами положить муляж, в 7—8 раз больший по размеру, то она перестает обращать внимание на настоящее яйцо, а пытается закатить в гнездо «гигантское яйцо» (рис. 7.5). Такие утрированные ключевые стимулы часто называют *сверхстимулами*. Именно они больше привлекают животное по сравнению с естественными стимулами.

Приведем пример с жуком-плавунцом. У этого жука довольно хорошо развиты глаза, но, когда он плывет, создается впечатление, что он не видит добычи, пока не подплывет совсем близко к

Рис. 7.5. Эксперимент с самкой кулика-сороки (по Н.Тинбергену, 1969). Птица предпочитает закатывать в гнездо муляж, а не собственное яйцо



ней, только в этот момент жук меняет направление движения. Это указывает, что он заметил добычу. Какой же стимул заставляет его преследовать добычу? Жук не замечает головастика, помещенного в пробирку, даже когда наталкивается на ее прозрачную стенку. Если же поместить головастика в небольшой кисейный мешочек, то жук пытается схватить головастика, даже не видя его. Такую же реакцию можно получить, если добавить в аквариум каплю воды, в которой плавал головастик.

Во всех приведенных примерах животные реагировали на специфические, или ключевые, стимулы, выделяя их из целого ряда внешних воздействий.

## Завершающий акт

Завершающий акт — это последнее звено в приведенной выше схеме поведенческого акта. В отличие от поискового поведения, которое может дополняться приобретенными реакциями, *завершающий акт совершенствуется в онтогенезе только за счет созревания соответствующих отделов головного мозга*. С этим связано его значение в формировании адаптивного поведения в борьбе за существование. Завершающий акт широко используется для изучения эволюции поведения. В работах этологов было показано, насколько расширяются возможности систематики, если в качестве таксономических признаков используют особенности поведения. Как пример можно указать исследование поз угрозы и ухаживания у 15 видов пауков Sallcidae и оборонительных поз у 15 видов богомоллов, позволившее значительно усовершенствовать систематику этих групп животных. Ученик К. Лоренца П. Лейхенхаузен, изучив поведение большого числа видов семейства кошачьих, в том числе формирование охотничьих навыков, сумел внести существенные уточнения в классификацию видов этого семейства.



Кратко рассмотрим основные свойства завершающего акта, который проявляется в виде *фиксированного комплекса действий*.

Одним из важных свойств завершающего акта является *спонтанность* его проявления. К. Лоренц приводит пример со скворцом, который был воспитан таким образом, что никогда не охотился за насекомыми и даже их не видел. Однако когда скворец стал взрослым, у него проявился весь комплекс поведения охоты (он взлетал, ловил несуществующее насекомое, садился на жердочку и делал характерные движения умерщвления и разделки). Другой пример — мухи, которые характерными движениями лапок всегда очищают крылья от пылинок, но то же самое делают и бескрылые мутанты. Такой тип поведения выглядит спонтанным, это как бы действие «вхолостую».

В основе такого поведения лежит *врожденный разрешающий механизм*. Это означает, что инстинктивные действия происходят без предварительного обучения и только в ответ на определенные раздражители — ключевые стимулы. Например, красное пятно на брюшке самца трехиглой колюшки вызывают агрессию у другого самца. Очень показателен опыт с силуэтом, который в зависимости от направления движения похож или на хищную птицу, или на гуся (рис. 7.6). Реакция на силуэт формируется у птенца постепенно. Первоначально птенец затаивается даже при виде падающего с дерева листочка (рис. 7.6, А). Однако после нескольких затаиваний реакция

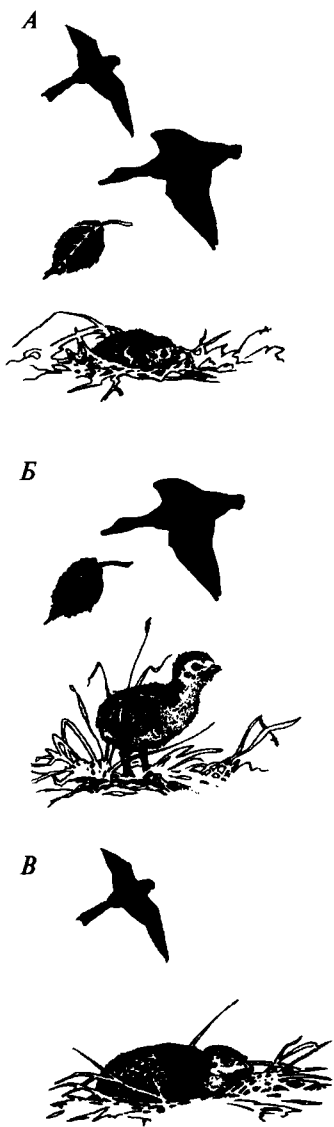


Рис. 7.6. Реакция птенца на пролетающего гуся и ястреба (по Н. Тинбергену, 1969).

Подробности см. в тексте

ослабевает: общий безраздельный страх перед всем, что пролетает над головой, утрачен (рис. 7.6, Б). Этот процесс в павловской школе назывался *привыканием*. Поскольку хищных птиц намного меньше, чем других, не опасных для птенца, то вероятность привыкания к силуэту хищной птицы маловероятна (рис. 7.6, В).

Снятие блока (запрета) в ответ на определенные раздражители К. Лоренц назвал *врожденной схемой реагирования*, или *врожденным разрешающим механизмом*. Для пояснения его действия часто приводят аналогию с ключом и замком: данный замок можно открыть только «своим» ключом, так же как врожденный поведенческий акт могут запускать только специальные, «ключевые», стимулы.

Один из важных разделов этологии — изучение общественного поведения животных. Известно, что животные в природе, как правило, составляют сообщества. Эти сообщества могут быть анонимными, например стаи ворон, грачей и галок зимой объединяются на ночевку или кормежку в наиболее благоприятных для этого местах. Члены такого сообщества не знают друг друга «в лицо», но в поисках пищи или обороне от общих врагов действуют сообща. В других случаях члены сообщества (их называют «индивидуализированными») хорошо узнают друг друга и поддерживают в стае или стаде определенный порядок — *иерархию доминирования*.

Установление иерархии в группе животных обеспечивается *агрессией*, она делает сообщество упорядоченным и способствует лучшему выживанию отдельных особей. В качестве примера можно привести взаимоотношения в стаде павианов, которое движется по саванне. Оно состоит из главного самца и приближенных к нему самок (рис. 7.7). По периферии стада находятся молодые самцы и

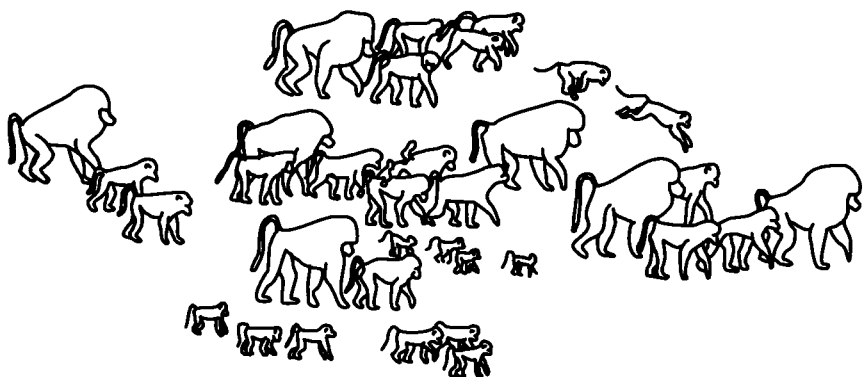


Рис. 7.7. Стая павианов в пути.

В центре группы взрослые доминирующие самцы сопровождают самок с детенышами младшего возраста. Молодые животные держатся на периферии. Остальные самцы идут впереди или позади стаи. Двух самок в эструсе сопровождают их самцы

самки. Очень важным является то, что агрессия как биологический механизм не направлена на уничтожение особи своего вида, даже когда, например, схватки весной между самцами за самку носят ожесточенный характер. К. Лоренц приводит пример «выяснения отношений» между двумя самцами волка. Бой может быть очень ожесточенным, но вот наступает та фаза, когда становится очевидным побежденный. И здесь происходит самое интересное: побежденный отворачивает голову и подставляет победителю свой бок, т.е. самые уязвимые места — шею и брюхо. В ответ на это победитель опускает голову и отходит. Схватка закончилась, биологический результат достигнут, выбран сильнейший производитель, он оставит потомство!

Агрессия в биологических сообществах способствует изоляции группы в пределах одной популяции. Например, если в колонию крыс-пасюков попадает «чужак», его моментально убивают. «Чужаком» можно сделать и члена этой семьи, если его шерстку натереть подстилкой из другой колонии. Здесь агрессивное поведение препятствует перемешиванию генов между отдельными изолированными группами. Изгнание «чужаков» из данной группы производителей приводит к образованию своеобразного «резерва» генов, за счет которого может пополняться их недостаток в других группах.

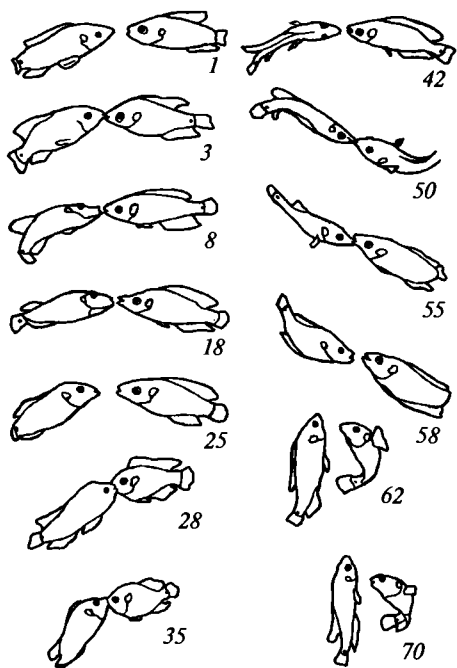
Приведем еще один пример роли агрессии из работы Н. Тинбергена — борьба рыб за раздел территории (рис. 7.8). У многих костистых рыб это поведение начинается демонстрацией запугивания. При этом серьезные столкновения с ранениями могут быть только тогда, когда силы двух самцов равны. У некоторых видов рыб вообще не наблюдается обычных драк, а ритуализованные церемонии выполняются до полного изнеможения одного из соперников, это и решает спор. Обычно в таких ритуалах есть последовательность движений: вначале демонстрируется боковая поверхность тела, затем следуют удары хвостом. После этого противники встают друг перед другом с открытой пастью. У некоторых видов соперники кусают друг друга в пасть. Наконец, у одного из соперников бледнеет окраска и он уплывает. Описанные ритуализованные драки и агрессивные столкновения являются примером последовательности стереотипных двигательных реакций: удары хвостом не начнутся до подъема спинного плавника, а толчки происходят только после многих ударов хвостом. По интенсивности демонстрации опытный наблюдатель может определить ход развития событий и его финал.

Таким образом, исследование агрессии показало, что она является биологическим механизмом для поддержания структуры сообщества в борьбе за существование.

Анализ показывает, что сложные поведенческие акты содержат как врожденные, так и условно-рефлекторные элементы. В ряде случаев эти компоненты трудно расчлениить. Вместе с тем хорошо

Рис. 7.8. Сражение двух самцов *Crenilabrus ocellatus* (по кадрам фильма, обозначенным цифрами).

Самцы стремятся вцепиться друг другу в пасть — наименее уязвимую часть тела



известно, что сами по себе внешние условия могут быть сигналами для запуска определенных реакций, в том числе вопреки ожидаемых (*замещающая активность*). В павловской школе известно понятие *переключения*, когда определенные сигналы (например, время суток, степень освещения камеры и пр.) могут «переключать» условно-рефлекторную деятельность, например с пищедобывательной на оборонительную (подробнее см. в гл. 4). Возможно, что в основе включения тех или иных сложных реакций, которые демонстрируют животные, может лежать механизм *переключения рефлекторной деятельности*.

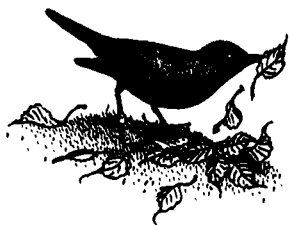
Этологи для объяснения своих данных пытались использовать рефлекторную теорию в ее прямолинейном понимании: всякое действие (реакция) является ответом на внешний сигнал. Согласно рефлекторной теории, сложное поведение — это цепи отдельных рефлексов. Однако эксперименты и прямые наблюдения в природе не оправдали такого подхода. Оказалось, что инстинктивные (безусловно-рефлекторные) реакции животных в природе, обеспечивающие репродуктивное, оборонительное и другие виды поведения, бывают чрезвычайно сложными. Компонент, связанный с текущей пластичностью поведения у большинства изучавшихся видов (преимущественно у членистоногих, рыб, птиц и некоторых млекопитающих), был выражен очень незначительно.

Много исследований было посвящено изучению *конфликтного поведения*. Например, чайка демонстрирует поведение ухаживания, но оно может прерваться, и чайка отправится на поиск пищи. Другой пример конфликтного поведения — встреча на границе своих участков двух самцов серебристой чайки. Они стоят друг против друга в угрожающих позах, но могут внезапно начать чистить перья, т.е. в конфликтной ситуации проявляются *замещающие движения*. Ситуация конфликта страха и агрессивности может привести к тому, что животное нападает не на противника, а на более слабую особь из своей группы.

Н. Тинберген в свое время подчеркивал, что задача этолога состоит не столько в описании поведения, сколько в попытке выяснить, как это поведение способствует борьбе животного за существование. Выше было приведено много примеров, иллюстрирующих данное положение. Действительно, *сенсорные механизмы точно приспособлены к потребности вида*. Завершающий акт выполняется только избирательно в ответ на специфические ключевые раздражители, или релизеры. Иногда поведенческий акт может быть совершен уже в раннем возрасте, тогда он контролируется только генетическими факторами. В большинстве случаев адаптивность поведения достигается только обучением. Например, многие птицы обладают врожденной способностью клевать любые маленькие предметы, но постепенно они научаются отличать съедобные предметы от несъедобных. Одно из универсальных свойств животных — *способность обучаться — также имеет свою видовую специфику*. Это дает возможность очень точно и высокоизбирательно взаимодействовать с окружающей средой. В исследованиях этологов было установлено, что *особая роль принадлежит обучению, которое было обозначено как запечатление (импринтинг) видоспецифических стимулов*.

Современный человек является продуктом биологической эволюции. Следовательно, в его поведении также должны присутствовать те черты, которые свойственны животным. У человека безусловно существуют перцептивные (сенсорные) предпочтения на трех уровнях: базисном — присущем всем высшим позвоночным, включая человека; видоспецифическом — сугубо человеческом; культурном — свойственном носителям определенной культуры. Так, с помощью классических приемов этологии было показано, что у животных и человека восприятие находится под определенным влиянием «врожденного разрешающего механизма», который срабатывает при появлении «ключевых стимулов» (рис. 7.9). Такими стимулами могут быть конфигурации пятен, слуховые, обонятельные или осязательные сигналы. Например, человека, как и животных, раздражает взгляд «глаза в глаза». На действии таких ключевых стимулов основаны многие орнаменты и узоры (например, так называемые «чертогоны»), призванные устрашать и отпуги-

А

Смещение  
активностиМозаичное  
движениеПереадресованная  
реакция

Б

Смещение  
активностиМозаичное  
движениеПереадресованная  
реакция

Рис. 7.9. Смещение активности:

А — скворец, встретив соперника, вместо того чтобы броситься в драку, перебирает свое оперение. Мозаичное движение: животное начинает одновременно несколько действий, но ни одно не завершает. Так, «рассерженная» чайка поднимается на ноги и опускает голову, готовясь клевать, приподымает крылья, чтобы нанести удар, но застывает в этой позе. Переадресованная реакция — животное направляет свои действия на другой объект: черный дрозд яростно клюет листья при виде соперника;

Б — рассерженный человек, не имея возможности выразить свои чувства прямо, досадливо чешет затылок. Когда, сжав кулаки и сделав угрожающий шаг вперед, он застывает в этой позе, не способный закончить свои действия, то совершает мозаичные движения. Переадресованная реакция: человек изливает свои чувства на замещающем объекте — столе, по которому ударяет кулаком и который подходит для этой цели так же, как древесный лист, на котором дрозд вымещает свою «ярость» в подобной ситуации

вать. Другой пример — предлагается оценить как «привлекательные» или как «неприятные» изображения морды кошки с суженными или расширенными зрачками. Дети до 4 лет не обнаружили предпочтения, но старшие дети (9—11 лет) и взрослые предпочитали изображения с суженными зрачками. Некоторые характерные реакции человека также свидетельствуют об их врожденном характере. К ним можно отнести реакции угрозы — взгляд «глаза в глаза», резкий стук рукой по столу.

## ПРИБРЕТЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ. РАССУДОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

По мнению биологов павловской школы, в биологической эволюции последовательно развились *несколько уровней механизма приобретенного поведения* животных (Л. Г. Воронин, 1958, 1964). У одноклеточных животных и простейших многоклеточных, у которых еще не сформировалась центральная нервная система (кишечно-полостные, иглокожие, головохордовые), *пластичность поведения* проявляется в том, что в ответ на многократное действие одного и того же стимула чувствительность организма к нему может повыситься (сенситизация) или снизиться (привыкание). Условные рефлексы у этих животных не образуются. У червей уже удается выработать простой условный рефлекс. Однако этот рефлекс самопроизвольно угасает, т.е. он очень нестойкий. Наконец, начиная с моллюсков у беспозвоночных и у всех хордовых животных условный рефлекс легко вырабатывается и является устойчивым. В классе млекопитающих и птиц, а среди беспозвоночных в классе насекомых формируется очень *сложное поведение, которое сочетает в себе наследуемые и приобретенные компоненты*. Эти типы поведения были описаны в предыдущих разделах книги. У высших (человекоподобных) обезьян и человека возможно *формирование абстрактно-логических условных связей*. Описание этого уровня развития поведения будет приведено в последующих главах.

Л. В. Крушинский ввел в научный оборот представления о *рассудочной деятельности* животных. Он справедливо полагал, что функции мозга человека, связанные с мышлением, прошли длительную биологическую эволюцию. Им поставлен принципиальный вопрос: может ли вообще существовать такая конструкция мозга, которая обеспечивала бы возможность решения новых задач? Эксперименты дали на него утвердительный ответ. Животные способны улавливать простейшие эмпирические законы внешнего мира. Крушинский писал: «Мы считаем, что адаптивный поведенческий акт, выполняемый животным в новой обстановке на основе оперирования эмпирически уловленными законами, лежащими в

иснове структуры среды, может быть оценен как рассудочный» (1986. С. 11). Прогрессивная эволюция, по мнению ученого, шла в направлении увеличения способности к улавливанию большего числа эмпирических законов природы.

Л. В. Крушинский поясняет, что рассудочная деятельность отличается от любых форм обучения тем, что она осуществляется при первой же встрече организма с необычной ситуацией, создавшейся в среде его обитания. Она контролируется геномом животного и определяется, по-видимому, полигенными системами, сформировавшимися в процессе филогенеза.

Наблюдения за поведением животных привели Крушинского к заключению, что их *способность к экстраполяции направления движения раздражителя* можно рассматривать как одно из довольно элементарных проявлений рассудочной деятельности. Под *экстраполяцией* понималась способность животных выносить известную функцию на отрезке за его пределы. Однако для того чтобы животное могло экстраполировать, оно должно также оперировать (пользоваться) *законом неисчезаемости предметов*. Другими словами, животное должно понимать, что всякий предмет, который воспринят его анализаторами, продолжает существовать и после того, когда какая-нибудь причина помешала его дальнейшему восприятию (например, предмет скрылся за ширмой).

Следующий простейший эмпирический закон, выявленный Л. В. Крушинским, может быть сформулирован как *закон непроницаемости непрозрачных предметов*. Другими словами, всякое непрозрачное тело непроницаемо или, точнее, через любое непрозрачное тело животное не может проникнуть. Наконец, третий закон — *закон вмещаемости объемных приманок в объемные полые фигуры*. Животные с достаточно высоким уровнем рассудочной деятельности способны понять, что приманку можно спрятать только в объемной, но не в плоской фигуре.

Познакомимся с некоторыми результатами исследования рассудочной деятельности животных, выполненного в лаборатории Л. В. Крушинского. Наиболее интересные результаты были получены при исследовании способности животных к экстраполяции. При решении этой задачи животное должно было определить направление движения кормушки с кормом после исчезновения ее за непрозрачной преградой (ширмой). Применяли несколько подходов — опыты с коридором, платформой и ширмой. Опишем подробнее опыт с ширмой. Животное получает информацию о движении кормушки с кормом через щель в центре непрозрачной ширмы. Длина ширмы определялась размерами животного и была равна 2—4 длинам его тела. Рядом с кормушкой с кормом всегда была пустая кормушка, и после того как животное в течение нескольких секунд подкармливалось через щель, кормушки разъезжались в разные стороны.



Наиболее интересные результаты получали при первом предъявлении задачи и первом обходе животным ширмы. Эти результаты по разным таксонам приведены в табл. 7.1 и 7.2.

Среди млекопитающих наибольшую долю правильных обходов наблюдали у хищных. Первое место занимали волки и красные лисицы, затем следовали собаки, корсаки и енотовидные собаки. Кошки решали эту задачу хуже псовых, а кролики хуже, чем кошки. Пасюки показали высокий процент статистически правильных обходов, а домовые мыши имели только тенденцию к более частым обходам ширмы со стороны продвижения корма. Насколько успешно решается экстраполяционная задача разными животными, хорошо видно на мотопрограммах — траекториях движения (рис. 7.10). Кролик решает задачу очень неуверенно, тогда как собака и кошка способны делать это с первого применения.

У птиц самая высокая доля правильных обходов наблюдается в семействе врановых птиц. Голуби, утки и хищные птицы практически не могут решить экстраполяционную задачу при первых ее

Таблица 7.1

**Результаты решения экстраполяционной задачи в простом варианте по первому предъявлению и первому обходу ширмы у представителей млекопитающих (по Л. В. Крушинскому, 1986)**

Животное	Количество животных	Первый обход, %	
		правильный	отличие от 50%-го случайного уровня
Мышь ( <i>Mus musculus</i> )	66	59,1	+9,1
Крыса ( <i>Rattus norvegicus</i> )	39	82,0	+32,0***
Кролик	37	62,2	+12,2
Кошка	115	67,5	+17,5***
Собака ( <i>беспородная</i> )	124	87,9	+37,9***
Лисица ( <i>Vulpes vulpes</i> )	30	93,3	+43,3***
Корсак ( <i>Vulpes corsak</i> )	12	83,3	+33,3*
Песец ( <i>Alopex lagopus</i> )	20	60,0	+10,0
Енотовидная собака ( <i>Nyctereutes procyonoides</i> )	8	75,0	+25,0
Волк ( <i>Canis lupus</i> )	10	100	+50,0**

\*  $p \leq 0,05$ ;

\*\*  $p \leq 0,01$ ;

\*\*\*  $p \leq 0,001$ .

**Результаты решения экстраполяционной задачи в простом варианте по первому предъявлению и первому обходу ширмы у представителей рыб, пресмыкающихся и птиц**

Животное	Количество животных	Первый обход, %	
		правильный	различие с 50%-м уровнем
Рыбы ( <i>Cyprinus carpio</i> , <i>Hemichromis bimaculatus</i> , <i>Carassius carassius</i> , <i>C. auratus gibelio</i> )	79	49,4	-0,6
Амфибия хвостатая ( <i>Ambistoma tigrinum</i> )	16	—	—
Черепахи водные ( <i>Emys orbicularis</i> , <i>Clemmis caspica</i> )	59	71,2	+21,2*
Черепаха сухопутная ( <i>Testudo horsfieldi</i> )	24	79,2	+29,2*
Ящерица ( <i>Lacerta viridis</i> )	84	65,4	+15,4*
Голубь	46	57,5	+7,5
Утки (пекинские и подсадные)	25	28,6	-21,4
Хищные птицы ( <i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. vespertinus</i> , <i>Buteo buteo</i> , <i>Aguila rapax</i> , <i>Pernis apivorus</i> , <i>Milvus korschun</i> )	24	61,9	+11,9
Куры (леггорны и бентамки)	133	56,0	+6,0
Врановые ( <i>Corvus cornix</i> , <i>C. frugitegus</i> , <i>Pica pica</i> , <i>Coloeus monedula</i> )	82	79,3	+29,3**

\*  $p \leq 0,01$ ;  
 \*\*  $p \leq 0,001$ .

предъявлениях. Изученные рептилии (ящерицы и крокодилы) решали задачу уже при первых предъявлениях, тогда как рыбы и амфибии с ней не справлялись. На приведенных мотোগраммах (рис. 7.11) видно, что голубь не решает задачу совсем, курица решает ее только в некоторых случаях. Только ворона решает экстраполяционную задачу уверенно при первом ее предъявлении.

В лаборатории Л. В. Крушинского исследовался вопрос о соотношении обучаемости и элементарной рассудочной деятельности.

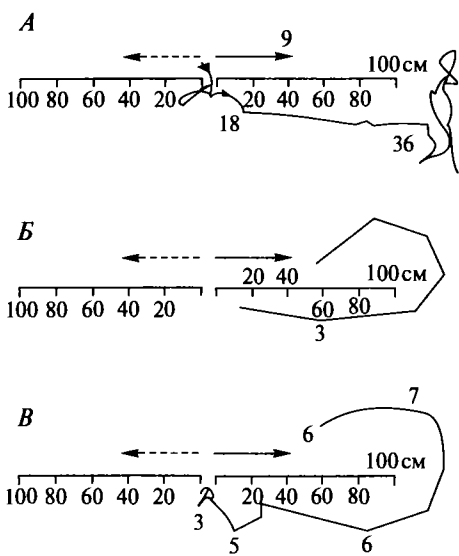


Рис. 7.10. Мотограмма решений задачи кроликом (А), кошкой (Б), собакой (В) (по Л. В. Крушинскому, 1986).

Цифры — время (с) от момента раздвижения кормушек; стрелки со штрихом — направление движения пустой кормушки; сплошная стрелка — кормушки с кормом

Результаты показали, что многократное предъявление экстраполяционной задачи приводит к постепенному увеличению доли правильных решений. Доля правильных решений задачи при многократном ее 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 ее решение. По мнению Л. В. Крушинского, это обуславливается тем, что правильное решение вызывает резкое возбуждение головного мозга, что и приводит при следующих предъявлениях к ухудшению решения задачи. Напротив, у животных с невысоким уровнем рассудочной деятельности нарушений деятельности мозга не происходит, обучение правильному решению задачи проходит успешно. Делается вывод, что степень развития рассудочной деятельности обуславливает тот исходный фон, с которого начинается формирование поведения при участии индивидуального опыта.

Результаты экспериментального исследования разных таксономических групп привели Л. В. Крушинского к выводу, что животные по способности к рассудочной деятельности могут быть распределены в определенной последовательности.

**Млекопитающие.** В первую группу входят низшие обезьяны, дельфины и бурые медведи. Эта группа характеризуется наиболее высоким развитием рассудочной деятельности. Во вторую группу вклю-

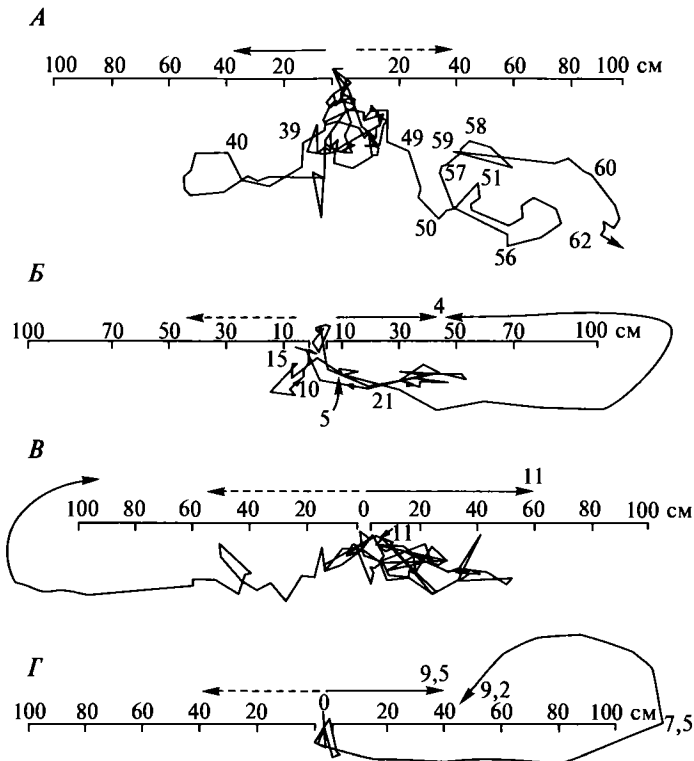


Рис. 7.11. Мотограммы решения задачи голубем (А), курицей (Б), кошкой (В), вороной (Г) (по Л. В. Крушинскому, 1986).

Обозначения, как на рис. 7.10

чены красные лисицы, волки, собаки, корсаки и енотовидные собаки. Животные этой группы обладают достаточно хорошо развитой рассудочной деятельностью. В третью группу были включены одомашненные животные на зверофермах (серебристо-черные лисицы, песцы), у которых уровень рассудочной деятельности снижен по сравнению с животными предыдущих групп. Четвертую группу составляют кошки. Пятая группа охватывает все виды мышевидных грызунов и зайцеобразных. В целом животные этой группы могут быть охарактеризованы недостаточно высоким уровнем рассудочной деятельности по сравнению, конечно, с предыдущими группами.

**Птицы.** Первую группу составляют птицы семейства врановых. По уровню рассудочной деятельности они не уступают семейству псовых. Во вторую группу включены хищные птицы (пустельги, кобчики, канюки, степные орлы и осоеды), утки и куры. В целом эти птицы не решали экстраполяционную задачу в первом предъяв-

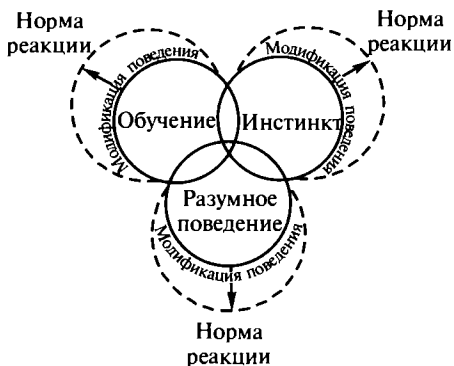


Рис. 7.12. Схема взаимоотношений основных элементарных компонентов поведения (по Л. В. Крушинскому, 1986)

лении, но при многократном предъявлении обучались решению. Исключение составляли некоторые особи осоедов, которые решали экстраполяционную задачу с первого предъявления. В третью группу были включены голуби, которые не решали предъявленную задачу.

**Рептилии.** Черепахи (болотные, каспийские и сухопутные) и зеленые ящерицы решали предлагаемые экстраполяционные задачи примерно с одинаковым успехом. По уровню рассудочной деятельности они стоят ниже, чем врановые птицы, но выше птиц, включенных во вторую группу. У амфибий и рыб способность к экстраполяции не обнаруживалась.

В отличие от инстинктов, которые в своей основе являются частными актами приспособления к специфическим условиям обитания, способность к обучению и элементарная рассудочная деятельность представляют собой общие функциональные системы адаптации. Очевидно, что *поведение* — это сложная интегрированная форма деятельности организма, основанная на взаимодействии инстинктов, обучения и рассудочной деятельности. В зависимости от генетически обусловленной нормы реакции каждой из этих групп поведенческих актов под влиянием внешних условий происходит окончательное формирование наиболее адаптивного поведения. Схема на рис. 7.12 отражает взаимоотношение основных компонентов, которые принимают участие в формировании поведенческого акта.

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ МОТИВАЦИИ**

*Становление термина «мотивация» в физиологии. Представления И. М. Сеченова о целенаправленной деятельности. И. П. Павлов о рефлексе цели. Функциональная система академика П. К. Анохина. Высшие мотивации (по П. В. Симонову). Проблема мотиваций в экспериментальной нейрофизиологии. Физиологические теории мотиваций. Пусковые факторы мотиваций. Клиника расстройств биологических мотиваций. Мотивация голода как пример биологической мотивации. Лимбическая система мозга. Страх и агрессия. «Потребность — мотивация — эмоция» — триада, определяющая вектор поведения. Механизм возникновения эмоций (по П. В. Симонову). Роль эмоций в поведении животных и человека. Типы поведения, определяемые функционированием структур лимбической системы мозга.*

### **СТАНОВЛЕНИЕ ТЕРМИНА «МОТИВАЦИЯ» В ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ**

Термин «*мотивация*» имеет латинский корень *movere* — двигать. Ранее уже несколько раз приводилось описание процессов, связанных с внутренним состоянием организма. Например, Ю. Кнорский в теории инструментальных условных рефлексов ввел понятие драйва (от англ. *drive* — приводить в движение). Зоологи, наблюдая за поведением животных в природе, также выдвинули предположение о существовании механизмов, под влиянием которых (например, половых гормонов) животные совершали очень сложные акты поведения.

Термин «*мотивация*» для обозначения внутреннего состояния организма, которое делает его готовым к определенной деятельности, очень давно использовался в психологии. В павловской физиологии предпочитали использовать термин «возбуждение», например пищевое возбуждение, питьевое возбуждение и т.п. Считали, что этот термин больше соответствует физиологии внутренних состояний организма. Следует признать, что термин «*мотивация*» в последние годы в физиологических лабораториях полностью вытеснил

термин «*возбуждение*» в том смысле, как его применяли в павловских лабораториях. Познакомимся с тем, как развивались представления о движущих силах поведения в отечественной физиологии.

**И. М. Сеченов: «целенаправленная деятельность».** В книге «Рефлексы головного мозга» Сеченов выделял особую форму *целенаправленной деятельности человека* — «*психические рефлексы с усиленным концом*», или «*страстные рефлексы*». Он писал, что «страстные психические рефлексы» основываются на таких эмоциональных возбуждениях, как голод, жажда, страх, половое влечение и др. В «томительной» стороне желания ученый усматривал источник человеческой страсти. Сеченов считал, что желание, которое он обозначал как «тоскливое ощущение», составляет основу страстного психического акта, его первые две трети. Он впервые в научной литературе не только обратил внимание на важность «страстных рефлексов», но и определил их роль в поведении. «Желание, как и ощущение, — пишет И. М. Сеченов, — всегда имеет более или менее томительный, отрицательный характер. Напротив, ощущение, сопровождающее поступок, т. е. удовлетворение страстного желания, имеет всегда яркий положительный характер». Ученый подчеркивал рефлекторную природу указанных выше явлений. Так, он писал: «Бесстрастное хотение, каким бы независимым от внешних явлений оно ни казалось, в сущности столько же зависит от них, как любое ощущение. ... причина всякого человеческого действия лежит вне его...».

Для данного времени (вторая половина XIX столетия) этот подход к описанию поведения человека был весьма прогрессивным, так как преследовалась основная цель — преодоление идеализма, который пытался свести деятельность человека и животных к «божественному разуму».

**И. П. Павлов: «рефлекс цели».** Следующей исторической вехой в отечественной физиологии была речь И. П. Павлова «*Рефлекс цели*» на III съезде по экспериментальной педагогике в 1916 г.: «Рефлекс цели имеет огромное жизненное значение, он есть основная форма жизненной энергии каждого из нас...»<sup>1</sup>. Ученый подчеркивал, что *рефлекс цели формируется на базе «основных влечений», таких, как голод, страх, половое возбуждение* и др. По мнению Павлова, на основе влечения развивается исследовательская деятельность (например, хватательный рефлекс у маленького ребенка); с захватыванием определенного предмета у ребенка развиваются успокоение и равнодушие.

Другой важной особенностью рефлекса цели была периодичность его возникновения. При формулировке понятия рефлекса цели И. П. Павлов испытывал определенные трудности. Дело в том, что все теоретические построения следовали традиционной схеме реф-

<sup>1</sup> Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. 3.

лекторной деятельности, в которой, как уже говорилось, ведущая роль принадлежит внешним стимулам. Таким образом, в физиологии появилось представление о внешних и внутренних мотивах (побуждениях) целенаправленного поведения. Если заслугой ранних материалистов был отказ от таких мотивов, как «свобода воли», заслугой нынешнего времени стало признание существования внутренних мотивов поведения.

Все изложенное относится только к экспериментальной физиологии высшей нервной деятельности. Это замечание имеет силу, поскольку в психологии мотивация как источник активности человека существовала и раньше. В психиатрии такой механизм был ясно обозначен З. Фрейдом, который полагал, что поступками человека движет *libido sexuales*. В физиологической научной литературе последнего времени обозначенную проблему принято рассматривать в виде триады, «потребность — мотивация — эмоция», сформулированной П. В. Симоновым.

**П. К. Анохин: «цель к действию» как звено функциональной системы.** Ранее уже неоднократно упоминалось, что под влиянием мотивации возникает целенаправленное поведение. Как же понимать «целенаправленность» действия, или «цель к действию», в физиологии? Наиболее полный ответ на этот непростой вопрос содержится в представлениях, развиваемых в школе академиков П. К. Анохина и К. В. Судакова. Ограничимся довольно кратким изложением только основных идей (в списке литературы приведены монографии, по которым можно ознакомиться с современным состоянием теории функциональных систем П. К. Анохина).

Согласно развиваемой концепции, «функциональные системы» представляют собой динамические организации мозговых структур, деятельность которых направлена на обеспечение тех или иных полезных для организма приспособительных результатов. Например, таким полезным результатом может быть поддержание постоянства внутренней среды организма, гомеостаза. Этот результат достигается в результате определенной поведенческой деятельности организма, направленной на удовлетворение его внутренних потребностей и в конечном счете на выживание данной особи, включая продление ее рода. Особенно следует подчеркнуть, что *полезный приспособительный эффект* выступает как центральное звено в динамической организации любой функциональной системы организма.

Несмотря на многообразие условий, в которые попадает организм, а следовательно, и огромное многообразие возникающих функциональных систем, все они имеют принципиально общие узловые пункты (рис. 8.1). К ним относятся *конечный приспособительный эффект*, *специфический рецептор*, воспринимающий этот эффект, *обратная афферентация*, сообщающая в центр о достижении (или недостижении) приспособительного эффекта, *центральные воспринимающие и исполнительные аппараты*. Последние вместе



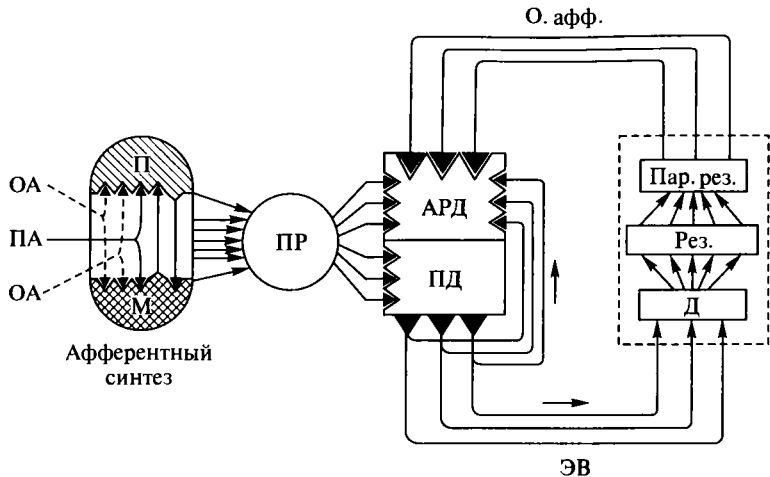


Рис. 8.1. Принципиальная схема функциональной системы  
(по П. К. Анохину, 1968):

М — доминирующая мотивация; П — память; ОА — обстановочная афферентация; ПА — пусковая афферентация; ПР — принятие решения; ПД — программа действия; АРД — акцептор результатов действия; ЭВ — эфферентное возбуждение; Д — действие; Рез. — результат; Пар. рез. — параметры результата; О. афф. — обратная афферентация

с соответствующими исполнительными приборами (эффекторами) обеспечивают регуляцию приспособительного эффекта. Целостный поведенческий акт, таким образом, может выступать как компонент той или иной функциональной системы, поддерживающий гомеостаз.

Чрезвычайно большую роль в деятельности функциональной системы играет *эмоциональная окраска соответствующих мотиваций* (подробнее см. ниже). У организма имеется наследственно обусловленный фонд *основных биологических мотиваций* (избегание опасности, голод, жажда, размножение и др.). Биологические мотивации обладают особенно высокой энергетической силой, которая заставляет животное активно действовать во внешней среде. Работами павловской школы показано, что в процессе выработки условного рефлекса (обучения) мотивации могут возникать и под влиянием специальных факторов внешней среды, например условных сигналов. Не вызывает сомнений, что такие мотивации также формируются на основе врожденных основных мотиваций. Нетрудно заметить, что биологические мотивации связаны с поддержанием постоянства внутренней среды организма. Сама по себе мотивация вызывает целую цепь взаимообусловленных процессов, которые можно разделить на внутренние и внешние. Внутренние процессы полностью основаны на функционировании физиологических си-

стем организма (центральной нервной системы, систем кровообращения, пищеварения и др.). Внешние проявления мотивации включают соответствующие типы поведения (например, добывание пищи, воды и пр.). К наиболее сложным врожденным формам первичных мотиваций относят исследовательскую мотивацию и мотивацию продолжения рода.

**Высшие мотивации.** Кроме биологических мотиваций, которые в одинаковой степени есть как у животных, так и человека, существуют еще так называемые *высшие мотивации* (П. В. Симонов, 1980). Они приобретаются в течение жизни организма и строятся на основе первичных мотиваций. У животных к ним относятся целенаправленные сложные реакции, связанные с деятельностью во внешней среде (охота, поиск полового партнера и пр.); их основу составляют условные рефлексы разной степени сложности. Высшие мотивации человека разнообразны и качественно отличаются от таковых у животных. Это прежде всего определяется наличием у человека развитой второй сигнальной системы. Например, роль высших мотиваций у человека могут выполнять политические или религиозные убеждения, достижение спортивного результата и т. п. Высшие мотивации у человека могут быть настолько сильными, что могут превратиться в форму постоянного побуждения, иногда в течение всей жизни.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕОРИИ МОТИВАЦИЙ

Экспериментальная нейрофизиология для решения проблемы мотивации стремится ответить на три главных вопроса:

- 1. Каков механизм мотивации, или драйва (по Ю. Коноорскому, 1970)?
- 2. Как формируется целенаправленное поведение?
- 3. Что составляет природу подкрепления (удовлетворение мотивации)?

Ответы на эти вопросы рассматриваются ниже. Если говорить очень схематично, то механизмом подкрепления может быть снижение мотивации, или драйва (по Ю. Коноорскому). Например, для мотивации голода это будет насыщение. Ответ на вопрос, что заставляет организм достигать определенных целей, содержится в теории функциональных систем. На вопрос о том, почему организм стремится повторять одни формы деятельности и избегает другие, ответ нужно искать в механизме положительных и отрицательных эмоций.

Трудности экспериментального изучения мотиваций обусловлены тем, что они являются одновременно и психологической и физиологической проблемой (по И. М. Сеченову — это «психические рефлексы с усиленным концом» или «страстные психические рефлексы»).

Рассмотрим экспериментальные подходы к проблеме мотиваций. Прежде чем перейти к современному состоянию представлений о физиологических механизмах мотиваций, сделаем небольшой исторический экскурс и кратко рассмотрим ранние физиологические теории мотиваций.

К самой ранней истории этого вопроса можно отнести так называемые *периферические теории*. Одна из них — *унитарная теория* — была сформулирована американским физиологом У. Кенноном в начале 30-х годов XX в. В соответствии с этой теорией мотивация (влечение) возникает в результате специфической деятельности определенных периферических органов, т. е. определяется одним параметром. Так, возникновение жажды Кеннон рассматривал как результат «сухости в ротовой полости при снижении секреции слюны», голод — как результат влияния перистальтики пустого желудка и т. д. Возникновение мотивации, так же как ее прекращение, связано, согласно теории Кеннона, с действием на одни и те же периферические рецепторы. Заслугой ученого является то, что он перешел от изучения чисто поведенческой стороны мотивации к исследованию соответствующих физиологических механизмов.

В свое время теория У. Кеннона получила экспериментальную поддержку: был найден один из возможных компонентов мотивационного возбуждения — афферентация от периферических органов. Например, открыта «голодная» перистальтика желудка, которая легла в основу *теории аппетита*. Однако в дальнейшем при уточнении этих данных было установлено, что ощущение голода и сокращения желудка связаны далеко не однозначно. Например, Ч. Шеррингтон удалял у собак желудок и наблюдал сохранение у них чувства голода. Даже после полной денервации желудка (перерезали и моторные и чувствительные нервы) реакция животных на пищу сохранялась. Все эти факты указывали, что центральный нервный аппарат регуляции пищевого поведения находится вне пищеварительного канала.

Следующим шагом в исследовании механизма мотиваций был поиск веществ в крови для объяснения, например, мотивации голода. Возникла *теория «голодной крови» (гуморальная гипотеза)*. Стали предполагать, что состояние голода определяется гипогликемией. Основанием для такого заключения послужили такие наблюдения: «голодные» сокращения желудка заметно снижались после внутривенного введения глюкозы. Напротив, при снижении уровня глюкозы в крови введением инсулина усиливались «голодные» сокращения желудка. Однако дальнейшие исследования показали, что между уровнем глюкозы в крови и чувством голода также нет прямой зависимости. Уточнение этих исследований показало, что отношение к чувству голода имеет не вообще уровень глюкозы в крови, а артерио-венозная разница ее содержания — при прибли-

жении этой разницы к нулю «голодные» сокращения желудка усиливаются.

Гуморальная гипотеза была распространена и на питьевую мотивацию. Чувство жажды стали объяснять изменением осмотического давления плазмы крови или снижением концентрации внеклеточной воды в тканях. Половое влечение рассматривали как результат нарастания в крови уровня половых гормонов. Гуморальные гипотезы подтверждались многочисленными физиологическими экспериментами. Например, введение неполовозрелым котам мужского полового гормона тестостерона вызывало у них отчетливую половую активность. Аналогичные наблюдения были сделаны на половозрелых кошках при введении им женского полового гормона эстрогена.

Несмотря на определенную стройность гуморальной гипотезы, стали накапливаться факты, не укладывающиеся в эти представления. В качестве примера приведем результаты исследования на сросшихся близнецах (сакропагах), имеющих общее кровообращение, но отдельные пищеварительные органы и мозг. При внутривенном введении одному близнецу глюкозы она появлялась в общей системе кровообращения. В то же время кормление одного близнеца не приводило к насыщению другого, хотя кровь и ткани получали достаточное количество питательных веществ. Все это говорило о том, что гуморальный фактор недостаточен для объяснения механизмов голода и насыщения. О том же свидетельствовали и клинические данные: внутривенное введение в организм глюкозы не вызывало чувства насыщения. Таким образом, более углубленный физиологический анализ мотиваций привел исследователей к необходимости объединить нервный и гуморальный механизмы в единый нейро-гуморальный механизм мотивации.

Современная наука считает, что *мотивация и ее удовлетворение определяются множественными факторами*. Одни из них могут быть ведущими, другие заменяют ведущие факторы в случае их удаления. Это положение можно проиллюстрировать на примере пищевой мотивации. Факторы, определяющие насыщение организма, можно распределить в следующем порядке: сигнализация от рецепторов ротовой полости; растяжение желудка, активация многочисленных глюкорецепторов, в том числе в ядрах гипоталамуса. Например, исследования показали, что животные при «мнимом кормлении» съедают значительно больше пищи, чем при нормальном кормлении; прием пищи сопровождается мощной симпатической реакцией, в результате которой происходит немедленный выброс глюкозы из печени. Это сопровождается повышением температуры тела.

Вместе с тем анализ приведенных теорий показывает, что все они имеют отношение только к вопросу о *пусковых факторах мотивации*. Одни исследователи считают, что мотивации определя-

ются состоянием определенных периферических органов, другие усматривают причину мотивационного возбуждения в изменении внутренней среды, в частности состава крови. Каждое из этих положений подтверждается экспериментальными исследованиями. Вполне закономерно поставить вопрос: если мотивация определяется многочисленными нервными и гуморальными факторами, то где происходит интеграция влияний, порождающих мотивационное возбуждение?

Сумма изложенных выше фактов привела к формулировке так называемой *центральной теории мотиваций*. В начале XX столетия английский зоолог У. Крэг, работы которого цитировались выше, один из первых указывал на центральную (в мозге) локализацию мотивационного возбуждения. Независимо от этих исследований англичанин Е. Стеллар в 1954 г. сформулировал *гипоталамическую теорию*, которая связывала формирование мотиваций с деятельностью гипоталамуса. Согласно его концепции, «центральное мотивационное состояние» поддерживается возбуждением специальных гипоталамических центров, которые находятся в реципрокных (взаимотормозных) отношениях с другими гипоталамическими центрами. В свою очередь гипоталамические структуры подвержены влиянию со стороны других отделов центральной нервной системы, в том числе коры больших полушарий. Их активность может модулироваться гуморальными факторами, сигналами из внешней среды и др. Согласно теории Е. Стеллара, мотивация связана с активностью возбуждающего гипоталамического механизма, а насыщение (удовлетворение) зависит от гипоталамического тормозного механизма.

Очень интересные результаты были получены в лаборатории американского ученого Дж. Олдса (1960) в опытах по самостимуляции. Опыты проводились на крысах в камере Скиннера. Оказалось, что если в определенные структуры мозга крысы вживить электроды, а затем через них осуществлять электрическую стимуляцию этих структур, то можно наблюдать эффект самостимуляции: крыса сама нажимает на рычажок и включает стимуляцию своего собственного мозга. Частота самостимуляций доходила до 5000—6000 в час. Точки самостимуляций занимали до 1/3 объема мозга. Количество точек, которые крысы отказывались стимулировать повторно, составляли примерно 15%; две трети структур были нейтральными (рис. 8.2). Интересно, что положительные точки самостимуляции в подавляющем числе находились в пределах лимбической системы головного мозга и часто располагались в медиальном продольном пучке переднего мозга. Это система волокон, идущая в ростокаудальном направлении, объединяет между собой ряд структур лимбической системы мозга. Эксперименты были многократно воспроизведены на кошках, обезьянах, быках и даже на человеке. Их результаты совершенно очевидно указывают, что

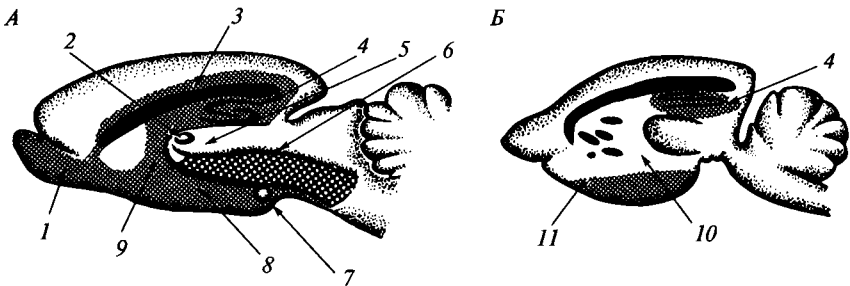


Рис. 8.2. Области «вознаграждения» (мелкая штриховка) и «наказания» (крупная штриховка) в мозге крысы (по Дж. Олдсу, 1958):

сагиттальные срезы: А, Б — медиально и латерально расположенные; 1 — обонятельная луковица; 2 — передняя комиссура; 3 — поясная извилина; 4 — гиппокамп; 5 — покрывка среднего мозга; 6 — таламус; 7 — мамиллярные тела; 8 — гипоталамус; 9 — перегородка; 10 — миндалина; 11 — грушевидная доля

возбуждение мозговых структур достаточно для получения очень сильной мотивации, которую легко оценить количественно частотой самостимуляций. Выяснилось, что реакции самостимуляции имеют разную природу. Например, сытое животное отказывалось производить самостимуляцию определенных точек головного мозга. Аналогичные результаты были получены для некоторых других биологических мотиваций.

Вместе с тем экспериментальные исследования заставили уточнить само понятие «биологическая мотивация». Оказалось, что одни исследователи понимают под мотивацией импульс (побуждение) к действию, другие — само целенаправленное действие.

Побуждение, или влечение, является стремлением организма к определенной цели (к пище, воде, половому партнеру, гнездовому участку и т. д.). Оно выражается в повышенной активности организма, преодолении препятствий, обучении новым навыкам.

*Мотивация, согласно современным представлениям, является побуждением, или влечением, которое ведет к целенаправленному поведению и удовлетворению определенной биологической потребности.*

В этом определении учитывается, что каждая мотивация имеет специальные *внутренние механизмы* и совершенно определенное *биологическое предназначение*. Мотивация исчезает, как только организм достигает биологического результата, удовлетворяющего его исходную потребность.

## РОЛЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ МОТИВАЦИЙ В ПОВЕДЕНИИ

Для понимания места, которое занимает мотивация в поведении организма, обратимся к теории функциональной системы,

сформулированной академиком П. К. Анохиным и развитой в его школе. Основная предпосылка состоит в том, что для осуществления данной физиологической функции мобилизуется значительное число физиологических систем, в том числе мозговых структур, часто расположенных в разных частях головного мозга. Деятельность физиологических систем всегда функционально объединяется на основе получения конечного приспособительного эффекта. Только на основе мотивационного возбуждения происходит извлечение следов памяти для построения целенаправленного поведения. На схеме функциональной системы (см. рис. 8.1) механизм мотивации и биологической памяти находятся в одном блоке. Например, голодные щенки, которые никогда не ели мяса, не реагируют на его вид и запах до тех пор, пока хотя бы один раз не попробуют его. И только после этого их мозг «записывает» свойства мяса в «базу памяти». Теперь, как только организм испытывает голод, из этой «базы» извлекаются необходимые данные и поведение животного становится таким, которое приводило его к получению пищи. Например, голодный хищник отправляется на охоту, а собака, выученная «подавать лапу», начинает усиленно демонстрировать эту реакцию. Применительно к поведению человека социальные раздражители на основе механизма памяти формируют адекватную им высшую мотивацию, которая определяется предшествующим опытом, воспитанием, традициями и которая может вытормаживать биологическую мотивацию.

Нужно отметить еще одну особенность биологической мотивации. Она проявляет свойства *доминанты*. Мотивация формируется по принципу доминанты. Очаг доминанты как бы притягивает все другие возбуждения, которые подкрепляют только этот очаг. Благодаря *доминирующей мотивации* в организме может преобладать в данный момент только одна функциональная система поведения.

Богатейший материал расстройств биологических мотиваций человека дает клиника. Особенно ярко проявляются нарушения биологических мотиваций при поражении гипоталамической области (так называемый диэнцефальный синдром). Ведущими симптомами поражения являются нарушения поведения — пищевого, полового и др. При физиологической оценке наблюдаемых изменений мотиваций и в целом поведения таких больных следует учитывать тесные связи гипоталамуса с гипофизом. Поэтому при диэнцефальном синдроме, затрагивающем гипофиз, могут развиваться гипоталамические синдромы, например гипоталамическое ожирение (синдром Дрейлиха) или кахексия — отказ от пищи (синдром Симондса). При повреждении лобных и теменных полей коры наблюдаются расстройства в сфере высших мотиваций. Одно из первых сообщений было сделано американскими учеными Г. Клювером и П. Бюси в 1937 г. Они описали характерные изменения

поведения маргитшек после удаления височных долей и прилегающих мозговых структур (энторинальной коры, вентрального гиппокампа, миндалины). Сейчас известно, что эта операция вызывает обширное повреждение структур лимбической системы головного мозга. В результате такой операции дикие животные становятся ручными, пытаются поедать несъедобные предметы (сильная пищевая мотивация), часто гиперсексуальны (пытаются копулировать даже с неодушевленными предметами). У обезьян Клювера и Бюси наблюдалось расстройство многих биологических мотиваций. Они потеряли способность адекватно реагировать на происходящие события.

К настоящему времени достаточно хорошо изучены механизмы пищевой и защитной мотиваций. Ведущая роль в формировании *пищевой мотивации* принадлежит гипоталамической области (рис. 8.3). Так, двустороннее повреждение латерального гипоталамуса приводит к отказу от пищи (афагия), а затем к гибели животного от истощения. На основании этих фактов было сформулировано такое понятие, как центр голода, разрушение которого приводит к отказу от пищи, а стимуляция, напротив, к избыточному приему пищи. При разрушении более медиальных частей гипоталамуса эффект был противоположным — наступала гиперфагия, вплоть до поедания несъедобных предметов. Это позволило сформулировать представление о центре насыщения. Взаимодействие между

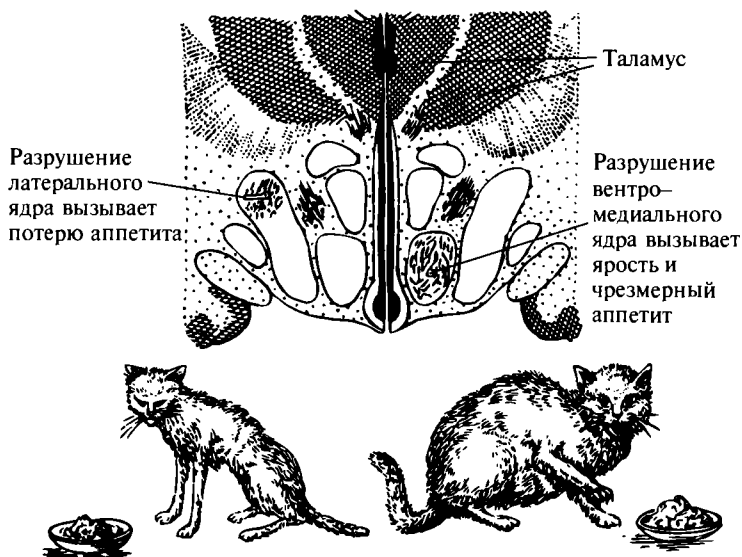


Рис. 8.3. Влияние повреждения латерального (слева) и вентромедиального (справа) ядер гипоталамуса на пищевое поведение кошки (по Г. Кречу, К. Кручфельду, 1958)



указанными центрами носит реципрокный (взаимотормозной) характер. Физиологи давно знакомы с такими взаимоотношениями между нервными центрами. Так действуют, например, центры вдоха и выдоха в продолговатом мозге, нервные центры мышца-антагонистов и т. д.

Дальнейшие исследования показали, что кроме двух названных гипоталамических центров в пищевом поведении участвует ряд структур лимбической системы. Так, увеличение приема пищи у крыс происходило при раздражении медиальных отделов сосцевидных тел заднего гипоталамуса или ядер переднего таламуса. Напротив, повреждение определенных участков ретикулярной формации среднего мозга приводило к *афагии* и *адипсии*. На основе этих данных было высказано предположение, что лимбические структуры мозга бесспорно участвуют в организации пищевого поведения и определяют его своеобразный контекст. У человека все высшие формы пищевого поведения (привычки, национальные обычаи и др.) складываются при участии высших отделов мозга, включая кору больших полушарий.

Примерами *защитных мотиваций* организма являются страх и агрессия. Уже в 20-х годах XX в. было установлено, что при удалении коры больших полушарий у собак и кошек развивается «ложная ярость». На кошку достаточно было направить струю воздуха или просто погладить ее по спине, чтобы вздыбилась шерсть, раздались агрессивные звуки, выпускались когти и оскаливались зубы, но реакция шла «вхолостую» — кошка не убегала и не причиняла ущерба своему мнимому обидчику. У таких животных реакция страха развивается даже в обстановке, которая никогда ранее не была связана с болевыми воздействиями. Наблюдения за «бескорковыми» животными навели исследователей на мысль, что их реакции являются следствием «высвобождения гипоталамуса из-под тормозного влияния коры». На основании этих фактов было сделано заключение, что сдерживающее влияние на центры «агрессии» в промежуточном мозге оказывает не только кора больших полушарий, но и эволюционно более древние лимбические структуры. В дальнейшем была составлена карта точек гипоталамуса, электростимуляция которых вызывала у кошек оборонительные реакции. Наибольшая плотность точек была в заднем гипоталамусе, в области мамиллярных тел. При стимуляции некоторых точек заднего гипоталамуса у кошек часто наблюдались реакции ярости и нападения (рис. 8.4). Повреждение заднего гипоталамуса снижало агрессивность кошки, и она становилась более покорной.

При разрушении вентромедиальных зон дружелюбное животное превращалось в очень злобное. Электрическая стимуляция других лимбических структур также вызывала агрессивные реакции: стимуляция ядер миндалина, области конечных полосок вызывала у кошек ворчание, поворот головы к наблюдателю, расшире-



Б



Рис. 8.4. Агрессивное поведение кошки, вызванное стимуляцией гипоталамуса (по Н. Тинбергену, 1979):

А — кошка, воспитанная в «дружбе» с крысой; Б — кошка с яростью набрасывается на крысу при электрической стимуляции гипоталамуса

ние зрачков, усиленное дыхание, уши прижимались и шерсть поднималась. Зона, стимуляция которой вызывала защитные и агрессивные реакции у кошек и обезьян, представлена узкой полоской (1—1,5 мм), протянувшейся от переднего мозга через вентральный диэнцефалон к среднему мозгу; центральную часть этой зоны занимает задний гипоталамус. Таким образом, в формировании оборонительных и агрессивных мотиваций участвуют многие лимбические структуры головного мозга, а также кора больших полушарий.

## «ПОТРЕБНОСТЬ — МОТИВАЦИЯ — ЭМОЦИЯ»

Как говорилось ранее, в основе современных представлений о физиологических механизмах целенаправленного поведения животных и человека лежит триада «*потребность — мотивация — эмоция*». В физиологии высшей нервной деятельности наиболее подробно изучены механизмы биологических мотиваций. Это связано с тем, что история исследования мотивации имеет более продолжительный период в биологии по сравнению с другими компонентами триады.

По мнению академика П. В. Симонова, физиологию высшей нервной деятельности нельзя однозначно отнести ни к биологическим, ни к социальным наукам, ибо она включает элементы всех этих отраслей знаний. Другое дело — единый процесс отражения объектов и явлений внешнего мира, который можно рассматривать в различных его аспектах: с нейрофизиологической стороны и с субъективной стороны, т. е. психологической. Любая психическая функция обладает свойством, которое можно определить как «индивидуализация», т. е. она принадлежит исключительно данно-

му субъекту. Недаром в психологии XIX в. широко применяли метод интраспекции, т. е. наблюдения за самим собой. Другие люди — ничем не заменимое зеркало, считает П. В. Симонов, благодаря которому «конкретный человек не только осознает себя человеком, но и проверяет человечность, всеобщность своего восприятия окружающей действительности». Но отражательная деятельность мозга не исчерпывается знаниями, добываемыми естественными науками.

Существует и второй путь, значение которого в развитии цивилизации подчас остается как бы в тени традиционных завоеваний научной мысли. Рядом с «со-знанием» функционирует «со-переживание». Современные методы физико-химических наук не в состоянии познакомить нас с переживанием боли, удовольствия, радости и т. д. Эти переживания субъективны, их нельзя наблюдать непосредственно, а понимание их достигается исключительно сопереживанием, роль которого до сих пор в полной мере не оценена ни теорией, ни практикой воспитания. В основу развиваемой гипотезы П. В. Симонов (1980—2001) положил понятие «эмоции».

Понимание термина «эмоции» в физиологии и психологии различается мало. Приведем определение эмоции, данное выдающимся отечественным психологом А. Н. Леонтьевым: «Эмоции — особый класс психических процессов и состояний, связанных с инстинктами, потребностями и мотивами. Эмоции выполняют функцию регулирования активности субъекта путем отражения значимости внешних и внутренних ситуаций для осуществления его жизнедеятельности» (А. Н. Леонтьев, 1970). Согласно физиологу П. К. Анохину (1964), «эмоции — это физиологические состояния организма, имеющие ярко выраженную субъективную окраску и охватывающие все виды чувствований и переживаний человека, от глубоко травмирующих страданий до великих форм радости и социального жизнеощущения». В качестве основной задачи физиологии в исследовании эмоций ученый считал раскрытие тех конкретных процессов, которые в конечном счете приводят к возникновению и отрицательного (потребность), и положительного (удовлетворение) эмоциональных состояний. Другими словами, Анохин связывал эмоцию с потребностью. Эта связь бесспорна, но, по мнению П. В. Симонова, связать эмоцию только с потребностью едва ли правомерно.

В основу физиологического механизма проявления эмоции того или иного знака Симонов положил предположение, высказанное еще И. П. Павловым, что процессы установки стереотипа, его поддержания и нарушений субъективно проявляются в разнообразных положительных и отрицательных эмоциях (у Павлова — чувства). Например, у собак в павловской лаборатории эмоция всегда проявлялась в двигательных реакциях (собака рвалась из станка, скулила и пр.). В соответствии с этим предположением проявление

эмоции определяется рассогласованием заготовленного мозгом внутреннего стереотипа с изменившимися внешними условиями. Эмоции (по П. В. Симонову) представляют собой неудачу интеграции на уровне коры больших полушарий.

Близкую точку зрения развивал П. К. Анохин. Он считал, что нервный аппарат отрицательных и положительных эмоций активируется в тот момент, когда обнаруживается рассогласование, или несовпадение акцептора действия (афферентной модели ожидаемых результатов) с импульсацией, сигнализирующей о реально достигнутом результате.

Известно много данных о зависимости эмоционального напряжения от величины потребности (мотивации) и прогнозирования вероятности ее удовлетворения. Подводя итог известным экспериментальным фактам, Симонов приходит к выводу о том, что эмоция «...есть отражение мозгом человека и животных какой-либо актуальной потребности (ее качества и величины) и вероятности (возможности) ее удовлетворения, которую мозг оценивает на основе генетического и ранее приобретенного индивидуального опыта» (П. В. Симонов, 1981). В самом общем виде правило возникновения эмоций (по Симонову), можно представить в виде формулы

$$\Theta = f[\Pi, (I_n - I_c), \dots],$$

где  $\Theta$  — эмоция, ее степень, качество и знак;  $\Pi$  — сила и качество актуальной потребности;  $(I_n - I_c)$  — оценка вероятности (возможности) удовлетворения потребности на основе врожденного и онтогенетического опыта ( $I_n$  — информация о средствах, прогностически необходимых для удовлетворения потребности;  $I_c$  — информация о средствах, которыми располагает субъект в данный момент);  $f$  — функция.

Разумеется, эмоция у человека зависит и от ряда других факторов, одни из них нам хорошо известны, а о существовании других мы, возможно, еще и не подозреваем. К числу известных П. В. Симонов относит индивидуальные (типологические) особенности субъекта, прежде всего индивидуальные особенности его эмоциональности, мотивационной сферы, волевых качеств. В зависимости от временных характеристик эмоциональная реакция приобретает характер стремительно развивающегося *аффекта* или *настроения*, сохраняющегося часами, днями и неделями, в зависимости от качественных особенностей потребности. Так, эмоции, возникающие на базе социальных и духовных потребностей, принято именовать *чувствами*. Низкая вероятность избегания нежелательного воздействия породит у субъекта тревогу, а низкая вероятность достижения желанной цели — *фрустрацию* (психологический термин, обозначающий беспомощность). Необходимыми и достаточными являются два фактора: *потребность* и *вероятность* (возможность) ее удовлетворения. Другие факторы обуславливают лишь

вариации бесконечного многообразия эмоций. Сейчас есть данные, что это тесно коррелирует с уровнем нейропептидов в мозге, относящихся к группе эндорфинов.

Следует иметь в виду, что П. В. Симонов «информацию» понимает не как меру преодоления хаоса, а как отражение всей совокупности средств достижения цели: знания, которыми располагает субъект; совершенство его навыков; энергетические ресурсы организма; время, достаточное или недостаточное для организации соответствующих действий, и т. д. Такое понимание информации связано с тем, что организм имеет дело не с энергией, а с афферентацией. Кроме того, организм имеет дело с оценкой вероятности достижения цели (удовлетворенная потребность). Оценка же вероятности по своей природе — категория информационной.

Термин «*потребность*» трактуется П. В. Симоновым в его широком понимании (1981): «Потребность есть избирательная зависимость живых организмов от факторов внешней среды, существенных для самосохранения и саморазвития, источник активности живых систем, побуждение и цель их поведения в окружающем мире. Соответственно поведение мы определим как такую форму жизнедеятельности, которая может изменить вероятность и продолжительность контакта с внешним объектом, способным удовлетворить имеющуюся у организма потребность».

## РОЛЬ ЭМОЦИЙ В ПОВЕДЕНИИ

Первым этапом в организации целенаправленного поведения является *потребность* в описанном выше смысле. *Мотивация* представляет второй этап организации целенаправленного поведения. Мотивацию можно рассматривать как «опредмеченную потребность». Не существует мотиваций без потребностей, но вполне возможно встретить потребность, не ставшую мотивацией. Так, человек может испытывать потребность в витаминах, но не быть мотивированным, поскольку не знает о причинах своего состояния. Простой пример: в ранний период освоения Севера практически все исследователи заболели цингой (недостаток витамина С). И это несмотря на то, что витамин С мог быть в избытке в хвое, ягодах, которые можно было доставать из-под снега, наконец, можно было взять с собой необходимый запас витамина С. «Итак, мотивация есть физиологический механизм активирования хранящихся в памяти следов (энграмм) тех внешних объектов, которые способны удовлетворить имеющуюся у организма потребность, и тех действий, которые способны привести к ее удовлетворению» (П. В. Симонов, 1981). Отсюда трудно согласиться с представлением об исходном мотивированном возбуждении структур, например гипо-

таламуса. Только вовлечение гипоталамуса в условно-рефлекторную деятельность придает активности гипоталамических структур мотивационный характер.

До сих пор мы говорили об *отражательной функции* эмоций, которая совпадает с их *оценочной функцией*. Эмоция выступает не только в качестве сигнала полезности или вредности воздействия на организм. Она выступает в роли своеобразной универсальной меры ценностей, «валюты мозга», а не просто эквивалента. Например, чувство боли оказывается пластичным: когда потребность в поврежденном суставе становится очень велика, в нем может произойти движение.

С физиологической точки зрения, эмоции есть состояние системы специализированных мозговых структур, побуждающее изменить поведение в направлении минимизации или максимизации этого состояния. Таким образом, эмоция может осуществлять *переключающую функцию*. Безусловными кандидатами на роль этих структур мозга являются те из них, которые входят в состав так называемого *круга Пайпетца* (рис. 8.5). Переключающая функция эмоций особенно ярко обнаруживается в процессе конкуренции мотивов, при *выделении доминирующей потребности, которая становится вектором целенаправленного поведения*. Для иллюстрации данного положения приведем два крайних примера. Первым примером может быть творчество ученого, инженера, поэта и т. п. Положительные эмоции, которые человек испытывает в творческом процессе, заставляют его «забыть» все окружающее и, преодолевая преграды, идти к намеченной цели. А теперь представим себе наркомана, который, чтобы испытать гипертрофированную положительную эмоцию, идет на преступление, чтобы получить очередную, может быть последнюю в его жизни, дозу наркотика. Эти, возможно, утрированные примеры показывают, что если у животных эмоции играют до некоторой степени вспомогательную роль, например «оценки определенного действия», *то у человека эмоция может стать ведущим фактором поведения*.

Зависимость эмоций не только от величины потребности, но и от вероятности ее удовлетворения чрезвычайно усложняет конкуренцию сосуществующих мотивов, в результате чего поведение нередко оказывается переориентированным на менее важную, но легко дости-

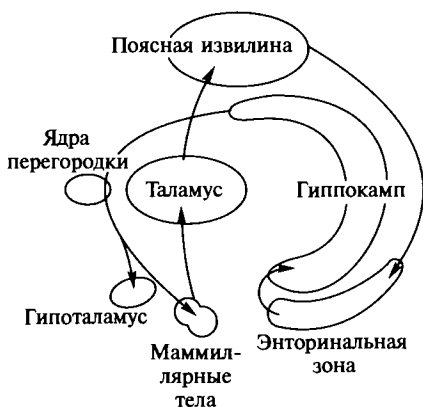


Рис. 8.5. Эмоциональный круг Пайпетца (схема)

живую цель. В качестве примера можно привести наркоманию и алкоголизм. На уровне высшей нервной деятельности, по мнению П. В. Симонова, для купирования такой переориентации служит *воля*. У человека оценка вероятности удовлетворения потребности может быть на неосознанном уровне — примером может быть *интуиция*. Так, Д. И. Менделеев «увидел» свою знаменитую таблицу химических элементов во сне. Подобных примеров можно привести много. Однако нужно отметить, что здесь мы вступаем на зыбкую почву психологической интраспекции.

Ранее было показано, что в процессе образования условный рефлекс проходит стадию генерализации, а затем фазу специализации. В стадии генерализации эмоциональное напряжение повышается, а при упрочении условного рефлекса уменьшается и одновременно происходит переход от генерализованного (доминантного) реагирования к строго избирательным реакциям на условный сигнал. В этом случае возникновение эмоций ведет к вторичной генерализации возбуждения.

Чем сильнее потребность, тем менее специфичен объект, вызывающий соответствующую реакцию. Например, чем сильнее тревога, тем чаще субъект отвечает на предъявляемый нейтральный слайд как на аверсивный. Физиологической основой подобного реагирования считают активирование и усиление функционального значения обратных условных связей (Э. А. Асратян) от очага безусловного рефлекса к очагу условного (см. также гл. 4). Подчеркнем, что эмоция сама по себе не несет информации об окружающем мире, недостающая информация пополняется путем поискового поведения, совершенствования навыков, мобилизации хранящихся в памяти энграмм. Компенсаторное значение эмоций заключается в их замещающей роли. Таким образом, эмоции выступают и как функции оценки, и как функции ценности. В последнем случае сами эмоции являются мотивом, «притягивающим» субъект к деятельности, что особенно справедливо для поведения человека, у которого духовные потребности преобладают в мотивировании его поведения.

Велика роль эмоций в трансформации потребностей человека, в организации его личностной иерархии. Положительные эмоции могут поощрять и поддерживать те потребности, которые сопровождаются ими. Отрицательная эмоция, возникшая в связи с хронической неудовлетворенностью определенных потребностей, нередко приводит к замещению этих потребностей мотивами (положительно окрашенной) первой группы. Так, человек, мучимый неудовлетворенностью присущих ему потребностей (некоторые из этих потребностей он может и не осознавать), обращается к алкоголю — источнику столь легко достигаемого удовольствия. Однако самостоятельная ценность эмоций иллюзорна, подчеркивает П. В. Симонов.

Как уже отмечалось, в поведении человека, в частности в коммуникации, эмоции играют особую роль. Например, длительный процесс специализации превратил голос и мимику в средство невербальной коммуникации, которое человек использует не только для сообщения о своем состоянии, но и для маскировки этого состояния от других членов сообщества. Тем не менее современные методы анализа позволяют обнаружить в эмоциональной экспрессии голоса компоненты, которые не подвластны произвольному регулированию. Эти исследования показывают, что до 70 % информации между людьми передается по «эмоциональному каналу». Даже в случае когда мимика или окраска речи не соответствуют действительному эмоциональному состоянию субъекта, они обусловлены какой-то иной потребностью и будут тем убедительнее, чем сильнее эта потребность. Собственно это составляет основу искусства артиста. Любое театральное действие (спектакль, или спортивное соревнование) адресуется именно к эмоциональному восприятию.

## **СТРУКТУРЫ МОЗГА, СВЯЗАННЫЕ С ВОЗНИКНОВЕНИЕМ ЭМОЦИЙ**

Клиницисты давно отмечают, что функционирование левого полушария (у правшей) связано преимущественно с положительными эмоциями, а правое — с отрицательными эмоциями. После специального вызова с лечебной целью унилатеральных судорожных припадков у больных с инактивацией правого полушария наблюдается сдвиг в сторону положительных эмоций, а у больных с инактивацией левого полушария — в сторону отрицательных (В. Л. Деглин, 1973). Это проявляется в следующем. Больные первой группы эйфоричны, они иронизируют над своим состоянием и склонны не оценивать его. Больные второй группы, напротив, часто переоценивают тяжесть своего состояния, что проявляется в расспросах врачей, попытке обращаться к специальной медицинской литературе. Более точные наблюдения показали, что существует только определенная тенденция к преобладанию положительных или отрицательных эмоций. Так, при демонстрации фильмов разным полушариям (с помощью контактных линз) было установлено, что правое полушарие преимущественно связано с оценками неприятного и ужасного, а левое — с восприятием приятного и смешного. По мнению авторов, правое полушарие можно рассматривать как субстрат неосознаваемых мотивов (проблемы асимметрии полушарий головного мозга специально рассмотрены также в гл. 13).

С позиций современной физиологии головного мозга наивно представлять, что «центр» положительных эмоций находится в.



левом полушарии, а «центр» отрицательных эмоций — в правом полушарии. Одно из объяснений, по мнению П. В. Симонова, состоит в том, что отключение левого полушария делает ситуацию невербализуемой (необлекаемой в слова), непонятной для субъекта и потому пугающей. Выключение правого полушария, напротив, упрощает ситуацию, что ведет к положительным эмоциям. Упрощение происходит не за счет лучшего понимания всей реальной сложности ситуации, а за счет упрощения и обеднения сферы потребностей и мотивов, упрощения тех требований, которые субъект предъявляет к среде. С предположением Симонова хорошо согласуется то, что больные с поражениями левого полушария озабочены своим состоянием, тревожатся о нем, в то время как больные с поражением правого полушария беспечны и легкомысленны. Особенно заметна эта диссоциация при одностороннем поражении лобных долей мозга. Возникает парадокс: больные, утратившие «высший» абстрактно-понятийный, вербальный аппарат, ведут себя более разумно и адекватно, чем сохранившие его. Дело в том, что правое полушарие, особенно его лобные доли, больше, чем левое, связано с потребностно-мотивационной сферой, которой принадлежит иницилирующая роль в *процессах целеобразования*. Данный процесс состоит из двух основных компонентов: из *актуализации потребности* и из ее *«опредмечивания»*, т.е. нацеливания на внешний объект, способный эту потребность удовлетворить. В процессе «опредмечивания» ведущую роль играет левое полушарие. Образно говоря, *правое полушарие больше связано с порождением целей, а левое — с их конкретизацией и уточнением средств достижения этих целей*. Человек без левого полушария сохраняет цели, но остается без «средств». Ему сопутствуют низкая вероятность достижения целей и, как следствие, отрицательные эмоции, растерянность, тревога, депрессия. Человек без правого полушария обладает набором «средств» (например, средств языка), явно превосходящим его сузившиеся и упрощенные цели. Отсюда — избыток положительных эмоций, эйфория, ощущение мнимого благополучия.

Таким образом, клинический анализ эмоциональных последствий поражения правого и левого полушарий подтверждает гипотезу об информационной природе описанных эмоциональных сдвигов. Он указывает также на оценку вероятности достижения цели (удовлетворения потребности) как на важнейшую функцию лобных отделов коры больших полушарий. Из совокупности рассмотренных данных П. В. Симонов делает вывод, что *ориентация поведения на сигналы высоковероятностных событий осуществляется лобными отделами неокортекса с учетом значимости этих сигналов, их отношения к доминирующим в данный момент потребностям*. При этом реакция на сигналы с малой вероятностью подкрепления устраняются — затормаживаются. Очевидно, что только благодаря

такой стратегии поведение оказывается адекватным действительности и ведет к достижению приспособительного эффекта.

Однако в случае неясных ситуаций, когда мозг не располагает точными сведениями для организации действий на удовлетворение существующей потребности, требуется иная тактика реагирования, включающая реакции и на сигналы с малой вероятностью их подкрепления. Структурой, необходимой для реакций на такого рода сигналы, оказался *гиппокамп*. Этот вывод основан на следующих экспериментальных данных. При 50 %-й вероятности подкрепления интактное животное сравнительно быстро начинает давать высокий процент правильных условных реакций. У гиппокампэктомизированных крыс в первые дни опытов правильные условные реакции практически отсутствуют, а затем стремительно, на протяжении одного-двух опытных дней, достигают критерия выработки условного рефлекса. Создается впечатление, что в отсутствие гиппокампа продолжает работать новая кора в качестве «счетчика подкреплений», реализуя условные реакции только после набора статистики, надежно прогнозирующей подкрепление. Для мозга с неповрежденным гиппокампом достаточно сравнительно небольшого количества сочетаний, чтобы «выдвинуть гипотезу» о закономерном следовании подкрепления после каждого предъявления условного сигнала. Известный американский физиолог К. Прибрам считает, что одна из важных функций лимбических структур — способность «сохранять предположение», несмотря на отвлечение внимания и неподкрепление. Все это позволяет говорить *о важной роли гиппокампа в творческой деятельности мозга, в порождении гипотез*.

Если разрушение гиппокампа превращает животное в автомат, реагирующий только на сигналы высоковероятных событий и игнорирующий все другие альтернативы, то повреждение *миндалевидного комплекса (миндалины)* ориентирует поведение на удовлетворение доминирующей потребности без учета других потребностей. При этом учитываются и актуальность потребности, и прошлый опыт ее удовлетворения, и наличная ситуация, и типологические особенности животного. Анатомические связи миндалины (особенно базолатеральной группы ядер) с орбитальной корой, гиппокампом и гипоталамусом хорошо соответствуют ее функциональному назначению. *Миндалина участвует в выборе поведения путем «взвешивания» конкурирующих эмоций, порожденных конкурирующими потребностями*. Она вовлекается в процесс организации поведения на сравнительно поздних его этапах, когда актуализируемые потребности уже сопоставлены с перспективой их удовлетворения и трансформированы в соответствующие эмоциональные состояния. Конкурируют именно эмоции, а не потребности. Например, повреждение миндалины у собак нарушает классические условные оборонительные рефлексы, но не сказывается на

оборонительных инструментальных, где признаки страха исчезают по мере совершенствования защитной условной реакции.

В вероятностно организованной среде люди ведут себя весьма разнообразно. Представители одной группы субъективно занижают частоту появления объективно более частого события (стратегия вероятностного безразличия). Представители второй группы отражают среду адекватно (стратегия вероятностного соответствия), представители третьей завышают частоту более частого события (стратегия максимизации). Можно предполагать, что в основе этих типов поведения лежит относительное усиление (или ослабление) активности фронтальных отделов коры и гиппокампа, испытывающих на себе индивидуально варьирующее влияние миндалины и гипоталамуса.

П. В. Симонов выдвигает оригинальную гипотезу, согласно которой *сильный тип* нервной системы (по И. П. Павлову) характеризуется относительным *преобладанием системы «гипоталамус — фронтальная кора»*, в то время как у *слабого типа* преобладает система *«миндалины — гиппокамп»* с присущими ей симптомами переоценки малосущественных событий. Индивидуальное преобладание системы *«гипоталамус — миндалины»* характерно для *интравертов*. У *экстравертов*, наоборот, преимущественно преобладает система *«фронтальная кора — гиппокамп»*, обращенная к внешней среде. Возможно, что нарушение взаимодействий между этими системами имеет место и при неврозах. Так, ненормальное функционирование системы *«гипоталамус — миндалины»* ведет к невозможности решения мотивационного конфликта в пользу одной из конкурирующих мотиваций, в результате чего субъект не находит выхода из сложившейся ситуации. В других случаях при преобладании гипоталамуса доминирующая потребность перестает корректироваться сосуществующими с ней мотивациями. Вовлечение в этот процесс передних отделов правого (неречевого) полушария наряду с преобладанием социальной потребности «на себя» придает поведению черты выраженной истероидности. Состояние хронической тревоги, по-видимому, связано с дисфункцией гиппокампа, благодаря чему самый широкий круг внешних стимулов приобретает объективно неприсущее им значение сигналов неясной беды, грозящей субъекту опасности. Подавление функций системы *«миндалины — гипоталамус»* должно вести к депрессии по типу тоски, утраты желаний и интересов. В генезе навязчивых действий и навязчивых мыслей большую роль может сыграть дефект механизмов фронтального неокортекса, что затрудняет торможение реакций на сигналы и на следы этих сигналов, утративших свой реальный смысл.

Феноменология действия, например, алкоголя позволяет предполагать функциональное выключение «системы сомнений» («гиппокамп — миндалины»). В результате поведение субъекта оказыва-

ется ориентированным на удовлетворение сиюминутных актуальных, к тому же упрощенных и огрубленных потребностей. Потеряв способность учитывать конкурирующие мотивы и относящиеся к ним сигналы, субъект пренебрегает тем и другим («море по колено»). Как это ни парадоксально, бесстрашие, безоглядность и тупое упрямство опьяневшего человека есть искаженная модель функционирования воли, утратившей в данном случае свою индивидуальную и социальную ценность.

Роль генератора гипотез (по П. В. Симонову) можно приписать системе «гипоталамус — гиппокамп». Сильное потребностное возбуждение, возникнув в гипоталамусе и выйдя на гиппокамп, способно генерировать маловероятные комбинации следов и наличных стимулов. За системой «фронтальная кора — миндалина» остается функция отбора типов поведения, причем миндалина участвует в отборе побуждений с учетом прошлого опыта их удовлетворения в реально сложившейся ситуации, а фронтальная кора ответственна за отбор ассоциаций, подтвержденных действительностью или противоречащих ей. *Функционирующие как единый интегративный комплекс, четыре мозговые структуры — новая кора, гиппокамп, миндалина и гипоталамус — необходимы для организации поведения в системе координат «потребности — вероятность их удовлетворения», ибо в живом организме нет ничего важнее потребностей, а внешний мир значим для организма в той мере, в какой способен эти потребности удовлетворить.*

## **ПОТРЕБНОСТЬ КАК ОСНОВА И ДВИЖУЩАЯ СИЛА ПОВЕДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА**

Наблюдая бесконечное многообразие и богатство человеческих эмоций, мы не можем абстрагироваться от необходимости уточнения количества и качества потребностей, на базе которых возникают те или иные эмоциональные реакции. Как уже упоминалось, помимо потребности эмоция зависит от вероятности (возможности) ее удовлетворения, причем эта оценка происходит как осознанно, так и неосознанно. В процессе данной деятельности возникает сложнейшая динамика трансформации потребностей и возникновения новых потребностей путем превращения средств достижения целей в относительно автономные цели.

С эмоциями тесно связана проблема воли. Эта связь настолько тесная, что некоторые авторы предпочитают говорить о *единой «аффективно-волевой сфере» психики и поведения*. Так, традиционное деление психических явлений на интеллектуальные, эмоциональные и волевые (разум, чувство, воля) видный отечественный психолог С. А. Рубинштейн (1952) заменил двумя группами ин-

теллеktуальных и аффективных явлений, считая волю «верхушечным слоем» аффективных процессов (желания, стремления). В сущности, сами эмоции, будучи вторичными и производными психическими образованиями, менее важны и интересны, чем порождающие их факторы. Очень часто эмоции являются лишь индикаторами событий, разыгрывающихся на более глубоком, чем эмоции, уровне. Следовательно, эмоция может быть надежным и объективным показателем мотивации высшей нервной деятельности человека, «слюнной железой» (по выражению П. В. Симонова) процессов, разыгрывающихся в мозге. Психофизиология эмоций может стать прологом ключевых проблем общей психофизиологии человека.

Для физиологов классификация эмоций является очень трудной задачей. Многие пытаются определить ограниченное число базальных эмоций, не удовлетворяясь их делением только на положительные и отрицательные. Поскольку вероятность удовлетворения потребностей в огромной мере зависит от действий субъекта, П. В. Симонов предполагает, что именно характер действий по удовлетворению потребности может служить классифицирующим принципом.

Потребности являются основой и движущей силой поведения человека. По П. В. Симонову, *потребность есть избирательная зависимость живых организмов от факторов внешней среды, существенных для самосохранения и саморазвития, источник активности живых систем, побуждения и цель их поведения*. Ключевое положение потребностей среди любых проявлений человеческой психики — мышления, воли, чувств — непреложно вытекает из информационной теории эмоций. Хотя тезис о центральном положении потребности в структуре человеческой личности стал уже общепринятым, роль потребностей нередко как бы отступает на второй план при переходе к конкретному анализу поведения. Такое понимание есть и у психологов. Выдающийся психолог Л. С. Выготский писал: «Мысль не последняя инстанция. Сама мысль рождается не из другой мысли, а из мотивирующей сферы нашего сознания, которая охватывает наши влечения, потребности, наши интересы и побуждения, наши аффекты и эмоции. За мыслью стоит аффективная и волевая тенденция. Только она может дать ответ на последнее «почему» в анализе мышления» (Л. С. Выготский, 1956).

Физиология высшей нервной деятельности человека не располагает общепринятой классификацией его потребностей. Одна из таких классификаций выделяет семь групп потребностей: 1) физиологические потребности выживания (голод, жажда и т. д.); 2) потребность безопасности и сохранения от повреждений; 3) потребность любви и принадлежности к группе; 4) престижные потребности (в уважении, доминировании); 5) потребности самореализации личности (успех, самосознание, самооценка, выявление

творческих потребностей); 6) познавательные и 7) эстетические потребности.

П. В. Симонов предлагает классификацию из трех пунктов:

1) биологические или материальные потребности в пище, одежде, жилище и т.п. — для обеспечения своего индивидуального и видового существования;

2) социальные потребности в узком и собственном смысле слова (поскольку социально детерминированы все побуждения человека) — в данном случае речь идет о потребности принадлежать к той или иной социальной группе и занимать в ней определенное место;

3) идеальные (духовные, культурные) потребности познания в самом широком смысле — познание окружающего мира и своего места в нем, познание смысла и назначения своего существования на Земле, а также эстетические потребности.

Поскольку эмоции зависят не только от потребностей, но и от вероятности их удовлетворения, возникает угроза хронической переориентации поведения на менее значимые, но легко достижимые цели. В качестве таких регуляторов традиционно рассматривают волю и сознание. Но воля не управляет потребностями, а присоединившись к какой-либо из них, содействует ее удовлетворению. Согласно П. В. Симонову, сознание занято «вооружением потребностей средствами и способами их удовлетворения». Недооценка этого обстоятельства ведет к настойчивым попыткам в случае, например, антиобщественного поведения субъекта апеллировать к его «сознательности», что пока не удалось ни одному реформисту-утописту, а в повседневной жизни ослабляет эффективность воспитательной практики. *На любом уровне высшей нервной деятельности человека одной потребности может противостоять только другая потребность.*

## ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

*Типы характеров по Гиппократу. Классификация типов высшей нервной деятельности собак в лаборатории И.П.Павлова. Стандарты для определения высшей нервной деятельности животных. Мыслительный и художественный типы высшей нервной деятельности человека. Типы высшей нервной деятельности взрослых людей (по Н.И.Красногорскому). Типы высшей нервной деятельности детей (по А.Г.Иванову-Смоленскому). Психофизиологическая классификация типов высшей нервной деятельности человека (по Б.М.Теплову — В.Д.Небылицыну). Полигенная наследуемость темперамента у человека.*

С давних времен люди замечали индивидуальные особенности в поведении друг друга. Например, Пифагор для молодого человека, поступавшего в его школу, устраивал специальные испытания: как тот отвечает на насмешки, умеет ли держаться с достоинством и пр. По манере смеяться можно определить, по мнению Пифагора, особенности характера. Уже в Древней Греции врач Гиппократ и его последователи выделили следующие типы темпераментов: *холерический* (holic — желчь), *сангвинический* (sanguis — живая кровь), *флегматический* (flegma — слизь). Эти названия были связаны с умозрительными представлениями о том, что характер человека определяется качеством жидкостей, находящихся в организме: желчи, слизи и крови. Таким образом, древнегреческие врачи называли *холериками* людей, которые живо реагировали на события жизни. Людей, сохранивших уравновешенность в своих поступках, относили к *сангвиникам*, тех, которые с трудом меняли свое отношение к действительности, — к *флегматикам*, а людей нерешительных, боязливых, проявляющих слабодушие, — к *меланхоликам*. Древнегреческие названия темпераментов сохранились до наших дней.

И. П. Павлов наполнил эти достаточно умозрительные построения новым научным содержанием. Уже в опытах на собаках были замечены различия в латентных периодах, скорости образования и прочности условных рефлексов. Поведение в экспериментальной установке у собак также было различным: одни вели себя агрессивно, другие были ласковы и послушны, но были и такие, у

которых развивались срывы высшей нервной деятельности, или невроты (эта тема подробно изложена в гл. 15).

В основу классификации типов высшей нервной деятельности животных И. П. Павлов положил свойства *тормозного* и *возбудительного* процессов. Были выделены три свойства нервных процессов: *сила*, *уравновешенность* и *подвижность*. Под «силой нервных процессов» понималась «способность корковых нейронов отвечать на сильные и чрезвычайно сильные раздражители». Об уравновешенности нервных процессов судили по равенству силы процессов возбуждения и торможения. На основании представления о силе нервных процессов было выделено три сильных и один слабый типы высшей нервной деятельности.

## **ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА ПО И. П. ПАВЛОВУ**

Приведем краткую характеристику типов высшей нервной деятельности по И. П. Павлову.

- Животные (собаки) с сильным возбудительным нервным процессом и несколько отстающим от него тормозным процессом. При таком соотношении положительные условные рефлексы образуются быстро, а тормозные (например, дифференцировка, условный тормоз) медленно и почти никогда не бывают полными, поэтому часто растормаживаются. Это сильные, неуравновешенные и возбудимые животные (холерики, по Гиппократу).

- Животные с сильным, уравновешенным, подвижным типом высшей нервной деятельности (сангвиники, по Гиппократу). Животные этого типа реактивны и подвижны. Переделка тормозных условных рефлексов в положительные и наоборот протекает у них быстро. У таких животных легко вырабатываются запаздывательные условные рефлексы и переделывается динамический стереотип.

- Животные, обладающие сильным, уравновешенным и инертным типом высшей нервной деятельности (флегматики, по Гиппократу). Переделка сигнального значения условного раздражителя происходит у них с большим трудом. Животные с этим типом высшей нервной деятельности характеризуются отличной работоспособностью корковых нейронов, а также сбалансированностью процессов возбуждения и торможения, легко переносят сильные внешние воздействия, адекватно реагируя на них. Их трудно вывести из равновесия, они с трудом изменяют свои реакции, несмотря на перемену значения условного сигнала.

- Животные слабого типа (меланхолики, по Гиппократу). К этому типу отнесли тех, у которых перенапряжение возбудительного про-



цесса приводило к запредельному торможению. Процесс торможения у них был также слабый. Вследствие этого работоспособность нервной системы низкая. В обычной жизни такие животные склонны к пассивно-оборонительным реакциям. Из-за большой слабости торможения невозможно определить уравновешенность и подвижность обоих нервных процессов.

Таким образом, уже к 1925 г. И. П. Павлов дал физиологическую характеристику *четырем типам высшей нервной деятельности*, или, по терминологии психологов, *темперамента*: *сангвиники* — сильно возбудимые, с резким преобладанием процесса возбуждения; *холерики* — тоже возбудимые, с меньшим преобладанием раздражительного процесса над тормозным, чем у сангвиников; *флегматики* — спокойные, с уравновешенными процессами возбуждения и торможения; *меланхолики* — с резко выраженной тормозимостью при всяком изменении внешней обстановки.

В дальнейшем оказалось, что эта классификация была неполной. Новые исследования показали, что тип высшей нервной деятельности характеризуется не только силой и уравновешенностью процессов возбуждения и торможения, но и их подвижностью. Холериков стали относить к крайнему типу, а сангвиников — к среднему. Всех собак, относящихся к среднему типу, также разделили на две группы — очень спокойные и чрезвычайно оживленные. Особенно наглядно проявляли себя животные в критических ситуациях. Например, было показано, что «сшибка» процессов возбуждения и торможения путем экстренной смены положительного условного раздражителя тормозным приводила к тому, что крайние типы не выдерживали резкого перехода от одной реакции к другой и впадали в невротическое состояние. Средние типы легко справлялись с этой задачей, реагируя на раздражители в соответствии с их сигнальным значением.

В 1935 г. И. П. Павловым в статье «Общие типы высшей нервной деятельности животных и человека» была установлена окончательная классификация типов высшей нервной деятельности:

- 1) *сильный, неуравновешенный, безудержный (холерик)*;
- 2) *сильный, уравновешенный, подвижный (сангвиник)*;
- 3) *сильный, уравновешенный, инертный (флегматик)*;
- 4) *слабый (меланхолик)*.

И. П. Павлову и его сотрудникам было известно, что эти четыре типа высшей нервной деятельности в чистом виде встречаются не часто. Поэтому стали выделять так называемые *промежуточные типы*. Например, когда собак по характеристике одного свойства нервных процессов можно отнести к сильному типу, а по характеристике другого — к слабому, стали говорить о «слабой вариации сильного типа» или о «сильной вариации слабого типа». Здесь следует сказать, что Павлов не распространял понимание этих типов на высшую нервную деятельность человека. Известно его высказывание

на одной из «Сред»<sup>1</sup>, что «собачьи» типы человеку не подходят. Для человека нужно выделять только два типа — *художественный* и *мыслительный*. К этой проблеме мы еще вернемся в главе, посвященной второй сигнальной системе (по Павлову), речевой системе человека.

Для определения типов высшей нервной деятельности собак в павловской лаборатории был разработан стандарт испытаний. При работе по этому стандарту у собаки вырабатывали слюнные условные рефлексы на стереотип, состоящий из раздражителей разной модальности и разной силы: звонок — свет — тон (положительный) — шум — тон (отрицательный). Отставление безусловного раздражителя (подкрепления) от условного составляло 20 с, совпадение раздражителей — 5—10 с, промежуток между условными сигналами — 5 мин. После упрочения описанного стереотипа производили испытание свойств нервных процессов. *Силу процесса возбуждения* определяли по скорости образования первого положительного условного рефлекса, по влиянию на условные рефлексы различных доз кофеина (в дозе 0,1; 0,3; 0,5 и 1,0 мг/кг), сверхсильного раздражителя и суточного голодания. *Силу процесса торможения* определяли по скорости выработки дифференцировки, по влиянию на условные рефлексы удлинения времени действия дифференцировочного раздражителя и по влиянию бромистого натрия (в дозах 2,0; 5,0 и 8,0 мг/кг). *Подвижность нервных процессов* определяли по влиянию на условные рефлексы нарушения стереотипа (замена его одним раздражителем или изменение порядка следования раздражителей), по результатам «сшибки», или «переделки»<sup>2</sup>, условных рефлексов. О подвижности нервных процессов судили также по динамике выработки запаздывающего рефлекса. *Уравновешенность процессов возбуждения и торможения* определяли по соотношению силы возбуждения и торможения. Например, для количественного вычисления уравновешенности процессов возбуждения и торможения находили отношение средней величины положительного условного рефлекса к величине дифференцировочного рефлекса. Определение типа высшей нервной деятельности собак в лаборатории оказалось трудоемким и длительным процессом (до шести и более месяцев). Длительность определения зависела от количества примененных тестов.

И. П. Павлов считал, что на основе возможных комбинаций трех свойств возбуждения и торможения (силы, уравновешенности и

<sup>1</sup> «Средами» назывались научные семинары, которые проводил И. П. Павлов. Записи выступлений на этих семинарах были сделаны сотрудниками и учениками И. П. Павлова и опубликованы под названием «Павловские среды». — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.

<sup>2</sup> «Переделка» начинается с того, что в один из опытов положительный раздражитель переставали подкреплять пищей, а отрицательный начинали подкреплять.

подвижности) теоретически можно выделить 96 вариаций типов высшей нервной деятельности. Вместе с тем когда на практике, например при разведении домашних животных, в служебном собаководстве, коневодстве и др., необходимо было знать тип высшей нервной деятельности, стали применять так называемые *стандарты* — набор определенных тестов.

«Большой стандарт» для определения типов высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных занимает до 18 месяцев. Предложены также более простые тесты — «малые стандарты». Так, Л. В. Крушинский в 30-х годах XX в. предложил для определения силы нервных процессов применять во время кормления собаки громкий звук трещетки. По реакции собаки (продолжает есть, отказывается от еды на определенный срок и пр.) можно было сделать вывод о силе нервных процессов. Таким же простым тестом был следующий — на ошейник собаки подвешивали шагомер и измеряли количество движений животного, находящегося на привязи, в сторону бачка с пищей. Возбудимые животные за 2 мин совершали до 300 движений, а уравновешенные — 100 или меньше. Нужно отметить, что в кинологии существует целый набор тестов, который позволяет браковать уже щенков по непригодности к определенному виду служебной деятельности. В сельскохозяйственном животноводстве также необходимо учитывать тип высшей нервной деятельности, так как это очень существенно влияет на продуктивность животных. *Типы высшей нервной деятельности — это генетически закрепленные свойства нервных процессов*, поэтому очень важно уже на ранних этапах выбраковывать непригодных для определенной работы животных.

В лаборатории И. П. Павлова методом условных рефлексов проводили исследование типов высшей нервной деятельности человека. Познакомимся с некоторыми из этих исследований. Н. И. Красногорский выделял тип людей с *центральной* типом высшей нервной деятельности. Этот тип характеризовался большой величиной безусловных и условных рефлексов в результате сильной «корковой и подкорковой деятельности». У людей с *корковым* типом высшей нервной деятельности преобладает деятельность коры, в связи с чем условные рефлексы протекают относительно более интенсивно по сравнению с безусловными рефлексами. *Подкорковый* тип высшей нервной деятельности (по Красногорскому) характеризуется более «сильной подкоркой», поэтому безусловные рефлексы протекают более интенсивно, чем условные, т.е. протекание условных и безусловных рефлексов здесь обратно тому, что наблюдается у предыдущего типа. Наконец, человек *слабого* типа высшей нервной деятельности имеет «слабую» кору и подкорку. Поэтому как условная, так и безусловно-рефлекторная деятельности находятся на низком уровне. Нетрудно заметить, что количество предлагаемых типов высшей нервной деятельности человека осталось,

как и у собак, четыре, но представления о нервных процессах (возбуждении и торможении) и их взаимодействиях заменены на взаимоотношения, можно сказать, анатомического типа между «корой» и «подкоркой».

Другой ученик И. П. Павлова А. Г. Иванов-Смоленский предложил классифицировать типы высшей нервной деятельности детей *по скорости образования положительных и отрицательных условных рефлексов*. Так, у детей с *лабильным* типом высшей нервной деятельности легко образуются как положительные, так и отрицательные условные рефлексы. Далее были выделены дети с *инертным, возбудимым* и *тормозным* типами высшей нервной деятельности. Авторитет И. П. Павлова был так велик, что А. Г. Иванов-Смоленский также выделил только четыре типа высшей нервной деятельности, а их характеристика не внесла ничего нового в уже установленное в исследованиях на собаках.

## **ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

Кратко рассмотрим некоторые из психофизиологических классификаций типов высшей нервной деятельности, созданных в лабораториях психологов. Одна из таких классификаций принадлежит выдающемуся отечественному психологу Б. М. Теплову и его школе. В основу классификации положено предположение, что каждое из трех свойств нервных процессов (сила, уравновешенность и подвижность) в свою очередь состоит из группы свойств. В связи с этим количество типов высшей нервной деятельности человека значительно возрастает. Достоинством этого научного направления исследования типов высшей нервной деятельности человека было широкое применение математико-статистических методов. В результате многолетних исследований пришли к выводу, что следует учитывать, кроме перечисленных выше свойств процессов возбуждения и торможения, также и их *динамичность*. По мнению Теплова, динамичность является критерием скорости формирования положительных и отрицательных временных связей. По определению В. Д. Небылицына, ученика Б. М. Теплова, это «свойство нервной системы, связанное с генерацией условного возбудительного и тормозного процесса». Таким образом, для характеристики типов высшей нервной деятельности человека в школе Б. М. Теплова использовались четыре параметра: *сила, подвижность, уравновешенность* и *динамичность*. В результате наличия этих четырех свойств нервных процессов и тройственной (по возбуждению, торможению и уравновешенности) характеристики каждого из них

классификация Теплова выделяет 12 количественных характеристик индивидуальных особенностей человека. В школе Б. М. Теплова была установлена корреляция силы возбуждения с абсолютной сенсорной чувствительностью. Обнаружено, что латентные периоды реакций на минимальный (пороговый) раздражитель короче у испытуемых со слабыми нервными процессами, потому что их сенсорная чувствительность выше, чем у испытуемых с сильными нервными процессами. По мнению В. Д. Небылицына, животные слабого типа именно за счет развития такой сенсорной чувствительности, возможно, выживали в соревновании с животными сильного типа.

## ПОЛИГЕННАЯ НАСЛЕДУЕМОСТЬ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

И. П. Павлов придавал большое значение проблеме наследования типа высшей нервной деятельности. Для ее изучения в г. Колтуши была организована лаборатория генетики высшей нервной деятельности. В лаборатории проводили исследование влияния условий воспитания собак на склад высшей нервной деятельности. Оказалось, что щенки, воспитанные в условиях строгой изоляции, проявляли в дальнейшей своей жизни более ярко выраженные черты пассивно-оборонительных ориентировочных рефлексов: при попадании в новую обстановку у них возникало сильное внешнее торможение. Однако эти же собаки значительно лучше «работали» в условиях звукоизолированной камеры: у них не развивалось сонное торможение. На основании этих и других исследований И. П. Павлов уже в 30-е годы XX столетия пришел к выводу, что следует различать наследственную основу высшей нервной деятельности и ее фенотип, который определяется как «сплав» из наследственных и приобретенных свойств высшей нервной деятельности.

Перед тем как привести примеры по исследованию врожденной и приобретенной составляющих типа высшей нервной деятельности, напомним несколько понятий из общей генетики.

Совокупность всех внешних признаков организма, а также признаков физиологических, анатомических и признаков поведения называется *фенотипом*. *Генотипом* называется сумма генов данного организма. Отсюда следует, что фенотип данного организма определяется суммой генов данного организма и влиянием внешней среды. Генетический аппарат организма находится в ядре каждой клетки и представлен набором хромосом. Нормальный генетический аппарат женщины содержит 46 хромосом, в том числе две X-хромосомы, у мужчины — также 46 хромосом, в том числе одну X- и одну Y-хромосому. X- и Y-хромосомы определяют пол

организма и называются половыми хромосомами. Единицы наследственности, гены, содержатся в хромосомах; их можно наблюдать во время деления клеток. В процессе образования спермиев и яйцеклеток в результате мейоза число хромосом в них сокращается вдвое. Такой набор хромосом называется *гаплоидным*. При слиянии яйцеклетки со сперматозоидом при оплодотворении число хромосом удваивается и становится *диплоидным*. Место, занимаемое тем или иным геном в хромосоме, называется *локусом*. Гены, находящиеся в симметричных локусах двух хромосом, называются *аллелями*. Один *аллель* бывает *доминантным*, а другой *рецессивным*. Однако если аллели двух локусов симметричных хромосом идентичны, то данный организм носит название *гомозиготного* по этому аллелю. Если аллели неидентичны, то организм называется *гетерозиготным* по данному аллелю. Например, однояйцовые близнецы гомозиготны, а двухяйцовые гетерозиготны.

Очевидно, что тип высшей нервной деятельности животных и человека тесно связан с индивидуальными соматическими, эндокринными и другими системами организма, которые в своем развитии у данного индивида имеют значительный наследственный компонент. Вполне разумно поставить вопрос о соотношении генетически наследованном и приобретенном в поведении человека благодаря взаимодействию со средой обитания. Этот вопрос неоднократно рассматривался выше (см. гл. 6, 7). Обсудим некоторые особенности формирования психики человека. При этом, по видимому, нужно учесть несколько обстоятельств. Вид *Homo sapiens* возник примерно 30—50 тыс. лет тому назад. За это время сменилось примерно 1600—2000 поколений. В человеческом обществе практически перестали действовать биологические факторы естественного отбора (температура, пищевые и водные ресурсы и др.). Это может означать, что генофонд популяции практически не изменяется. Вместе с тем огромную роль стала играть социальная среда, но, как пишет академик Д. К. Беляев, «социум не может играть роли абсолютного деспота человеческой личности, поскольку его императивы, под действием которых человек находится независимо от собственного желания, сталкиваются с императивом генов, которые человек также не выбирает по своему желанию»<sup>1</sup>.

Начало научного исследования индивидуальных свойств психики человека связывают с именами двух ученых — англичанина Френсиса Гальтона (1822—1911) и немца Вильяма Штерна (1871—1938). Ими были сформулированы научные основы индивидуальных различий между людьми по соматическим, физиологическим, психологическим и другим особенностям организма. Известно, что индивидуальным различиям большое значение придавали в медицине. Сейчас известны сотни заболеваний мозга, которые обус-

<sup>1</sup> Беляев Д. К. Генетика, общество, личность // Человек в системе наук. — М.: Наука, 1989. — С. 155—164.

ловлены генетическими факторами. Интенсивное накопление данных в области генетики человека привело к возникновению медицинской генетики.

Приведем несколько примеров.

*Синдром Дауна* возникает в результате трисомии по 21-й хромосоме. В большинстве случаев добавочная 21-я хромосома появляется в наборе в результате какого-то нарушения мейоза. Для синдрома Дауна характерны врожденное замедленное умственное, двигательное и половое развитие, а также различные физические уродства. Продолжительность жизни у этих больных сокращена. Умственное развитие находится у них в пределах между идиотией и имбецильностью (IQ — от менее 20 до 65). Внешне такие люди часто выглядят довольными жизнью, они дружелюбны, нередко хорошо подражают нормальному поведению и бывают очень благожелательными и ласковыми.

*Синдром Клайнфельтера* характеризуется наличием в хромосомном наборе добавочной X-хромосомы, т.е. кариотип содержит 47 хромосом (обозначают как XXУ). Индивид с этим синдромом имеют мужской фенотип, но обычно они стерильны и обладают низким либидо. Иногда отмечают замедленное умственное развитие. Больные с кариотипом XXУ часто отличаются социально неадекватным поведением. В детстве они нередко бросают общеобразовательную школу и избегают обычных социальных контактов. Некоторые лица с кариотипом XXУ не просто нарушают общепринятые правила, но и совершают антиобщественные поступки и потому нуждаются в госпитализации. У больных отмечаются такие черты характера, как пассивность, склонность к подчинению, уход от действительности, ограниченные интересы, импульсивность и неспособность контролировать свои поступки. Синдром Клайнфельтера относится к числу наиболее часто встречающихся аббераций половых хромосом. Частота синдрома Клайнфельтера — 9—13 случаев на 10 000 новорожденных.

Приведенные примеры очень просты, поскольку в них есть только один ген-мутант, но этого уже достаточно, чтобы вызвать столь большие изменения в фенотипе. Накопление научных данных показало, что сложные признаки, а к таким несомненно относятся типы высшей нервной деятельности, особенности интеллекта и др., являются *полигенными*, т.е. определяются экспрессией многих генов.

Исследования последних десятилетий в области *психогенетики* привели ученых к заключению, что люди выбирают (или создают) индивидуальную среду в соответствии со своей генетической индивидуальностью. Феномен выбора среды в соответствии с индивидуальным генотипом означает, что «однотипные» генотипы (например, высокого интеллекта) стремятся выбирать и «однотипную» среду (например, обогащенную). Другими словами, рас-

пределенные генотипов по вариантам среды не случайно. Этот феномен обозначают специальным термином «*генотип-средовая корреляция*». Например, музыкально одаренные дети, даже если с ними никто специально не занимается, обычно находят адекватную для них среду, например выбирают музыкальных друзей или самостоятельно занимаются музыкой.

В психологии к *темпераменту* относят формально-динамические характеристики поведения человека, т.е. характеристики индивида со стороны динамических особенностей его психической деятельности, — быстроты, ритма, интенсивности образующих эту деятельность психических процессов и состояний. Фенотипически признаки, характеризующие динамическую сторону поведения, могут быть продуктом и темперамента, и личностных установок (характера). Исследования, выполненные на монозиготных (МЗ) и дизиготных (ДЗ) близнецах, позволяют хотя бы частично ответить на вопрос о соотношении наследственного и средового факторов. В качестве примера приведем результаты длительных (лонгитюдных, или лонгитудинальных) исследований близнецовым методом из учебника по психогенетике (И. В. Равич-Щербо и др., 2000).

В цитированном исследовании было выделено 9 компонентов, описывающих динамику поведения ребенка: активность (преимущественно двигательная); регулярность (ритмичность появления поведенческих реакций, например проявление голода, отправления физиологических функций и пр.); приближение — удаление (направление эмоционального и двигательного ответа на новый стимул); адаптивность (реакция на новую ситуацию); интенсивность реакции любого знака; порог активности; доминирующее настроение; отвлекаемость; внимание/настойчивость. Исследования начались в 1957 г. и продолжались примерно 30 лет. Было исследовано более 100 детей. Генетически заданная индивидуальность динамических характеристик поведения, т.е. темперамента, проявляется начиная уже с 9 месяцев жизни. Был выделен синдром трудного темперамента. Его признаками являются: низкая ритмичность, преобладание негативного настроения, плохая адаптивность и высокая интенсивность реакций. Более того, трудный темперамент детства имеет проекцию в приспособленность взрослого человека к разным сферам деятельности (обучение, социальная, семейная и т.д.). Из пяти компонентов синдрома трудного темперамента у детей в возрасте 6 лет три имеют высокую генетическую составляющую (слабая реакция, высокая интенсивность реакций, низкая регулярность, а также плохое настроение).

Исследование черт темперамента взрослого человека дало следующие результаты. Темперамент оценивали по двум признакам: *экстраинтроверсия* и *нейротизм*. Оценка происходила по соответствующим психологическим шкалам, которые в данном контексте не рассматриваются. Приведем только окончательный ре-



зультат. Шкала экстраверсии объединяет такие характеристики, как социабельность, активность, оживленность, доминантность, эмоциональная стабильность-нестабильность, уровень эмоциональности в целом и т. п. Психогенетические исследования показали отчетливое, хотя и не очень высокое влияние наследственности. Оценка внутриварного сходства для МЗ и ДЗ близнецов дала следующие коэффициенты корреляций. По экстраверсии:  $r_{МЗ} = 0,51$  и  $r_{ДЗ} = 0,21$ ; по нейротизму:  $r_{МЗ} = 0,50$  и  $r_{ДЗ} = 0,23$ . Таким образом, в обоих случаях наследуемость составляет 0,5—0,6. Данные исследования проводились в Швеции, близкие результаты были получены в других странах.

Результаты приведенных исследований позволяют сделать два вывода. Во-первых, обе черты (экстраверсия-интроверсия и нейротизм) обнаруживают умеренную наследуемость, причем в экстраверсии наследуемость несколько выше, чем в нейротизме. Во-вторых, наследуемость свойств темперамента обнаруживается уже в ранний период своей жизни. Относительно невысокая наследуемость свойств темперамента человека безусловно связана прежде всего с полигенностью этого признака, тем более что *поведение человека в социальной среде должно быть чрезвычайно пластичным, а это значит, что ведущую роль в нем играют не наследственные, а средовые факторы.*

**НЕЙРОБИОЛОГИЯ И ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СНА**

*Гипотезы сна: нейрофизиологическая, нейрогуморальная, иммунная, информационная. Сон как внутреннее торможение. Деафферентационная гипотеза сна. История исследования электрофизиологических коррелятов сна. Препараты мозга (Ф. Бремер). Открытие ретикулярной формации мозгового ствола. Структура сна: медленноволновая и быстроволновая стадии сна. Феноменология сна человека. «Вещества» сна: мурамил-пептид, цитокины (интерлейкин-1), простагландины. Современные представления о механизмах сна. Гипотезы о роли сновидений. Нарушения сна и бодрствования.*

Двести лет назад английский романист Сэмюэль Джонсон писал о сне: «Ни один исследователь не может объяснить, что за сила сковывает мозг и тело, погружая их в состояние непреодолимого оцепенения, и что за польза живому существу от такого периодического прекращения активности». Величайшие мыслители также обсуждали эту проблему. Гиппократ полагал, что сон возникает в результате оттока крови и тепла во внутренние области тела. Аристотель предложил другое объяснение, которое захватило умы европейских философов и принималось на веру почти две тысячи лет: пары, возникающие при переваривании пищи в желудке, разносятся по всему телу через гуморы (жидкости), вызывая таким образом сон.

Проблема сна привлекает к себе ученых разных специальностей — врачей, биологов, философов. Несмотря на то что все высшие позвоночные животные спят, а человек проводит во сне не менее трети своей жизни, на протяжении веков оставались неизвестными природа и назначение этого состояния. Была только хорошо известна витальная (от лат. *vita* — жизнь) необходимость сна, например то, что сон улучшает настроение, память, восстанавливает работоспособность. Психиатры всегда подчеркивали, что расстройство сна нередко является первым признаком (симптомом) психического заболевания. Современное состояние данной проблемы определяется открытиями XX в. В свою очередь, эти открытия стали возможны благодаря созданию новых методов исследования, таких, как полиграфическая регистрация физиологических процессов во время сна, регистрация активности одиночных нейронов, биохимический анализ и наконец психологическое тестирование.

## РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ СНА

Благодаря научным исследованиям стремительно накапливались новые данные, однако интегрировать их в целостную концепцию оказалось весьма не просто. В настоящее время сосуществует несколько гипотез относительно механизмов сна (*нейрофизиологическая, нейрогуморальная, иммунная, информационная*), значения отдельных стадий сна, взаимодействия (взаимоотношения) между отдельными стадиями сна и деятельностью при бодрствовании. Теперь уже очевидно, что *сон высших млекопитающих (включая человека) — особое состояние высшей нервной деятельности, и оно не однородно.*

Краткая история вопроса такова. В первой трети XX в. И. П. Павлов на основе экспериментов, выполненных преимущественно на собаках, пришел к выводу, что сон представляет собой *широко разлившееся внутреннее торможение, выполняющее охранительную функцию.* В павловских лабораториях было показано, что сон может развиваться на основе дифференцировочного, угасательного и других видов внутреннего торможения. Например, в опытах сотрудника павловской лаборатории Н. А. Рожанского в качестве дифференцировочного сигнала применяли звук метронома, а в качестве положительного сигнала — колокольчик. Когда собака дремала, звук метронома погружал ее в глубокий сон. Отсюда был сделан вывод, что «развитие внутреннего торможения производит в нейронах коры изменения того же рода, какие наступают и при развитии сна». Эти факты послужили основанием считать, что сон и внутреннее торможение по своей природе — один и тот же нервный процесс. Было также установлено, что сон может развиваться и *на основе угасательного торможения.* Например, с угашением ориентировочной реакции связаны хорошо известные факты усыпляющего действия однообразных ритмических раздражителей (маленьких детей укачивают и убаюкивают монотонной песней). Другие виды внутреннего торможения также могут вызывать сон. Так, *запаздывательное торможение* углубляет сон.

Говоря о представлениях павловской школы о сне, нельзя не упомянуть случай, который И. П. Павлов приводил для иллюстрации своей концепции. В Германии в клинику профессора А. Штрюмпеля поступил больной, который в результате травмы фактически потерял зрение и слух, вернее, у него слышало одно ухо и остатки зрения сохранил один глаз. Когда оба «эти окна в мир» (по образному выражению И. П. Павлова) закрывали, у больного развивался сон. В дальнейшем в павловской лаборатории были проведены опыты на собаках по деафферентации (лишали собак дистантных рецепторов), результаты которых оказались близкими к наблюде-

ниями, полученным в клинике профессора Штрюмпеля. Был сделан вывод, что сон наступает при *исключении постоянного притока афферентации в кору больших полушарий от органов чувств.*

Решающее значение в понимании нейрофизиологических механизмов сна имели работы по исследованию *биоэлектрических процессов головного мозга.* Прежде всего, это открытие Г. Бергером (1905) альфа-ритма. Конечно, нужно иметь в виду, что оно было подготовлено предшествующими исследованиями. В XIX в. англичанин Р. Кэтон обнаружил возникновение биоэлектрического потенциала при воздействии на мозг сенсорными сигналами. Аналогичные наблюдения независимо от Кэтона были сделаны казанским исследователем В. В. Правдич-Неминским. В то же время И. М. Сеченов впервые в XIX в. зарегистрировал ритмические потенциалы от продолговатого мозга лягушки. Таким образом, открытия XIX и XX вв. подготовили инструментарий для углубленного исследования функций головного мозга, в том числе и физиологии сна.

Исследованию физиологических механизмов сна способствовала также разработка техники приготовления препаратов головного мозга животных. Ф. Бремер в 30-х годах XX столетия показал, что перерезка спинного мозга кошки на границе с головным (препарат «изолированного мозга» — *encephale isole*) приводит к тому, что в ЭЭГ преобладают ритмы, характерные для бодрствующего мозга. При более высокой перерезке, на межкаликулярном уровне, получали препарат спящего мозга (препарат «изолированные полушария» — *cerveau isole*) (рис. 10.1). Дополнительные факты дали эксперименты по электрической стимуляции стволовых структур головного мозга. Они, в свою очередь, были дополнены экспериментами по регистрации одиночных нейронов мозга во время сна и бодрствования, а также морфологическими исследованиями строения и связей структур мозгового ствола. По совокупности полученных результатов было сделано заключение о том, что струк-

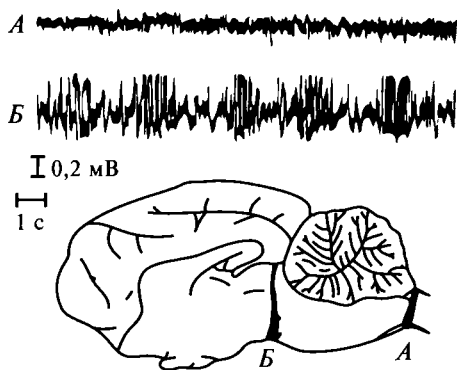


Рис. 10.1. ЭЭГ изолированного мозга (А) и изолированного переднего мозга (Б) кошки с соответствующими ЭЭГ.

Внизу — соответствующие препараты, на которых указаны места рассечений мозга

туры мозгового ствола осуществляют функцию пробуждения (arousal). Термин «бодрствование» был введен в 1923 г. англичанином Г. Гедом. *Бодрствование* представляет собой набор состояний, отличающихся друг от друга прежде всего по интенсивности активации головного мозга. Этот термин отражает связь между уровнем активности нервных центров и различными видами поведения.

В настоящее время сон рассматривают как генетически детерминированное физиологическое состояние, которое характеризуется потерей активных связей субъекта с окружающим его миром. Сон жизненно необходим для высших животных и человека. Он необходим для восстановления энергии мозга после активного бодрствования. Во время сна активность ряда мозговых структур часто выше, чем во время бодрствования. Сон — активный физиологический процесс.

## СТРУКТУРЫ, ОТВЕТСТВЕННЫЕ ЗА СОСТОЯНИЕ СНА И БОДРСТВОВАНИЯ

В соответствии с современными данными состояния бодрствования и сна обеспечиваются функционированием сложно организованной системы, части которой представлены практически на всех уровнях головного мозга. Эта система объединяет преимущественно ряд *ретикулярных образований мозгового ствола и промежуточного мозга и кору*. Кроме того, в ее состав включают отдельные структуры *лимбической системы*, в том числе *гипоталамус*.

*Ретикулярную формацию* часто рассматривают как структуру, расположенную на пути всех входящих в головной мозг и выходящих из него каналов информационных систем (рис. 10.2). Наиболее постоянным источником афферентации для ретикулярной фор-

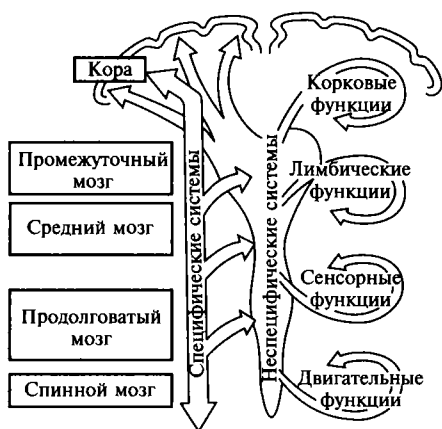


Рис. 10.2. Участие структур ретикулярной формации мозга человека в различных функциях (по Г. Мэгуну, 1961)

мации служат коллатерали аксонов сенсорных путей, проходящих в латеральных и вентральных частях мозгового ствола. По ним в ретикулярную формацию постоянно поступают сведения о текущей активности в этих системах. Дендриты ретикулярных нейронов, на которых оканчиваются аксонные коллатерали, направляются им навстречу, часто выходя за пределы ретикулярной формации (рис. 10.3).

Итальянец Д. Морucci и американец Г. Мэгун в 40-х годах XX столетия впервые показали «пробуждающий» эффект электрической стимуляции ретикулярной формации мозгового ствола. Он проявлялся в смене регулярных медленных волн низкоамплитудной высокочастотной активностью, *десинхронизацией*, регистрировавшейся билатерально во всех областях коры. У ненаркотизированных кошек с интактным мозгом электрическая стимуляция ретикулярной формации во время естественного сна через вживленные электроды вызывала поведенческую картину пробуждения (кошка открывала глаза, приоткрывалась, настораживалась и т. п.), сопровождающуюся десинхронизацией в ЭЭГ. В связи с тем что десинхронизация возникает при пробуждении и коррелирует с напряженным (алертным) состоянием, этот биоэлектрический феномен называют также «*ЭЭГ-реакцией пробуждения*» (*arousal reaction*). ЭЭГ-активность по своей длительности намного превосходит время ретикулярной стимуляции.

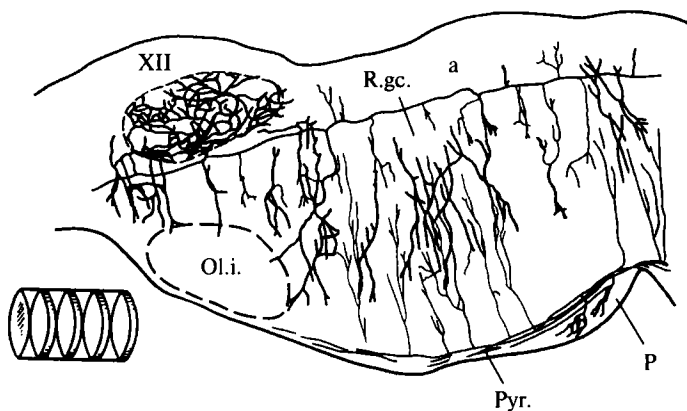


Рис. 10.3. Ориентация дендритов ретикулярных нейронов и коллатералей волокон путей, проходящих в мозговом стволе (по М. Шейбель, А. Шейбель, 1958):

Pyg. — пирамидный тракт; XII — ядро подъязычного нерва; Oli.i. — нижняя олива; P — мост; R.gc. — гигантклеточное ретикулярное ядро; а — длинный аксон ретикулярной клетки. Фрагмент слева показывает, как ретикулярная формация может быть представлена в виде серии нейропилных сегментов

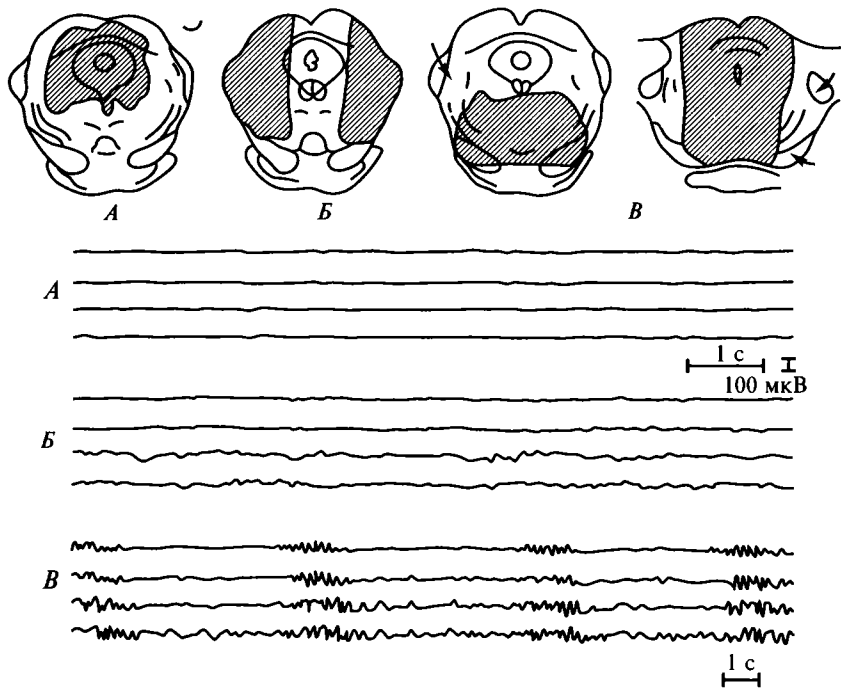


Рис. 10.4. Эффекты разрушения различных частей мозгового ствола (по Д.Линдсли с соавт., 1958).

Разрушенные участки заштрихованы на схеме поперечного разреза ствола мозга. ЭЭГ-изменения возникают при разрушении медиальной части ствола (B) и не наблюдаются в случае повреждения верхнемедиальной части (A) и боковых участков (B)

Клиницистам давно известно, что точечные кровоизлияния (геморагии) в структуре мозгового ствола неизменно приводят к коме, своеобразному болезненному сну. Однако только лабораторные исследования на животных позволили создать полное представление о нейрофизиологии сна. Повреждения центральной части мозгового ствола, включающей ретикулярную формацию, вызывают у животных поведенческую и электроэнцефалографическую картину сна. В то же время разрушение латеральной части среднего мозга, в которой проходят специфические сенсорные пути к коре, не приводит к такому эффекту (рис. 10.4). На этом основании был сделан вывод, что для поддержания бодрствующего состояния необходима целостность ретикулярной формации мозгового ствола, которая оказывает активирующие влияния на кору больших полушарий. У спящего животного раздражение коры вызывает, в свою очередь, ЭЭГ-реакцию пробуждения. Из анатомических исследований известно, что области коры больших полушарий образуют многочисленные проекции на ретикулярную формацию мозгового

ствола. Возможно, по этим путям происходит «включение» пробуждающей активации ретикулярной формации.

**Неспецифические ядра таламуса** — другая важная составляющая пробуждающей (arousal) системы, которая обеспечивает регулирование общей возбудимости нервных центров на всех уровнях от спинного мозга до коры больших полушарий, пробуждение и поддержание бодрствования. Активируясь из ретикулярной формации мозгового ствола, неспецифическая таламическая система в свою очередь влияет на возбудимость и электрическую активность коры больших полушарий.

Высокочастотная электрическая стимуляция этих ядер приводит, наряду с генерализованной десинхронизацией электрических потенциалов в коре, к усилению двигательной активности животного. Однако указанный эффект исчезает после прерывания путей, идущих из неспецифического таламуса к среднему мозгу. В связи с этим остается неясным, какую роль в активационной системе мозга играет неспецифический таламус: вносит ли он собственный вклад в модуляцию корковой и таламической активности или является лишь основной передаточной станцией на пути активирующих влияний ретикулярной формации. О самостоятельной роли неспецифических ядер таламуса в поддержании бодрствующего состояния может свидетельствовать наличие у них обширных связей с рядом мозговых структур. По-видимому, неспецифический таламус не только распределяет и передает получаемую им разнодальную информацию из многочисленных сенсорных путей в кору и другие структуры мозга, но и участвует также в регуляции возбудимости корковых и таламических нейронов.

В поддержании бодрствования наряду с ретикулярной формацией мозгового ствола и таламуса участвует **лимбическая система**, включающая ряд подкорковых образований, а также ряд областей коры, расположенных на базальной и медиальной поверхностях больших полушарий. Это удовлетворительно объясняет, например, диссоциацию между активным поведением животного и характерной для сна ЭЭГ после введения некоторых веществ (например, атропина), после разрушения в несколько приемов ретикулярной формации среднего мозга, а также появление периодов десинхронизации в электрокортикограмме длительно сохраняемых (до двух месяцев) препаратов мозга *cerveau isole*.

В головном мозге млекопитающих выделяют **две системы активации**: первая система отождествляется с ретикулярной формацией мозгового ствола, вторая — с лимбической системой. Предполагается, что активное состояние лимбической системы может сопровождаться разными функциональными состояниями ретикулярной формации мозгового ствола в зависимости от вида поведения или природы факторов, действующих на нервную систему. В ЭЭГ  $\theta$ -ритм (4—6 кол/с) обычно рассматривают как специфич-



ческий индикатор участия лимбической системы в системе пробуждения, а десинхронизацию — как свидетельство преобладания активности ретикулярной формации мозгового ствола. В настоящее время существует большое число экспериментальных данных, которые указывают, что эти две системы пробуждения могут в одних ситуациях выступать как *синергисты*, а в других как *антагонисты*.

Важную роль в механизмах бодрствования играет также *гипоталамус*, входящий в состав лимбической системы мозга и тесно связанный с ретикулярной формацией мозгового ствола. Повреждение заднего гипоталамуса вызывает у кошек сонливость, которая имеет большое сходство с подобным состоянием при повреждении ретикулярной формации мозгового ствола. Вклад гипоталамуса в активацию мозга определяется прежде всего тем, что в него поступает значительная часть афферентации из внутренней среды организма. Кроме того, гипоталамус принимает участие в создании всех биологических видов мотиваций (пищевой, половой и т. д.), которые являются мощными стимуляторами организма. Приведенные данные позволяют объяснить ряд хорошо известных каждому наблюдений. Например после плотного обеда человека тянет в сон. Это можно объяснить включением гипоталамуса, который имеет непосредственное отношение к пищевой мотивации (см. выше).

Бодрствующее состояние может поддерживаться в отсутствие коры больших полушарий. Например, у новорожденных, кора которых еще не начала функционировать, отмечаются короткие периоды бодрствования. Тем не менее участие коры больших полушарий и ее взаимодействие со стволовой ретикулярной формацией и другими образованиями системы активации головного мозга в реакции пробуждения, поддержании и контроле активного бодрствования весьма существенны. Указанная функция коры обнаруживается, например, при электрической стимуляции определенных ее областей в виде эффектов пробуждения спящего животного. В состоянии бодрствования кора осуществляет контроль над ретикулярной формацией, составляющей часть кортико-ретикулярной цепи обратной связи. Активация ретикулярной формации запускает корковые механизмы, которые в свою очередь регулируют ретикулярный тонус. Для фокусирования внимания у человека при осуществлении различных видов деятельности мозга также необходимо участие коры больших полушарий, особенно лобных долей.

## СТРУКТУРА СНА

Феноменология сна млекопитающих и человека в настоящее время хорошо изучена. Особенно большое значение придают исследованию сна человека.

В настоящее время все исследователи согласны, что сон не является однородным состоянием головного мозга. В 1953 г. американские ученые А. Азеринский и К. Клейтман открыли феномен «быстрого» сна. Этот феномен проявляется в том, что медленноволновой сон человека периодически прерывается короткими периодами низкоамплитудной ЭЭГ (похожей на десинхронизацию ЭЭГ при пробуждении), сопровождающимися быстрыми движениями глазных яблок. Отсюда часто употребляемое название этой стадии — парадоксальная, или стадия быстрых движений глаз (REM-стадия — от rapid eye movement). Ее называют также десинхронизированным, или активированным, сном. Другим электрографическим коррелятом парадоксальной стадии сна является  $\theta$ -активность в лимбических структурах мозга. Люди, разбуженные во время парадоксальной стадии сна, в 80 % случаев сообщали о сновидениях. Таким образом, сейчас принято выделять по крайней мере две стадии сна — «медленный» и «быстрый» сон.

«Медленный» сон, согласно данным нейрофизиологических исследований, запускается ядрами шва. Эта цепочка ядер, содержащих серотонинергические нейроны, протянулась по средней линии через весь мозговой ствол от продолговатого до среднего мозга. Одна из гипотез сна формулируется как моноаминергическая регуляция цикла «сон — бодрствование». Эту гипотезу вызвали к жизни несколько наблюдений. Так, торможение синтеза серотонина приводит к хронической бессоннице, которую можно прекратить введением умеренных доз 5-гидрокситриптофана (предшественника серотонина). Разрушение ядер шва у животных также приводит к хронической бессоннице.

Весь ночной сон человека состоит из 4—6 циклов, каждый из которых начинается с периода «медленного» сна и завершается периодом «быстрого» сна. Длительность такого цикла относительно постоянна и у здорового человека составляет 90—100 мин (рис. 10.5). Это так называемый диурнальный цикл, который накладывается на 24-часовой циркадный цикл. Структура ночного сна взрослого здорового человека также относительно постоянна: на «медленный» (дельта-сон) приходится 20—30 %, а на «быстрый» — 15—25 %. Период сна здорового взрослого человека принято делить на несколько стадий. Ниже приведена одна из таких классификаций. Соотношение фаз сна в онтогенезе человека меняется закономерным образом. У новорожденных парадоксальная фаза сна занимает около 50 % времени суток. По мере взросления длительность парадоксальной фазы сна снижается и у взрослого человека составляет 20—23 % (рис. 10.6). У человека в течение ночи отмечается 4—6 циклов парадоксального сна длительностью примерно по 20 мин. Если человека будить каждый раз при наступлении парадоксального сна, то он становится возбудимым и раздражительным, а при хроническом повторении этого в течение нескольких

суток начинают нарушаться психику. Лишение парадоксального сна вызывает в последующие сутки увеличение его продолжительности. Кроме того, отмечается непосредственный переход от бодрствования к парадоксальному сну без промежуточной стадии медленноволнового сна.

У здорового человека выделяют следующие стадии сна.

- Стадия 1 (стадия А) — дремота (в ЭЭГ регистрируются *медленные волны и отдельные вспышки альфа-ритма*).

- Стадия 2 (стадия В) — регулярное возникновение веретенообразных ритмов частотой 14—18 кол/с (*сонные веретена*), а также *вертекс-потенциалов* (от лат. vertex — макушка) и *К-комплексы* (вертекс-потенциалы с последующими сонными веретенами).

- Стадии 3 и 4 (стадии С, D, E) — собственно «медленный» сон (*дельта-сон*); третья стадия занимает 25—50 %, четвертая — 50 %.

При избирательной депривации дельта-сна в восстановительную ночь увеличивается длительность третьей и четвертой стадий. Если испытуемого полностью лишают сна, то в восстановительном периоде в первую ночь увеличивается длительность дельта-сна, а также сокращается латентный период его появления и лишь на

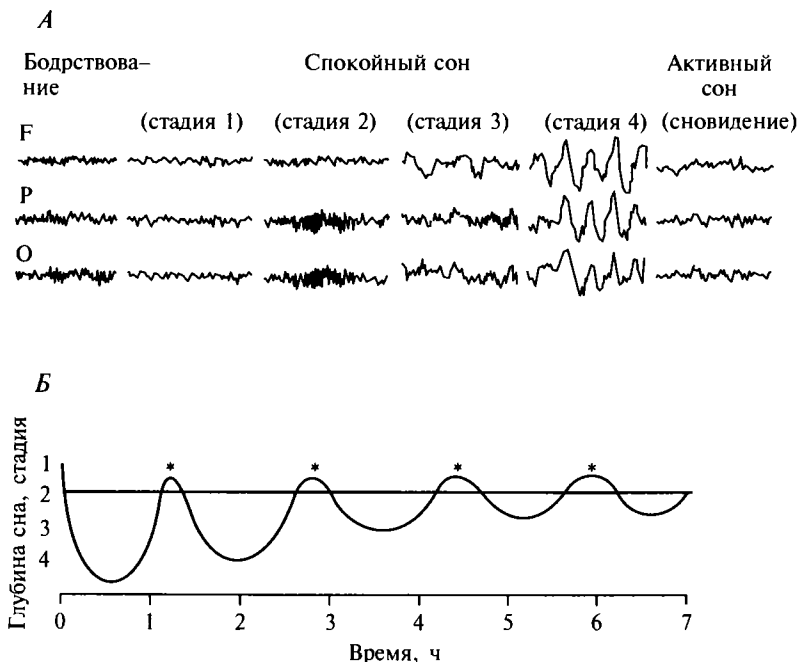


Рис. 10.5. Стадии сна у человека:

А — точки отведения ЭЭГ: F — лобная кора; P — теменная кора; O — затылочная кора; Б — смена стадий сна человека во время ночного сна (схема); \* — «быстрый» сон

вторую ночь происходит увеличение длительности «быстрого» сна. На основании этого обычно делают заключение о первоочередной потребности в «медленноволновом» сне.

Одно из распространенных мнений о биологической роли сна состоит в том, что сон — это состояние бездеятельности, своеобразная адаптация для предотвращения избыточной активности. Это не соответствует современным знаниям по феноменологии сна. Сейчас имеются данные об участии дельта-сна в переработке информации, которую мозг человека получил за период бодрствования.

Так, показано, что удлинение четвертой стадии сна улучшает запоминание вербального материала. При увеличении нагрузки на зрительный анализатор увеличивается длительность дельта-сна. Подобные данные получены также относительно «быстрого» сна. Результаты экспериментов по избирательной депривации «быстрого» сна свидетельствуют о высокой потребности человека именно в этой стадии. Лишение человека «быстрого» сна приводит к значительным нарушениям психики: наблюдаются поведенческая и эмоциональная расторможенность, появляются галлюцинации, а при углублении этого состояния могут возникнуть параноидаль-

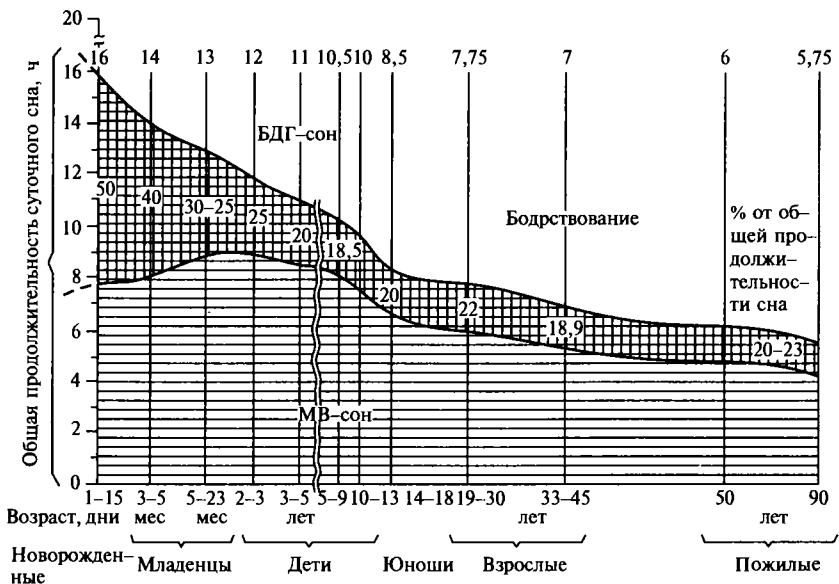


Рис. 10.6. График, показывающий возрастные изменения продолжительности и доли парадоксального сна у человека.

Видно резкое сокращение длительности парадоксального сна (БДГ): от 8 ч — у новорожденных, до менее 1 ч — у пожилых людей. Изменения в продолжительности «медленноволнового» сна (МВ) не столь выражены: они уменьшаются от 8 ч (у младенцев) до примерно 5 ч (у взрослых)

ные (навязчивые) идеи. Поскольку период «быстрого» сна обычно связывают со сновидениями, то приведенные выше результаты в некоторой степени согласуются с психоаналитической концепцией о роли сновидений в регуляции психической жизни. Есть сведения, что чем более интенсивны движения глаз во время «быстрого» сна, тем лучше воспроизводятся сновидения. Однако у слепорожденных движения глаз в «быстром» сне также есть, но зрительные сновидения отсутствуют.

## «ВЕЩЕСТВА» СНА

Кратко рассмотрим некоторые другие известные в настоящее время механизмы сна. В конце 60-х годов XX в. американский физиолог Дж. Паппенхаймер и его коллеги в Гарвардском университете подтвердили предположения французских ученых Р. Лежандра и А. Пьерона, которые в начале XX в. высказали гипотезу о выработывании в организме млекопитающих специальных веществ, вызывающих сон, — *бром-гормонов*. С помощью современных методов они показали, что вещество, вызывающее сон, — «*фактор С*» (*фактор сна*), накапливается в спинномозговой жидкости коз, если их лишить сна. Наконец, усилиями многих биохимиков удалось выделить вещество, которое вызывало избыточный сон у животных. По химической природе это оказался мураamil-пептид. Было установлено, что этот класс веществ в организме млекопитающих не синтезируется. Более того, эти вещества были известны в качестве мономерных строительных блоков клеточных стенок бактерий. По-видимому, первым, кому пришла мысль о связи между микробами и сном, был И. И. Мечников. Более ста лет назад он выдвинул идею, что бактериальная флора кишечника и кожи оказывает воздействие на сон. Первой реакцией, которую наблюдали исследователи, когда они заражали кролика бактериями, было, как и ожидалось, подавление парадоксального сна и увеличение медленноволнового сна, который продолжался несколько часов. Хорошо известна повышенная сонливость у больных инфекционными болезнями. Какие процессы происходят в инфицированном организме? На первой стадии макрофаги поглощают бактерии (клеточный фагоцитоз, открытый И. И. Мечниковым). Вторичный ответ состоит в том, что при стимуляции бактериями или продуктами их распада макрофаги выделяют особые вещества белковой природы, называемые *цитокинами*. Они образуются в глиальных клетках мозга и участвуют в усилении и регуляции иммунного ответа, а также и в других физиологических процессах. Если вводить крысам или кроликам один из цитокинов, например интерлейкин-1, у них отмечают изменения сна, подобные тем, которые наблюдали при инфекции — увеличение длительности медленного сна.

В настоящее время есть серьезные основания предполагать участие интерлейкина-1 в естественном сне. Дело в том, что мурамил-пептиды, постоянно образующиеся в организме (так как в кишечнике постоянно происходит разрушение бактериальных клеток), заставляют глиальные клетки головного мозга — *астроциты* — образовывать информационную РНК для синтеза интерлейкина-1, находящегося в нейронах гипоталамуса. Повреждение этой области вызывает сон. Вещества, которые или подавляют активность интерлейкина-1, такие, как  *$\alpha$ -меланоцитстимулирующий гормон* гипофиза, или тормозят его образование, такие, как *простагландин E<sub>2</sub>*, подавляют сон. Количество интерлейкина-1 колеблется параллельно циклу «сон—бодрствование», а после лишения сна уровень его в плазме крови повышается. У здоровых людей его содержание достигает пика в начале медленного сна.

Несмотря на все доказательства в пользу того, что интерлейкин-1 участвует в регуляции нормального сна, было бы преждевременным делать заключение, что это и есть главный гипногормон. На самом деле, образование и функционирование цитокинов в центральной нервной системе изучены в настоящее время недостаточно.

Простагландины также могут участвовать в увеличении продолжительности сна. Так, мурамил-пептид, вызывающий образование цитокинов, и интерлейкин-1 стимулируют продукцию астроцитами простагландина D<sub>2</sub>, который при введении в мозговые желудочки крысам вызывает сон. В то же время простагландин E<sub>2</sub>, образование которого в мозге усиливается под воздействием интерлейкина-1, наоборот, подавляет сон.

## СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МЕХАНИЗМАХ СНА

Один из главных вопросов, волновавших физиологов на протяжении всего XX столетия, — существование в мозге «центров сна». Как было описано ранее, во второй половине XX в. было установлено, что в цикл «сон — бодрствование» вовлечены структуры мозгового ствола (ретикулярная формация) и таламо-кортикальная системы мозга. Их активность обеспечивает сознательную деятельность человека в бодрствовании. Исследования последних десятилетий показали, что благодаря их действиям в период бодрствования мембрана большинства кортикальных нейронов деполяризована на 10—15 мВ по сравнению с потенциалом покоя (65—70 мВ). Благодаря этой тонической деполяризации корковые нейроны способны обрабатывать информацию и отвечать на сигналы, приходящие к ним от других нервных клеток.

Результаты исследований на животных показали, что систем активации мозга (условно «центров бодрствования») несколько,

вероятно, пять или шесть. Располагаются они на разных уровнях мозговой оси: в ретикулярной формации ствола, в области голубого пятна и дорсальных ядрах шва, в заднем гипоталамусе и базальных ядрах переднего мозга. Нейроны этих отделов выделяют несколько типов медиаторов (глутаминовую и аспарагиновую кислоты, ацетилхолин, норадреналин, серотонин и гистамин), активность которых регулируют многочисленные пептиды, находящиеся с ними в одних и тех же синаптических везикулах. У человека нарушение деятельности любой из этих систем не компенсируется за счет других и несовместимо с сознанием.

Если в мозге есть «центры бодрствования», то в силу реципрокности должен быть «центр сна». Однако исследования показали, что сами «центры бодрствования» встроены в механизм положительной обратной связи. Это особые нейроны, которые осуществляют торможение активирующих нейронов и сами тормозятся ими. Больше всего таких нейронов в ретикулярной части черного вещества, но они также встречаются в разных отделах мозга. Все эти нейроны выделяют в синаптических окончаниях гамма-аминомасляную кислоту, главный тормозной медиатор мозга. Как только активирующие нейроны ослабляют свою активность, включаются тормозные нейроны и ослабляют ее еще сильнее. В течение некоторого времени процесс развивается по нисходящей, пока не срабатывает некий «триггер» и вся система переключается в состояние либо бодрствования, либо парадоксального сна. Объективно этот процесс отражается сменой картин электрической активности головного мозга (ЭЭГ) по ходу одного полного цикла сна человека (90 мин).

Внимание исследователей в последнее время привлечено еще к одной эволюционно древней тормозной системе головного мозга, использующей в качестве медиатора нуклеозид аденозин. Было показано, что синтезируемый в мозге простагландин D<sub>2</sub> участвует в модуляции аденозинэргических нейронов. Поскольку главный фермент этой системы простагландиназа-D локализован в мозговых оболочках и хороидном сплетении третьего мозгового желудочка, было выдвинуто предположение об участии этих структур в формировании определенных видов патологии сна: гиперсомнии при некоторых черепно-мозговых травмах и воспалительных процессах менингеальных оболочек.

Прямая регистрация одиночной активности нейронов мозга в экспериментах на лабораторных животных показала, что в бодрствовании (в состоянии тонической деполяризации) характер разрядов таламо-кортикальных клеток высоко индивидуален. Но по мере углубления сна и нарастания синхронизированной активности в ЭЭГ начинают преобладать более мощные тормозные постсинаптические потенциалы, перемежающиеся периодами экзальтации, высокочастотными вспышками нейронных разрядов (этот

рисунков нейронной активности называется «пачка-пауза»). Когда нейроны переходят в такой режим активности, условия для переработки информации в мозге, причем не только поступающей от органов чувств, но и хранящейся в памяти, резко ухудшаются. Однако средняя частота импульсации корковых и таламических нейронов не снижается, а у ГАМК-эргических (тормозных) нейронов она даже значительно повышается. Что касается активирующих нейронов, их разряды становятся реже. Эти нейрофизиологические феномены хорошо коррелируют с известными данными о постепенном торможении психической активности по мере углубления «медленного» сна у человека. Во время «медленного» сна восстанавливается мозговой гомеостаз, нарушенный в ходе многочасового бодрствования. С этой точки зрения бодрствование и «медленный» сон — «две стороны одной медали», которые способствуют сохранению постоянства внутренней среды головного мозга и обеспечивают нормальную работу таламо-кортикальной системы (субстрата высших психических функций человека). Отсюда ясно, почему в мозге нет единого «центра медленного сна» — это значительно уменьшило бы надежность всей системы, сделало бы ее более жестко детерминированной, полностью зависящей от «капризов» этого центра в случае каких-либо нарушений его работы.

Интересную гипотезу развивает И. Н. Пигарев. В опытах на кошках и обезьянах было показано, что по мере развития синхронизации в ЭЭГ нейроны зрительной и слуховой коры перестают реагировать на специфические стимулы и начинают все в большей степени отвечать на импульсацию, приходящую в кору со стороны внутренних органов. И. Н. Пигарев предполагает, что в «медленном» сне мозг не прекращает перерабатывать информацию, но переходит от обработки внешних сигналов к обработке интероцептивной импульсации от внутренних органов.

Совершенно по-другому обстоит дело с парадоксальным сном, который в отличие от медленноволнового сна имеет ярко выраженную активную природу. Парадоксальный сон запускается из четко очерченного центра, расположенного в области варолиева моста и продолговатого мозга, а медиаторами служат ацетилхолин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты. Во время парадоксального сна клетки мозга чрезвычайно активны, но информация от органов чувств к ним не поступает, а мышечная система полностью дезактивирована. Вместе с тем в эту фазу сна интенсивно перерабатывается информация, полученная в предшествующем бодрствовании и хранящаяся в памяти. Согласно гипотезе французского исследователя М. Жуве, в парадоксальном сне в нейробиологическую память передается (пока непонятно как) наследственная, генетическая информация, имеющая отношение к организации целостного поведения. Подтверждением таких психических процессов служит появление в парадоксальном сне эмоционально



окрашенных сновидений у человека, а также обнаруженный М. Жуве с сотрудниками и детально исследованный Э. Моррисоном с коллегами феномен демонстрации сновидений у подопытных кошек (животное демонстрирует двигательные реакции, явно свидетельствующие о психических переживаниях). Было показано, что в области моста в мозге кошек имеется особая область, ответственная за мышечный паралич во время парадоксального сна. Если ее разрушить, подопытные кошки начинают «показывать» свой сон: убегают от воображаемой собаки, ловить воображаемую мышь и т. д.

Хотя в парадоксальном сне некоторые нейроны ретикулярной формации ствола и таламо-кортикальной системы демонстрируют своеобразный рисунок активности, различия между мозговой деятельностью в бодрствовании и парадоксальном сне довольно долго выявить не удавалось. Это было сделано лишь в 80-е годы XX столетия. Оказалось, что из всех известных активирующих мозговых систем, которые включаются при пробуждении и действуют во время бодрствования, в парадоксальном сне активны лишь системы, расположенные в ретикулярной формации ствола и базальных ядрах переднего мозга, использующие в качестве медиаторов ацетилхолин, глутаминовую и аспарагиновую кислоты. Все же остальные активирующие медиаторы (норадреналин, серотонин и гистамин) в парадоксальном сне не работают. По-видимому, это и определяет различие между бодрствованием и парадоксальным сном, или на психическом уровне — различие между восприятием внешнего мира и сновидениями в парадоксальном сне.

Недавно была открыта небольшая группа нейронов в зоне заднего гипоталамуса, которая в качестве медиатора в синаптических окончаниях выделяет нейропептид орексин, т. н. *орексиновая система нейронов*, активность которой включает парадоксальную фазу сна. У человека нейронов этой системы немного, порядка 80 тысяч. Это открытие имеет длинную историю. Еще во время Первой мировой войны австрийский невропатолог К. А. фон Эконемо (1876—1931) наблюдал больных, которые при заболевании энцефалитом страдали *нарколепсией* (сонливостью) — результат повреждений в преоптической области гипоталамуса и области базальных ганглиев. Он предположил, что область преоптического гипоталамуса имеет отношение к запуску сна, тогда как область заднего гипоталамуса запускает бодрствование. Нужно сказать, что сейчас повышенная сонливость мучает все цивилизованное человечество. Орексиновая система «виновата» в несанкционированном включении фазы «быстрого» сна, мы как бы начинаем видеть сны на ходу, отключаясь от всех окружающих сигналов.

Ряд ученых в последнее время выдвигают гипотезу, что сон появился вместе с терморегуляцией. В отличие от холоднокровных животных, у которых настоящего сна нет, а есть лишь бодрствование и покой, во время которого мозг отключается, мозг теплокровных

активен и в состоянии покоя. В результате эволюции у теплокровных животных появилось особое состояние — сон; не покой и не бодрствование, — во сне мозг работает, но иначе, чем в состоянии бодрствования, но почти так же активно.

## **ПСИХИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ВО ВРЕМЯ СНА. СНОВИДЕНИЯ**

В начале XX столетия основоположник психоанализа З. Фрейд выдвинул гипотезу: сновидения выполняют катарсическую (цензурную) функцию, являясь своеобразными клапанами для «нерегулированных в бодрствовании мотивов», например для разрядки агрессивности или сексуальности. Данные мотивы не могут быть допущены в бодрствующее сознание, поскольку находятся в «непримиримой конфронтации» с социальными установками (моралью общества) поведения индивида. В сновидении эти мотивы, согласно концепции З. Фрейда, в трансформированном виде достигают сознания вследствие того, что «цензура» сознания ослаблена. Однако фрейдовская концепция не получила экспериментального подтверждения. Например, не обнаружено специфики влияния каждого из периодов сна («медленного» и «быстрого») на отдельные психические функции, которые можно тестировать по набору психологических тестов. Ученые отмечают, что наиболее заметно на психику влияет общая длительность сна. Так, специальные исследования влияния лишения «быстрого» сна показали, что их результаты в значительной степени определяются психическим статусом личности субъекта, а также существенно зависят от характера предъявляемых психологических тестов.

Исследования последних лет говорят в пользу того, что сновидения могут быть и в «медленном» сне. Отсюда делается вывод, что потребность в сновидениях существует независимо от потребности в «быстром» сне как таковом и может быть даже первичной по отношению к определенным стадиям сна.

В последние годы получены данные об изменении структуры сна при обучении или адаптации к новым условиям. Исследования в этом направлении приводят к заключению, что «быстрый» сон и сновидения необходимы для адаптации к информационно значимой ситуации и усвоения только такой информации, к восприятию которой индивид не готов, тогда как для простых форм реагирования система циклов «сон—бодрствование», по-видимому, не нужна. Эта концепция частично подтверждается экспериментально, но не снимает всех вопросов. В ней не определено главное — для чего нужен «быстрый» сон?

Можно предложить несколько ответов. Например, стадия «быстрого» сна в сложных ситуациях нужна для нахождения новых пу-

тей взаимодействия с этой ситуацией. Именно во время «быстрого» сна происходит творческое решение поставленной задачи. Другой ответ может состоять в предположении, что пути решения в новой ситуации находятся во время бодрствования, а закрепление (консолидация) путей решения происходит в «быстрой» фазе сна. Другими словами, «быстрая» фаза сна служит для улучшения мнестических процессов головного мозга. Хотя накопилось много указаний на то, что консолидация памяти происходит в «быстром» сне, прямые доказательства этой гипотезы отсутствуют. Пожалуй, есть даже больше оснований считать, что «быстрый» сон только способствует консолидации следов памяти за счет устранения препятствий (например, в этой стадии сна происходит, по-видимому, полное блокирование входящей информации).

Накоплены многочисленные сведения о психической активности человека во время различных стадий сна. По данным этих исследований, при засыпании изменение психики происходит в такой последовательности: вначале утрачивается волевой контроль за своими мыслями, затем присоединяется неуверенность в окружающей обстановке — элементы дереализации (нарушение контакта с реальностью). Эти изменения психики обычно объединяют под названием «регрессивный тип мышления». Под ним понимают мышление со следующими характеристиками: наличие единичных изолированных впечатлений или изолированных образов; наличие неполных (отрывочных) сцен; неадекватные, иногда фантастические представления; диссоциация зрительных образов и мыслей (зрительные образы не совпадают с направлением мыслей). Вместе с тем человек не утрачивает полностью контакта с внешним миром. В период засыпания психическая активность человека весьма полиморфна. Часто возникают так называемые «гипногические галлюцинации». Они похожи на серию слайдов или картин. В отличие от них сновидения в ночном сне скорее похожи на фильмы. Отмечается, что гипногические галлюцинации возникают только при исчезновении из ЭЭГ доминирующего ритма бодрствования.

По данным различных исследователей, процент сна, приходящийся на «медленный» сон, колеблется в широком диапазоне — от 7 до 64 %. Все исследователи согласны, что психическая активность в стадии «сонных веретен» сходна с «фрагментарным мышлением», воспоминанием мыслей, предшествующих засыпанию. Существует мнение, что в «медленный» сон эпизодически внедряются компоненты «быстрого» сна и пробуждения, случайное совпадение с ними приводит к сновидческим отчетам (сноговорение). Эпизоды сноговорения имеют место как в «медленном», так и «быстром» сне, хотя чаще наблюдаются в «медленном» сне. С фазами «медленного» сна коррелируют такие сложные формы невербального поведения, как сомнамбулизм (в просторечии лунатизм).

Интересно, что отчет о сновидениях при пробуждении из «быстро» сна дают меньше 100 % испытуемых (обычно 70—95 %). Считают, что частота отчетов зависит от нескольких факторов: эмоционального состояния субъекта перед сном, особенностей личности (что напрямую связано со степенью психологической защиты) и, по-видимому, от адаптивных возможностей самих сновидений (т. е. способности сновидения справиться с предъявляемой нагрузкой). Таким образом, число отчетов о сновидениях может быть обусловлено двумя противоположно действующими факторами — малой потребностью в сновидениях (у лиц с высокой психологической защитой по типу «перцептуального отрицания» или «интеллектуализации») или недостаточной адаптивной способностью самих сновидений при наличии выраженной потребности в них (у высокочувствительных личностей в условиях внутриспсихического конфликта).

### **Из истории изучения сновидений**

Причины сновидений интересовали человека всегда. Жрецы в храмах и специальные чиновники при дворах правителей пытались по ним разгадать волю богов, духов, предсказать будущее правителей. Например, в Древней Греции существовал обычай спать в храме для получения от божества в сновидениях лечебных предписаний. Для этой цели служили специальные храмы Эскулапа. В Спарте (конец II тыс. до н. э.) были специальные чиновники — эфоры, в обязанность которых входило издание государственных законов на основе сновидений, виденных ими в храме. Сновидения в те времена рассматривались как деятельность духов, души. Считали, что добрые и злые духи, духи умерших предков или живущих друзей и даже духи животных вселялись в спящего. Душа спящего покидала его тело во время сна и пускалась в странствия, на охоту, веселилась и т. п. Широко распространено было толкование снов. Во II в. до н. э. на базарах крупных городов Азии, Греции, Италии встречалось много снов толкователей.

Если проследить по сонникам существование «духов», начиная с древнейших времен, то оказывается, что они живут жизнью людей своего времени. Например, в соннике из библиотеки последнего ассирийского царя Сарданапала жизнь людей того времени отражается, как в зеркале, правда, несколько искаженном. Так, вы не встретите там самолетов, поездов и т. п. Анализ сновидений малоразвитых народов подтверждает это. Описание из книги П. Г. Богораза «Чукчи» (1938): у одного чукчи дух требовал принести в жертву богам собаку (этот обычай был распространен у чукчей в то время), у другого чукчи духи потребовали водку, которую он вез отцу.

Аристотель (460—322 гг. до н. э.) высказал мысль, что сновидение есть мышление, продолженное во время сна; по его мнению, на содержание сновидений влияет состояние организма, поэтому по сновидениям можно предсказать начинающиеся болезни. Гиппократ (460—377 гг. до н. э.) счи-

тал сновидения продуктом деятельности мозга. Другой великий врач — Гален (около 130—120 гг. н.э.) — считал сновидения отражением состояния организма.

Вместе с тем в Средние века в Западной Европе свирепствует инквизиция, подавляя огнем и мечом все, что противоречит церкви. В толковании сновидений опять происходит возврат к первобытному идеализму. Они рассматриваются как деятельность духов, демонов и т. п. Появляется множество снотолкователей, магов, астрологов. В ценности таких толкований можно убедиться по названиям сонников: «Толкование снов по астрономии, происходящих по течению луны» (1768), «Толкование снов по Священному писанию» (1768) и др. Например, в соннике старца Мартына Зедека 1880 г. читаем: «Брюхо большое — уважение, брюхо тощее — убыток»; «бабу — сплетни»; «сундук пустой — нищета, полный золота — несбывшиеся ожидания» (цит. по В. Н. Касаткину, 1967).

Уже в наше время были проведены исследования действия различных раздражителей (световых, слуховых, тактильных и пр.) на спящего человека. Была отмечена определенная закономерность в проявлении сновидений, зависящая от применяемых раздражителей. Но эта зависимость не была прямой, а искажалась в мозге спящего человека настолько, что иногда трудно было судить о качестве раздражителей. Кроме того, к сновидениям почти постоянно примешивались элементы, не связанные с действующими в данный момент раздражителями. Все это сильно затрудняло интерпретацию наблюдений. Ряд видных психиатров в конце XIX — начале XX столетий поддерживали идею о сходстве сновидений и психозов. В. М. Бехтерев (1911), в частности, считал, что галлюцинации есть патологические сновидения. Сходство сновидений с галлюцинациями, особенно значительное при различных интоксикациях и инфекциях, подтверждается многими учеными и в настоящее время. Другой пример — психические нарушения у бывших заключенных фашистских лагерей. Даже спустя десятилетия у них наблюдают психопатологический комплекс (синдром страха, синдром печали, нарушение аффективной сферы, сознания своего «Я»). Психопатологические нарушения имели ту же направленность и в сновидениях. В них человек переживал страх в связи с перенесенными ранее жестокостями в лагерях, чувство незащитности, видел во сне погибших товарищей и т. п.

### **Представления З. Фрейда о происхождении и значении снов**

Вернемся еще раз к представлениям, связанным с именем З. Фрейда. При построении своей теории он исходил из положения, что «бессознательная» сфера и инстинкты господствуют над сознанием и определяют все многообразие психической жизни.

Основной движущей силой «бессознательной» сферы Фрейд считал *libido sexuales*, которая начинает проявляться с самого рождения человека — в акте сосания ребенка, затем анальными, уретральными и генитальными актами. Однако современные исследования не подтверждают гипотезу Фрейда. На рис 10.7 показана зависимость сексуально окрашенных сновидений в зависимости от возраста и пола. Половые ощущения и соответствующие зрительные переживания в сновидениях проявляются у женщин в более раннем возрасте, чем у мужчин, но затем они раньше исчезают, что соответствует действительному положению и в бодрствующем состоянии. В молодом же возрасте у женщин в сновидениях эти ощущения и зрительные сцены отмечаются немного чаще, чем у мужчин, что объясняется, вероятно, не столько более развитым половым чувством у них, сколько тем обстоятельством, что женщины в бодрствующем состоянии в большей, чем мужчины, степени сдерживают удовлетворение этих чувств. В результате возникают очаги застойного возбуждения в соответствующих отделах головного мозга, которые при ослаблении тормозящего влияния высших отделов мозга во время сна и проявляются сексуальными сновидениями. В возрасте 40—45 лет происходит некоторое учащение сексуальных сновидений, более выраженное у женщин, что, вероятно, связано с предклимактерическим повышением полового влечения. У лиц, не состоящих в браке, не ведущих регулярную половую жизнь, сексуальные сновидения появлялись в 2—3 раза чаще, чем у семейных. Небезынтересно отметить, что и у семейных людей сексуальные сновидения отмечаются чаще в тех случаях, когда супруги не получают полного удовлетворения.

Из сказанного очевидно, что и половые различия в сновидениях определяются в основном зрительными образами, картинками, сценами, иногда мыслями, возникшими в бодрствующем состоянии в связи с особенностями труда, быта, форм тела, одежды и другими признаками. И это не значит, что подобные элементы

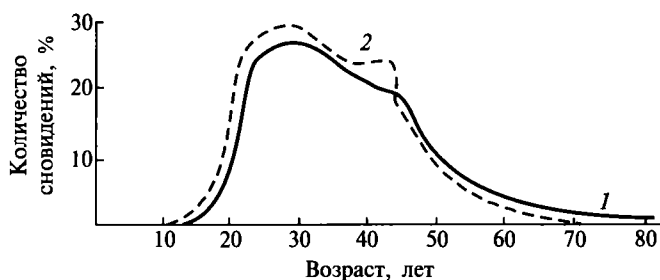


Рис. 10.7. Частота появления зрительных сцен и ощущений, связанных с половой функцией (% от числа сновидений) (по В. Н. Касаткину, 1983):

1 — мужчины; 2 — женщины

всегда являются символами сексуальной деятельности в данный момент как пытаются доказать сторонники З. Фрейда. Они возникают в сновидениях, как всякая характерная для жизни человека особенность — черта, определяющаяся, с одной стороны, физическими различиями полов, а с другой стороны — длительным восприятием и сохранением определенных различий в быте и труде мужчин и женщин.

В последние годы жизни З. Фрейд выдвинул еще один «глубинный двигатель»: у человека есть биологическая потребность — инстинкт смерти, потребность возврата к неодушевленному состоянию. Он утверждал также, что у человека имеется агрессивный инстинкт. Так, в ответе А. Эйнштейну, выступившему против войны, Фрейд писал: «Согласно нашей гипотезе, имеются только два вида человеческих инстинктов: одни стремятся сохранять и объединять..., а другие стремятся разрушать и убивать. Эти последние мы классифицируем вместе как агрессивный или разрушительный инстинкт... В результате некоторых умозаключенных построений мы пришли к предположению, что этот последний инстинкт действует в каждом живом существе и старается разрушить его и свести жизнь к ее первоначальному состоянию неодушевленной материи. Этот инстинкт совершенно серьезно заслуживает названия инстинкта смерти...»<sup>1</sup>

Согласно теории З. Фрейда, сновидения являются проявлением деятельности «бессознательной» сферы психики, скрывающей в себе наиболее важные мотивы поведения, в частности болезненные элементы — травмы психики; сновидения являются самостоятельным психическим актом. Например, в книге «Толкование сновидений» он пишет, что сновидение следует считать полноценным психическим явлением (осуществление желаний; «сновидение — соловей, а не ласточка, ибо, если это ласточка — сон окончен, наступило утро»).

Относительно причин сновидений Фрейд говорит, что подсознательные элементы психики играют почти исключительную роль в возникновении и формировании сновидений, внешние же и соматические раздражители почти не имеют значения, а если и оказывают влияние, то лишь в отношении способствования проявлению скрытых желаний. Поэтому он считает, что внешние и внутренние раздражители, действующие на спящего, скорее всего являются только возбудителями сновидения, но не объясняют его сущность.

Основными побуждениями человека З. Фрейд считает сексуальные, которые в сновидениях играют основную роль и являются единственным и универсальным фактором психики. С точки зрения Фрейда, все многообразие сновидных образов, ощущений и представлений можно объяснить теми или иными половыми влечениями, неполадками и различными изменениями в этой области. Он вводит целую систему символов, которые в сновидениях

<sup>1</sup> Цит. по: Г. Уэлс. Павлов и Фрейд. — М.: ИЛ, 1959. — С. 315.

якобы выражаются половыми желанием. Летание во сне у мужчин он связывал с мыслью об эрекции, у женщин — со страхом о половом падении. Продолговатые вещи или мужская шляпа выражают половой член, коробки, банки и вещи с отверстиями — женские половые органы. Опускание и поднимание по лестнице — половой акт; выпадение зубов — символ онанизма в зрелом возрасте; игра с детьми — также символ онанизма и т. п. По Фрейду, «содержание сновидений представлено как бы иероглифами, которые мы должны перевести на язык мыслей». Еще раз отметим, что современные исследования не подтверждают этих воззрений.

## **И. П. Павлов о происхождении сновидений**

И. П. Павлов в отличие от З. Фрейда считал, что во время сновидений происходит «оживление нервных следов», возникших в бодрствующем состоянии. Он писал: «Чрезвычайная фантастичность и сумеречное состояние истериков, а также сновидения всех людей и есть оживление нервных сигналов с их образностью, конкретностью, а также эмоцией, когда только что начинающимся гипнотическим состоянием выключается прежде всего орган системы вторых сигналов, как реактивная часть головного мозга, всегда преимущественно работавшая в бодром состоянии и регулирующая и вместе с тем тормозящая до известной степени как первые сигналы, так и эмоциональную деятельность».<sup>1</sup> Таким образом, Павлов считал, что в основе сновидений лежит хаотическое растормаживание корковых нервных следов различной давности, соединяющихся самым разнообразным образом. Растормаживание следов может происходить вследствие влияния внешних и внутренних раздражителей, а также при различных изменениях в коре головного мозга (фазовые состояния коры, функциональное разделение корковых зон и т. п.) или при различных комбинациях указанных условий.

## **Современные представления о значении сновидений**

Представления И. П. Павлова находят многочисленные подтверждения в исследованиях клиницистов. Например, в книге И. Е. Вольперт «Сновидения в обычном сне и гипнозе» (1966) приводятся интересные соображения о биологическом и антропологическом значении сновидений. По мнению автора, сновидения представляют собой остаток далекого филогенетического прошлого, когда

<sup>1</sup> Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. III. — Кн. 2. — С. 233.



преобладал неполный сон и сновидения играли роль импульса для мобилизации организма при неожиданной опасности, возникшей во время сна. Для современного человека биологические значения сновидений в одних случаях способствуют более глубокому торможению уже заторможенных доминант, в других — служат психической разрядкой, в третьих — сигнализируют о нарушениях в организме.

В таблице из книги В. Н. Касаткина (1967) четко прослеживается зависимость между частотой появления сновидений и характером трудовой деятельности человека (табл. 10.1). Не все люди физического труда видят сны: например, только около половины обследованных колхозников и рабочих видели сны, тогда как среди врачей, педагогов, студентов сновидения были почти у 100% обследованных. Была отмечена тенденция, что при взрослении (до 18—20 лет) частота появления сновидений возрастает, к 25—30 годам несколько снижается, а затем вновь увеличивается до 50—55 лет. Пожилые люди обычно говорят, что сновидения были, но плохо запоминались. Частота сновидений зависит также от состояния нервной системы: уравновешенные и спокойные люди видят сновидения, как правило, реже, чем легковозбудимые.

Показательны исследования частоты сновидений у студентов в различные месяцы года (в % к числу засыпаний). В летние месяцы (каникулы) количество сновидений снижается, тогда как в периоды напряженной учебы их количество возрастает (рис. 10.8). По данным Касаткина (1967), из 3040 обследованных в 95,2% случаев сновидений ясно обнаруживаются эпизоды из предыдущей

Таблица 10.1

**Зависимость между частотой появления сновидений и характером трудовой деятельности (по материалам на 30.06.1956 г.)**  
(по В. Н. Касаткину, 1967)

Характер трудовой деятельности	Частота появления сновидений, % к засыпаниям			
	ясно видели	видели, но забыли	неопределенный ответ	не видели
Колхозники	54	6	19	21
Рабочие	58	5	19	18
Санитарки	64	7	17	12
Домохозяйки	74	8	9	9
Студенты	83	3	6	8
Врачи	89	2	3	6
Педагоги	90	3	2	5

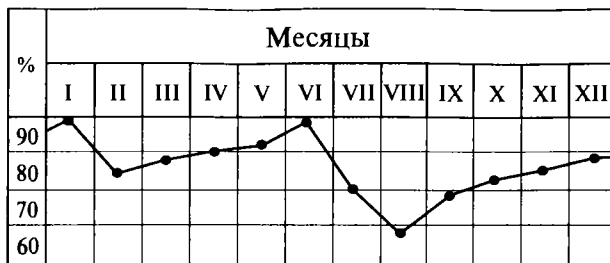


Рис. 10.8. Частота появления сновидений у студентов в различные месяцы года (% к числу засыпаний) (по В. Н. Касаткину, 1967)

жизни и деятельности людей и только в 4,8 % случаев отмечались элементы (незнакомые лица, предметы), которых, возможно, не было в жизни данного человека. Специальные исследования показывают, что у взрослых людей 62,5 % сновидений были связаны с работой; 41,4 % — с жилищем, одеждой, пищей; 44,3 % — со здоровьем; у 38,6 % — с эпизодами из семейной жизни и только 8 % сновидений носили сексуальный характер. Люди, ослепшие в возрасте до 5 лет, как правило, во сне не видят зрительных образов. Те, которые ослепли позже, видят зрительные образы только своего детства. Например, человек ослеп примерно в 9 лет, а в возрасте около 50 лет он потерял ногу. Иногда он видел сон: своих товарищей по классу, в котором учился в детстве, и что он ходит, т. е. ногу еще не потерял.

Ранее отмечалось, что в сновидениях довольно тонко и рано отражаются даже незначительные изменения в организме, такие, как изменения настроения, начало заболевания и др. Влияние на сновидения изменений функций различных систем наиболее четко видно в момент перехода их в патологическое состояние и особенно при болезнях.

Большинство сновидений базируется на слуховых, зрительных, реже обонятельных восприятиях и речи. Отсюда делают вывод, что сновидения больше связаны с психосоциальной жизнью, чем непосредственно с сенсорным притоком. Сложность анализа сновидений обусловлена также тем, что сновидения используют язык образного мышления, не поддающийся полному и адекватному перекодированию на язык человеческого общения и, следовательно, вербального мышления.

Какова психологическая значимость сновидений? Одна из наиболее часто рассматриваемых гипотез состоит в предположении, что сновидения выполняют функцию психологической защиты. Косвенным доказательством в пользу этой гипотезы могут служить данные о том, что при депривации сна резко нарушается адаптация к стрессирующим воздействиям. Согласно другой гипо-

тезе, во сне используется невербально-образное мышление для решения проблем, которые не удается решить во время бодрствования. В соответствии с этим предположением во время сновидений происходит поиск путей взаимного примирения конфликтных мотивов и установок. С позиции этой гипотезы, сновидения представляют собой самостоятельный механизм психологической защиты. При этом конфликт устраняется не на основе его логического разрешения, а с помощью образов. Благодаря этому происходит вытеснение невротической и непродуктивной тревоги. Таким образом, утверждается, что сновидения — возврат к образному типу мышления. Более того, во время «быстрой» фазы сна мозг переходит в режим работы, похожий на бодрствование, но при этом блокируется поступление внешней информации. Другими словами, сновидение выполняет функцию психологической защиты.

### **Нарушения цикла «сон — бодрствование»**

Кратко рассмотрим вопросы расстройства (патологии) сна. Будем придерживаться классификации нарушений сна и бодрствования, приведенной в книге А. Н. Вейна и К. Хехта (1989). В соответствии с этой классификацией выделяют три группы нарушений сна человека:

- *бессонница (инсомнии)*;
- *сонливость (гиперсомнии)*;
- *парасомнии*.

В первую группу входят временная, ситуационно обусловленная бессонница (изменение привычного цикла «сон — бодрствование») и бессонница, обусловленная заболеваниями (неврозы, психические заболевания, алкоголизм и др.). Ко второй группе относят приступы сонливости и постоянную сонливость (нарколепсию), а также ситуационно обусловленную сонливость. Сонливость может наблюдаться также при различного рода заболеваниях (при приеме психотропных средств, других токсических воздействиях, неврозах, эндокринно-обменных заболеваниях, органических заболеваниях мозга). Парасомнии объединяют большую группу весьма разнородных феноменов: 1) двигательные (сомнамбулизм, говорение во сне, бруксизм — скрежетание зубами, ночные качания головой, миоклонус ног и др.); 2) психические (ночные кошмары, феномен «опьянения» от сна и др.); 3) вегетативные (ночной энурез, дыхательные апноэ, астма, синдром внезапной смерти, сердечно-сосудистые нарушения ритма сердца и др.); 4) эпилептические припадки, связанные со сном.

Нарушение цикла «сон — бодрствование» принято делить на *гиперсомнические*, когда имеется избыточная сонливость, и *диссомнические*, когда речь идет о расстройствах ночного сна.

**Сомнамбулизм** — одно из самых ярких проявлений двигательных нарушений во время сна. Он проявляется тем, что человек встает, открывает глаза, автоматически совершает хорошо координированные действия, напоминающие хорошо координированные психомоторные припадки у больных височной эпилепсией. В это время больные не натываются на предметы и даже отвечают на вопросы. Однако больной может совершать опасные действия (выйти в окно, гулять по крыше и пр.). Обычно приступы сомнамбулизма возникают в первую треть ночи; длительность приступа, как правило, не превышает 15 мин (иногда до 40 мин). Приступ заканчивается либо спонтанным пробуждением (в 1/3 случаев), либо возвращением больного в постель и продолжением сна. Как правило, при утреннем пробуждении имеет место полная амнезия эпизода.

Чаще сомнамбулизм возникает в возрасте 5—12 лет, с некоторым преобладанием у мальчиков. ЭЭГ-исследования показали, что больные в состоянии бодрствования характеризуются синхронизированной ЭЭГ, в которой во время гипервентиляции<sup>1</sup> отмечаются выраженные разряды тета- и дельта-колебаний, что может указывать на снижение порога судорожной активности. Полиграфические ночные исследования показали, что приступы возникают на третьей-четвертой стадиях сна (дельта-сон). При этом во время эпизода не отмечается эпилептических разрядов на ЭЭГ, а регистрируется либо десинхронизированная ритмика с билатерально-синхронным тета-ритмом в первой стадии сна, либо монотонный, не реагирующий на афферентную стимуляцию альфа-ритм. Таким образом, в подавляющем числе случаев приступы сомнамбулизма не являются эпилептическими. В настоящее время сомнамбулизм (так же как ночной энурез и ночные кошмары) считают болезнью «arousal» (или дисфункцией восходящих активирующих систем мозга). Сомнамбулизм наблюдается и у больных эпилепсией, но в этом случае он не рассматривается как эпилептический феномен. Говорение во сне — очень часто встречающийся и, как правило, доброкачественный феномен. Говорение во сне отмечают в первой или второй стадиях сна («медленный» сон), хотя этот феномен иногда отмечается и в быстрой фазе сна. Бруксизм отмечается в 5—15 % случаев в популяции в целом, но чаще у молодых людей. Механизм явления не ясен.

---

<sup>1</sup> Больному предлагают часто и поверхностно дышать. Это приводит к накоплению углекислого газа в крови, что облегчает появление пароксизмальной активности головного мозга.

## ПОГРАНИЧНЫЕ СОСТОЯНИЯ СОЗНАНИЯ У ЧЕЛОВЕКА

*История гипноза в Европе. Физиологическая модель гипноза. Психоанализ и гипноз. Типы воздействий для получения гипнотического состояния. Феномены, стабильно проявляющиеся в гипнозе. Гипноз как формирование функциональной системы. Феномен внушения и его социальная роль.*

### ИСТОРИЯ ГИПНОЗА В ЕВРОПЕ. ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ГИПНОЗА

Психические явления, объединяемые в настоящее время термином «гипноз», известны с древнейших времен. Уже в XVI в. до н.э. в папирусе Эберста (хранится в Лондоне) встречается указание, что одним из лечебных методов в Древнем Египте было наложение рук на голову больного.

Во все времена гипнотические явления связывались с религиозно-мистическими и метафизическими воззрениями и считались бесспорным доказательством раздельного существования духа и тела и безусловного господства первого над вторым. Загипнотизированный человек всегда вызывал замешательство и настороженность у окружающих людей своим необычным видом, нечувствительностью к воздействию со стороны. Нередко при этом больные после выведения из гипноза оказывались выздоровевшими.

Появление и распространение гипноза в Европе связывают с именем австрийского врача Ф. Месмера (XVIII в.), который провозглашает теорию так называемого «животного магнетизма». Согласно его воззрениям, человек обладает свойствами магнита (причем отдельные лица одарены магнетической силой в особой степени), и гипнотические феномены вызываются «магнетическим флюидом» способным передаваться от субъекта к субъекту, оказывая целебное воздействие. В клинике Месмера «магнетизирование» первоначально осуществлялось с помощью пассов, вызывающих конвульсивные кризы. В последующем в связи с увеличением количества пациентов стали проводиться коллективные сеансы.

В помещении создавалась определенная атмосфера: полумрак, выразительно задрапированные окна и стены, курился ладан, звучала музыка<sup>1</sup>. Неожиданно появлялся Месмер, облаченный в лиловые одежды, и величественно прикасался руками к ожидающим магнетического воздействия больным. При проведении магнетических сеансов страждущие держались за металлические стержни, исходящие из дубовой бочки, наполненной магнитами. Как правило, у пациентов развивался истерический припадок с судорогами, после чего наступал сон с последующим выздоровлением. Клиника не могла вместить всех желающих, и большое число страждущих исцеления собирались под кронами деревьев, предварительно «намагнетизированных» Месмером. Сам Месмер отрицал роль психического фактора. Однако комиссия Французской академии наук в 1784 г. признала: «Воображение без магнетизма вызывает конвульсии... Магнетизм без воображения не вызывает ничего»<sup>2</sup>.

Ф. Месмер ввел в практику гипноза несколько приемов, которые в дальнейшем стали применяться повсеместно. К этим приемам относят, например, массовость сеансов гипноза: многочисленной публике предлагали сосредоточить внимание на блестящем металлическом шаре, и в зале звучала ритмичная музыка. Интерес к гипнозу в Европе в конце XIX столетия переместился из Австрии во Францию. Школа Сальпетриера (по имени пригорода Парижа), которую возглавлял знаменитый Ж. Шарко, видела в гипнозе патологическое состояние — искусственный истерический невроз. Другая психиатрическая школа из г. Нанси считала гипноз психологически нормальным феноменом. Исследования Шарко убедили Академию в реальности гипнотических феноменов, однако после его смерти (1893) во Франции гипнозом заниматься перестали, а знаменитый французский психиатр Ж. Бабинский в 1910 г. вообще объявил гипноз шарлатанством.

Научный подход к гипнозу связывают с именем английского хирурга Д. Бреда и португальского аббата Фариа. Именно Бред в 1843 г. ввел в научный обиход термин «гипноз» (от греч. «гипнос» — сон). Он считал, что гипнотическое состояние сходно с естественным сном и может быть вызвано физическими и словесными воздействиями. Бред назвал «гипнозом» феномены, называвшиеся до него «животным магнетизмом». Он предложил нейрофизиологическую теорию гипноза, согласно которой гипнотическое состояние возникает при помощи «зрительной фиксации». Этот прием постоянно использовал уже Месмер, хотя не считал «зрительную фиксацию» индуктивным агентом. В дальнейшем в практике гип-

<sup>1</sup> Месмер был другом Моцарта и, по свидетельству очевидцев, на его сеансах исполнялась музыка Моцарта.

<sup>2</sup> Цит. по: *Черток Л.* Гипноз. — М.: Мир, 1972.

ноза стали применять и словесные внушения. Аббат Фариа, изучавший гипноз в Индии, также утверждал, что причина гипноза кроется в самой психике человека и не имеет отношения к сверхъестественным силам. С этого времени в науке сформировалось *представление о гипнозе как неполном сне специального вида, который вызывается искусственно.*

Британская медицинская ассоциация (1955) дает следующее определение гипноза: «...кратковременное состояние изменяющегося внимания у субъекта, которое может быть вызвано другим человеком и в котором могут спонтанно появляться другие феномены в ответ на вербальные и другие стимулы. Эти феномены содержат в себе изменения сознания и памяти, увеличение восприимчивости к внушению и появление у субъекта реакций и идей, которые ему не свойственны в обычном состоянии духа. Кроме того, такие феномены, как потеря чувствительности, паралич, мышечная ригидность, вазомоторные изменения, могут быть вызваны и уничтожены в гипнотическом состоянии».

Интерес к гипнозу в России связывают с именами Владимира Михайловича Бехтерева и Ивана Петровича Павлова. Отцом русской научно-клинической гипнологии считают выдающегося русского психоневролога В. М. Бехтерева (1857—1927), посвятившего изучению гипноза многие годы. Советский период исследования и клинического применения гипноза связывают с именем *К. И. Платонова* (1877—1969), ученика В. М. Бехтерева. Фундаментальные исследования К. И. Платонова были обобщены в монографии «Слово как физиологический и лечебный фактор».

Физиологи павловской школы рассматривали гипноз как частичный сон. Гипнотическое состояние, согласно их гипотезе, включает *три фазы состояния коры больших полушарий: уравнительную, парадоксальную и ультрапарадоксальную.* Гипнотические явления объясняют парадоксальной фазой (по Павлову) — «фазой внушения». Эта фаза в некоторых патологических состояниях может длиться недели и даже месяцы. У человека особую роль играет слово как «сигнал сигналов» второй сигнальной системы.

Гипнотическое воздействие, согласно физиологической гипотезе, создает в коре головного мозга состояние разлитого торможения со строго ограниченным очагом концентрированного возбуждения (зона раппорта, или «сторожевой пункт», по Павлову), что позволяет осуществлять специфическую коммуникативную функцию субъекта с внешней средой (гипнотизером). Специфика этой коммуникации состоит в том, что для субъекта, находящегося в глубоких стадиях гипноза, «внешней средой» в основном являются словесные воздействия лица, осуществляющего гипнотизирование.

И. П. Павлов отмечал, что «парциальный сон постоянно участвует в бодром состоянии животного и именно в тончайших соот-

ношениях его с внешним миром»<sup>1</sup>. Это высказывание Павлов поясняет: фазовые состояния коры больших полушарий являются состояниями, присущими также и здоровому мозгу. Обе важнейшие функции коры мозга — замыкательная и анализаторная, обеспечивающие уравнивание человеческого организма со средой, подвержены существенному влиянию слова. Для человека, находящегося в глубоких стадиях гипноза, свойственно частичное или даже полное функциональное отключение деятельности сенсорных систем (по-видимому, на корковом уровне). В этих условиях психофизиологическое реагирование человека полностью определяется содержанием словесного внушения со стороны гипнотизера.

Рассмотренные представления о гипнозе как о парциальном сне не являются единственными. З. Фрейд изложил свою интерпретацию механизма гипноза в работе «Психология масс и анализ человеческого «Я». В основу положено одно из центральных представлений психоанализа — понятие трансфера (перенесения пациентом на личность психотерапевта своего отношения к другим лицам — родителям, детям, близким родственникам и пр.). Фрейд полагал, что власть гипнотизера связана с «инфантильными фантазиями гипнотизируемого субъекта», который приписывает гипнотизеру роль «всемогущего отца первобытной орды (вождя массы)», т. е. в гипнозе восстанавливается и воспроизводится отношение к праотцу, каким оно было в период зарождения человечества, другими словами, актуализируется филогенетическая память человека. В гипнотическом состоянии оживляется архаическое наследие, пробуждается представление «об очень сильной личности, в отношении которой можно иметь только пассивно мазохистическую установку, в присутствии которой нужно потерять свою волю»<sup>2</sup>.

Таким образом, психоаналитическая концепция Фрейда внесла новый аспект отношений между гипнотизером и гипнотизируемым с позиции теории перенесения (трансфера) и бессознательного. Подобный подход показал несостоятельность упрощения этой проблемы физиологическими моделями гипноза. Однако следует признать, что психоанализ также не может претендовать на исчерпывающее понимание механизма гипноза. Очевидно, что гипноз с филогенетических позиций можно трактовать как «особую форму адаптивного поведения» (П. В. Симонов, 1980). Авторитетный исследователь гипноза Л. П. Гримак считает, что в гипнозе активируется древний рефлекс «следования за лидером», снижающий сознательный контроль наличной ситуации и психическое напряжение.

<sup>1</sup> Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. 3. — Кн. 1. — С. 357.

<sup>2</sup> Фрейд З. Психология масс и анализ человеческого «Я». — М., 1925. — С. 77.



В последующих исследованиях второй половины XX в. была показана возможность получения гипноза в отсутствие гипнотизера (например, при фиксации внимания на собственном дыхании). Это означает, что трансфер не является обязательным условием гипнотической индукции.

Один из современных исследователей гипноза американец М. Орн обратил внимание на то, что поведение гипнотиков в значительной степени определяется широко распространенными сведениями о гипнозе в данное время и проявляется иногда совершенно различными феноменами. В эпоху Ф. Месмера на сеансах гипнотерапии у пациентов преобладали конвульсии, тогда как в наше время судорожные компоненты у загипнотизированных наблюдаются крайне редко. Орн использовал в своих исследованиях квазифеномен катаlepsии доминирующей руки. Он провел следующий опыт: на лекции о гипнозе студентам демонстрировались специально подобранные «добровольцы» из аудитории. Им втайне от группы предварительно в сеансе гипноза внушалась катаlepsия доминирующей руки, которую они и обнаруживали при демонстрации; при этом лектор на демонстрации подчеркивал, что катаlepsия доминирующей руки является одним из характерных признаков гипноза.

Через месяц в этой же аудитории уже случайно выбранная группа студентов участвовала в гипнотическом сеансе и в состоянии гипноза у них проявилась катаlepsия доминирующей руки. Данный эксперимент показывает важную роль предварительного знания, способного оказывать влияние на поведение человека под гипнозом. Поэтому существуют трудности выявления истинных поведенческих индикаторов гипноза. Для контроля в группу гипнотизированных специально вводят группу «симулянтов», которые не поддаются гипнозу. Например, у симулянтов не проявляются такие галлюцинации, как видеть спинку стула сквозь сидящего человека. Или симулянты дают развернутое объяснение той или иной иллюзии, тогда как гипнотизированный человек с удивлением воспринимал сам вопрос на эту тему. Реально загипнотизированные люди отличаются от симулянтов нечувствительностью к логическим противоречиям. Истинные гипнотики испытывают большие трудности в дифференциации реального и галлюцинаторного образов.

Экспериментальные данные свидетельствуют, что в основе явлений, наблюдаемых при репродукции психических состояний в гипнозе, лежит действительное, объективное воспроизведение процессов и состояний, имевшихся ранее в прошлом. Это значит, что мозг продолжает сохранять в виде следов всю последовательность ранее пережитого в системах своих ассоциаций. Целенаправленное внушение в гипнотическом состоянии способствует временному восстановлению, функциональному оживлению соответствующих энграмм (следов) этих ассоциаций. Вовлечение в про-

цесс репродукции всех систем организма на всех его уровнях, вплоть до видимых морфологических изменений в тканях (например, волдырь от внушения ожога, гематомы от мнимого ушиба и т.п.), свидетельствует о том, что воспроизводимые функциональные изменения адекватны ранее перенесенным реальным воздействиям.

Следовательно, психические состояния, формируемые методом гипнорепродукции, необходимо рассматривать как *реальные отражения психофизиологических изменений в организме, соответствующих реальным условиям прошлого*. Однако воспроизводимые реакции и состояния не являются простым зеркальным отражением тех реакций и состояний, которые ранее имели место в действительности. Можно полагать, что именно этим объясняются противоречивые результаты наблюдений отдельных исследователей гипноза. Причиной здесь могут быть не только различия в первичном реагировании испытуемых, но и изменение их «отражательной способности» в данный период.

Уже сейчас можно с уверенностью говорить о существовании механизмов памяти в виде «непрерывной записи событий с параллельной отметкой времени действия каждого стимула». В обычных условиях лишь часть этих энграмм поддается воспроизведению, так как возможности «считывания» практически очень ограничены. Это связано, в частности, с развитием процессов внутреннего торможения, «разобщающего» большую часть связей между отдельными элементами (энграммами) прошлого опыта. Однако в гипнозе их можно воспроизвести.

## ТИПЫ ВОЗДЕЙСТВИЙ ПРИ ГИПНОЗЕ

Явления гипноза весьма разнообразны. Современная наука выделяет три группы воздействия для получения гипнотического состояния.

**Репродукционные воздействия.** Эта группа воздействий включает все виды репродукций в гипнозе: пережитие возраста, перенесенные ранее заболевания (в том числе трофические изменения кожи), эмоциональные реакции и пр. Сюда относятся все виды внушений в гипнозе, которые апеллируют к прямому жизненному опыту испытуемого. С этой целью в гипнозе активируются имеющиеся у человека энграммы состояний в первоначальном (гипнорепродукция) или несколько измененном виде (репродуктивное внушение). В последнем случае в гипнозе также активируются реальные следовые реакции и состояния, но при этом посредством внушения изменяется какой-либо параметр этого состояния. Например, время ранее пережитого действия кратковременного раздражителя произвольно удлиняется. В этом случае вызванные из-

менения психического состояния также опираются на активирование в долговременной памяти человека энграмм ранее пережитых им реальных состояний. Так, исследования по репродукции эмоциональных состояний у парашютистов показали, что данный метод дает возможность растянуть во времени воспроизводимые реакции, даже если в реальной действительности они были очень кратковременными (Л. П. Гримак, 1989). Испытуемые, участвовавшие в экспериментах с внушением невесомости тела, имели опыт очень кратковременного пребывания в этом состоянии. В данном случае в гипнозе воспроизводятся пережитые ранее субъектом состояния в их «чистом виде» — как по особенностям развития, силе, характеру, так и по длительности проявления. Внушение в гипнозе производит в этих случаях только «запуск» репродуцируемого явления, которое затем протекает естественно, без каких-либо дополнительных вмешательств экспериментатора. В качестве примера можно привести состояние внушенного возраста. Женщине сорока лет внушается возраст 6 лет и у нее изменяется тембр голоса на детский, на предложение написать она пишет только отдельные буквы, когда гипнотизер вынимает из кармана и подает ей конфету, то она робко спрашивает: «Можно ли ее съесть», и т. п. Как правило, пусковым сигналом в репродукции возраста является внушенный соответствующий период времени: «Сегодня такой-то год, месяц... Вам пять лет». Применение метода прямого внушения может быть оправдано в целях изменения психических установок испытуемого лишь в тех случаях, когда эти изменения не находятся в прямом противоречии с его личностными особенностями. Они должны основываться, если не на его непосредственном личном опыте, то хотя бы на достаточно ясном представлении о сущности внушаемого.

**Депривационные воздействия.** С помощью этих воздействий осуществляется целенаправленное выключение большей или меньшей части притекающей афферентной импульсации, снижение или полное выключение функции одного или нескольких рецепторных аппаратов. Например, под гипнозом (внушение отсутствия боли) делались хирургические операции. Однако следует учитывать, что блокируется только осознание боли, но все физиологические механизмы боли не выключаются. Это проявляется в повышении кровяного давления, тахикардии и т. п. Другой пример — внушение, направленное на снижение чувствительности в сфере гравитационного анализатора, что в свою очередь вызывает субъективное ощущение пониженной весомости тела. Данные эксперименты проводили на людях, которые ранее уже испытывали кратковременные моменты невесомости во время полета в самолете по так называемой «параболе».

**Активационные воздействия.** С помощью активационных воздействий производится внушение повышенной чувствительности тех

или иных сенсорных систем или же активация определенных психических функций. Например, внушается, что у данного субъекта есть выдающиеся способности к рисованию. Действительно, в состоянии гипноза этот человек заметно улучшает свой рисунок, что связано, по-видимому, со снятием торможения заторможенных навыков рисования. Специальное изучение влияния гипнотического состояния на творческие процессы личности показало повышение творческих возможностей индивида в гипнотическом состоянии. Это объясняют снижением у него защитных реакций (психологической защиты), включающих в себя тщательное избегание неприемлемых мыслей и чувств.

Известно, что проявление функции психологической защиты у нетворческой личности выражается в привязанности к общепринятым установленным нормам, категориям, положениям, ценностям. Рабочая гипотеза, которая призвана объяснить повышение творческих возможностей, заключается в том, что даже кратковременное освобождение испытуемого от действия «функции защиты» должно повысить уровень его творческих возможностей. Отсюда был сделан вывод, что гипноз способствует более полному проявлению творческих возможностей данного человека. Оказалось, что активация творческих возможностей зависит не только от вербальной стимуляции, но и от внушаемых условий. При внушении образа талантливой личности повышается уровень притязаний испытуемого, улучшается возможность внутренней мобилизации на решение поставленной перед ним задачи.

Однако не следует думать, что гипнотизер — полный хозяин положения. Даже в случае глубокого гипнотического транса испытуемого невозможно заставить совершать действия, которые не согласуются с его мировоззрением, моральными ценностями, личными установками. Это свидетельствует о сохранении контроля над гипнотической ситуацией со стороны гипнотизируемого.

## ФЕНОМЕНЫ ГИПНОТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ

В современных исследованиях гипноза актуален вопрос о выделении феноменов, стабильно проявляющихся в гипнотическом состоянии. Один из ведущих исследователей гипноза, американский ученый Э. Хилгард<sup>1</sup> выделяет *семь характеристик глубокого гипнотического транса*: спад функции планирования; перераспределение внимания; наличие ярких зрительных образов прошлого и проявление повышенной способности к фантазированию; толерантность к устойчивому искажению реальности; повышенная внушаемость; ролевое поведение; постгипнотическая амнезия. Учет этих

<sup>1</sup> Hilgard E. R. Hypnotic susceptibility. — N. Y., 1965.

характеристик четко показывает, что гипноз — это особое состояние сознания, которое отличается от других состояний сознания — бодрствования, сна, патологических нарушений сознания, нарушений сознания при приеме алкоголя и др. В частности, Хилгард отмечает, что трактовка гипнотического состояния как парциального сна (по И. П. Павлову) в известной степени связана с природой процедур индукции гипноза и чисто внешним сходством этих состояний сознания. Подавляющее большинство гипнотиков в его исследованиях отмечали, что «тело будто спало, но сознание оставалось необычно бдительным». Против гипотезы, что сон и гипноз явления одного порядка, говорят и факты активации в гипнозе таких функций, как внимание, память, творческие возможности. Электрофизиологические исследования также не дают повода приравнивать гипноз ко сну, поскольку в этот период в ЭЭГ регистрируются преимущественно ритмы альфа-диапазона.

Американские психологи разработали прием конструирования состояния в виде так называемой «репетиции смерти» (death rehearsal) для неизлечимых онкологических больных. По согласию с больным психотерапевт с помощью гипноза пытается хоть как-то помочь такому человеку овладеть ситуацией. После того как больной вводится в состояние глубокого гипноза с использованием процедуры гипноанализа и последующей гипнотерапии, осуществляется «репетиция» акта смерти. С опорой (в известной степени) на религиозные убеждения пациента учат тому, что значит «умереть». Для этого методом конструирования заданных состояний «проигрывается» ситуация умирания. С помощью гипнотических внушений, направленных на продуцирование ярких галлюцинаций, больные становятся участниками ряда событий, имеющих ярко выраженную положительно-эмоциональную тональность. Им внушается, что они постепенно и безболезненно переходят в мир иной, где все окрашено в золотистый цвет (освещение, воздух, одежды). В том мире они встречаются с умершими родителями и другими родственниками и «оттуда» наблюдают за собственными детьми, близкими родственниками, оставшимися в этом мире, — и видят, что те здоровы, учатся, справляются со своими проблемами и пр. Помимо погружения субъекта в описанную выше ситуацию с ним обсуждается по ходу гипноанализа группа вопросов, связанных с его «будущей жизнью»: «что такое процесс умирания?», «как без него станут жить его дети, родители?» и др. По оценке самих участников эксперимента, такой прием вызывал огромное облегчение течения болезни: больной говорил, что «все выглядит иначе, чем прежде», «боль расставания с близкими притупилась», указывалось на открывшуюся возможность «общения» с близкими после смерти. Необходимо еще раз подчеркнуть, что все это делалось при полном согласии самих больных, с опорой на их религиозные чувства.

С позиций современной физиологии психические состояния, формируемые в гипнозе, можно описать как формирование *функциональной системы* (по П. К. Анохину). Биологическое назначение сформированной системы состоит в получении «фокусированного полезного результата» с точки зрения внушенного образа или мотива. Все функциональные системы, независимо от уровня организации и количества составляющих компонентов, имеют принципиально одну и ту же архитектуру, в которой результат является доминирующим фактором, стабилизирующим организацию систем (подробнее см. гл. 8). Внушение, согласно выше изложенным воззрениям, представляет собой вмешательство в *афферентный синтез*. Это вмешательство идет в следующих направлениях. Посредством внушения затормаживается реальная афферентация и деактуализируется имеющаяся в данный момент мотивация. Одновременно избирательно активируются энграммы того или иного состояния. Они могут быть результатом как непосредственного опыта субъекта, так и итогом опыта других людей, но главное — гипнотизируемый человек должен четко представлять себе содержательную часть опыта. Вмешательство в сферу мотивации может быть прямым или косвенным, когда формируемое психическое состояние естественно включает тот или иной мотив. На основе активированных энграмм памяти и мотивов создается соответствующий *акцептор результатов действия*, а также сама *программа действия*, которая включает подготовку систем организма, формирующих внешнюю активность.

## ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ГИПНОЗА

При анализе психофизиологических механизмов гипноза следует различать две стороны вопроса: во-первых, механизм развития гипнотического торможения как такового, во-вторых, механизм реализации внушений в гипнозе, т. е. условия, предпосылки и механизмы, обеспечивающие действенность внушений. Рассматривая механизм развития гипнотического торможения, следует подчеркнуть, что психофизиологические механизмы, на которых основаны явления гипноза, включают естественно сложившиеся *функциональные системы*, действующие в процессе нормальной жизнедеятельности организма человека. Это значит, что психические явления, составляющие сущность гипноза, основываются не на каких-то чрезвычайных, специфических и необычных для организма воздействиях и условиях, а на естественных, привычных для него и потому совершенно безвредных для здоровья. Механизмы гипноза хорошо прослеживаются и в филогенезе позвоночных животных. Именно здесь лучше всего просматриваются их приспособительная роль и физиологическая целесообразность. Еще раз

перечислим те основные условия и психофизиологические механизмы, участие которых необходимо для формирования гипнотического состояния.

- *Деактивирующее действие монотонных раздражителей.* Монотонность связана с однообразием обстановки во время гипноза, и это приводит к угашению ориентировочного рефлекса. Возникает торможение, которое «иррадирует» (по И. П. Павлову) по коре больших полушарий. Приемы гипнотизирования широко используют эту закономерность.

- *Реализация чрезвычайно действенного соматопсихического влияния* (прежде всего релаксация мышц). Филогенетически расслабление мышц готовит организм ко сну. Гипнология всегда использовала этот прием. Он лежит в основе аутогенной тренировки. Разработаны специальные приемы, позволяющие человеку расслабляться.

- *Восприятие звуковых сигналов во сне* — физиологически сложившаяся «сторожевая» роль бодрствующих пунктов коры головного мозга во время сна. Биологическая полезность для организма этого механизма совершенно очевидна: быть «настороже» даже во время сна. Понятие «раппорт», обычно употребляемый в медицинской литературе, отличается от «сторожевого пункта» (по И. П. Павлову) в естественном сне лишь условиями его образования, особенностями психической установки и мотивацией гипнотизируемого.

Методика гипнотизирования полностью использует все эти особенности высшей нервной деятельности человека. Управление частичным (парциальным) сном и возможность при определенных условиях словесных взаимоотношений с загипнотизированным человеком основаны исключительно на нормальных психофизиологических функциях естественного сна.

Как уже говорилось, неоспоримых критериев, которые позволяли бы определять степень подверженности гипнозу — гипнабельности, не известно. Однако давно известна связь между *внушаемостью и восприимчивостью к гипнозу*. К числу общих характеристик, влияющих на гипнабельность, относятся возраст, пол и нервнопсихический статус испытуемых. Дети несколько более восприимчивы к гипнозу, чем взрослые, пик гипнабельности приходится на возраст 8 — 14 лет. Половых различий в уровне гипнабельности не обнаружено. Данные относительно уровня гипнабельности здоровых лиц по сравнению с группой невротиков и психотиков противоречивы. Большинство больных шизофренией, например, не гипнабельны. Известный теоретик *Э. Хилгард* считает, что все эти данные опровергают мнение о гипнабельности как признаке «слабости» или «неустойчивости» личности. Крайнюю позицию в этом вопросе занимает психотерапевт *А. И. Захаров*, который считает, что это свойство следует рассматривать в качестве особого показателя здорового психического статуса. В частности он пишет: «Если расположить здоровых и больных детей и подрост-

ков в порядке убывающей гипнабельности, то получится следующий ряд: здоровые, соматически больные, больные неврозами, психопатические личности, психически больные. Это подтверждает значение гипнабельности как своеобразного индекса психического здоровья» (А. И. Захаров, 1982. С. 165). Свойства гипнабельности среди американцев, по данным Э. Хилгарда, распределены следующим образом: 10 % людей вовсе не подвержены гипнозу, 30 % — слабо, 30 % — в средней степени и только 30 % лиц обладают высокой подверженностью гипнозу.

Безвредность гипноза доказана огромным количеством наблюдений. В качестве примера приведем данные Л. П. Гримака по изучению парашютистов и испытателей новой летной техники. Он отмечает, что надо было лишь выработать у них откровенно положительное отношение к процессу гипнотизирования, полное понимание важности и необходимости выполнения конкретной задачи. Никаких отрицательных воздействий в дальнейшем на их волевые качества не отмечалось, и даже повышались работоспособность, физический тонус, уровень выносливости.

## СОЦИАЛЬНАЯ РОЛЬ ФЕНОМЕНА ВНУШЕНИЯ

Феномен *внушения* состоит в некритическом принятии какой-либо идеи, и это нельзя связывать исключительно только с гипнозом. Внушение есть универсальное явление общественной жизни, неотъемлемое свойство любого человеческого общения. Существует два типа внушения — *косвенное* и *прямое*. Важным отличием косвенного внушения от прямого является его обоснование. При прямом внушении достаточно, например, сказать: «Откройте окно», при косвенном внушении того же содержания это оформляется в сослагательном наклонении: «Не могли бы Вы открыть окно, в комнате душно».

В настоящее время не подлежит сомнению, что внушение является составной частью нормального человеческого общения. Вместе с другими способами общения между людьми внушение выполняет важные социально-психологические функции. Прежде всего оно содействует формированию общественной психологии людей, внедрению в их психику сходных взглядов и убеждений, мнений, оценок, норм деятельности и поведения; направляет и регулирует активность личности, побуждая к одним делам и поступкам и удерживая от других, способствует или препятствует использованию людьми физических и умственных сил в тех или иных видах общественной активности. Поскольку дети наиболее внушаемы, очевидна роль этого механизма в формировании личности человека.

Совершенно очевидно, что, даже вступая в общение с другими людьми, отдельная личность или социальная группа принимают



далеко не все их воздействия. В процессе общения воздействиями внушения противостоит процесс *контрвнушения*. Контрвнушение выполняет важную социальную функцию — способствует формированию и развитию общественной психологии людей, препятствует внедрению в психологию людей социально вредных взглядов, отношений, мнений, убеждений, способов поведения и тем самым облегчает формирование и закрепление у них положительных для каждого социума качеств. «Очевидно, — писал В. М. Бехтерев, — что внушение, в отличие от убеждения, проникает в психическую сферу без активного внимания, входя без особой переработки непосредственно в общую сферу и укрепляясь здесь, как всякий предмет пассивного восприятия» (В. М. Бехтерев, 1908. С. 14).

Здесь нелишне подчеркнуть, что термин «внушение» подразумевает наличие соответствующих внушаемому субъекту *энграмм в его долговременной памяти*. С этой точки зрения реализацию любого внушения следует рассматривать как репродукцию пережитых или известных из опыта определенных состояний психики.

По-видимому, охранительная роль внушаемости закреплена филогенетически. В этой роли внушаемость выступает в тех случаях, когда нервная система человека оказывается ослабленной каким-либо чрезвычайным воздействием (болезнью, горем, трудностью выбора). Это состояние, снижая тонус коры головного мозга, очень часто приводит к развитию ультрапарадоксальной фазы («фазы внушения», по И. П. Павлову) деятельности коры больших полушарий. В этой фазе «сильные раздражения» реального мира уступают место слабым раздражениям, идущим от слов другого человека. Характерно, что при этом в большинстве случаев «гипнотизером» оказывается другой человек, к которому обращаются за сочувствием, советом, помощью и который, как правило, не подозревает о своей роли в данный момент. Так или иначе, но во всех этих случаях внушающее действие слов бывает очень сильным. И поэтому человек, охваченный горем, всегда шел к другому человеку, и тот считал своим долгом помочь ему словом утешения, сочувствием, советом. Особенно преуспела в этом церковь. За многие века церковь сумела сделать этот механизм необыкновенно эффективным.

Другим условием, при котором внушение выступает в роли организующего и охранительного фактора, является дефицит опыта поведения в незнакомой обстановке. Поведение в этом случае становится подражательным и, как следствие, степень внушаемости повышается. Человек вынужден воспринимать рекомендации другого человека без критической оценки, полностью полагаясь на его опыт. При этом волевые качества первого могут быть достаточно высокими, но они не включаются в систему отношений с «лидером», а направляются на реализацию действий, детерминиро-

ванных инструкцией «лидера» («толпа для двоих», по З. Фрейдю). Последствия такого поведения могут быть не обязательно положительными. Много таких примеров содержится в описаниях паники в критических ситуациях (при пожаре, землетрясении и т. п.), поведении больших скоплений народа (например, на стадионах, дискотеках). Пусковым психофизиологическим механизмом поведения в таких условиях чаще всего служит филогенетически древний рефлекс «следования за лидером». Актуализация этого рефлекса вызывает произвольное снижение сознательного контроля наличной ситуации и психической напряженности в целом. Последствия могут быть непредсказуемыми.

Много примеров внушаемости зрителей дают спортивные и театральные зрелища. Чем сильнее вовлечены зрители в действие, происходящее на сцене или на стадионе, тем больше они подвержены внушению. Это еще раз подчеркивает, что внушение является неотъемлемым свойством психики человека.

Завершая раздел, еще раз повторим, что гипноз как психическое явление известен по крайней мере с тех пор, как существует человечество. Гипноз является феноменом изменчивым, ускользающим, неуловимым и все же реально существующим. До сих пор неизвестны физиологические механизмы гипноза, нет даже критериев, позволяющих утверждать, что субъект загипнотизирован, поэтому, как утверждает известный французский теоретик Л. Черток, гипноз в наши дни не является «законченной проблемой».

## ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ МЕХАНИЗМОВ ПАМЯТИ

*Виды памяти: генетическая, иммунная, неврологическая. Болезни памяти человека. Структуры, связанные с памятью: стимуляция височной коры (У. Пенфилд и Г. Джаспер); образы во время ауры. Г. Эббингауз — ассоциативная теория памяти. Психофизиологические механизмы памяти человека. Уровни памяти: сенсорная, кратковременная и долговременная. Феномен гениальной памяти Ш. (по книге А. Р. Лурия).*

Понятие «память» определить не просто. Это связано прежде всего с тем, что в разных областях знаний оно имеет различное наполнение. Под *эпibiологической* памятью нужно понимать все, что связано с накоплением, преобразованием, передачей информации в сообществах как животных, так и людей.

Биологи выделяют следующие типы памяти: *генетическую, иммунную и неврологическую*. Предметом нашего рассмотрения будут неврологическая память и ее механизмы. Клеточные механизмы памяти рассмотрены в гл. 6. В пределах неврологической памяти можно, например, различать детскую (эйдетическую) и зрелую память; словесную, зрительную или слуховую; память о недавнем и давно прошедшем; процессы узнавания и вспоминания и др.

Виды памяти можно различать также по некоторым феноменам ее нарушения. Рассматривая, например, *болезнь Альцгеймера* и *корсаковский синдром*, можно поставить вопрос, какой тип памяти сохранился у этих больных, а какой утрачен. Одна из классификаций выделяет память на действия, или *процедурную* память, и память на названия, или *декларативную* память. В психологию эти термины были введены американским нейропсихологом Л. Сквайром в 80-х годах XX столетия. Совершенно очевидно, что процедурная память сильно отличается от декларативной. Механизмы обучения двигательному навыку (езде на велосипеде, работе с инструментами и т. п.) и последующего вспоминания того, чему обучились, должны отличаться от механизма вспоминания событий и сведений. Декларативная память не однородна: ее можно разделить на *эпизодическую* и *семантическую*. Под эпизодической понимают память на события индивидуальной жизни человека, под семантической — знание вещей, не зависящих от индивидуальной жизни.

# ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУР МОЗГА, ОТВЕТСТВЕННЫХ ЗА ПАМЯТЬ

Описанная выше феноменология служит для нейробиолога лишь отправной точкой для исследования физиологических механизмов памяти. Например, можно исследовать те структуры мозга, от которых зависит проявление феноменов памяти. На следующем этапе можно исследовать, что происходит в нейронах (изменения мембран, синапсов, синтез белков и т. п.; см. также гл. 6). Вопрос о локализации психических функций был поставлен уже в XVIII в., а в начале XIX в. возникла френология — учение о локализации психических функций в головном мозге человека (см. гл. 13). Согласно этому учению, «шишки» на черепе соответствовали зонам коры, отвечающим за те или иные способности, в том числе за память. Однако такие представления носили фантастический характер и не были обоснованы научными фактами.

В 1887 г. русский психиатр С. С. Корсаков в своей ставшей классической публикации «Об алкогольном параличе» впервые описал картину грубых расстройств памяти, возникающих на почве алкогольного отравления. Он возвратился к этой проблеме в 1887—1890 гг. и дал развернутое клиническое описание синдрома *ретроградной*<sup>1</sup> и *фиксационной*<sup>2</sup> *амнезии*, а также привел данные морфологических исследований мозга больных, погибших от хронического алкоголизма: у них была установлена деструкция гиппокампа обоих полушарий головного мозга. Открытие Корсакова под названием «*корсаковский синдром*» прочно вошло в научную литературу, став исходным для большой серии последующих открытий. Однако дальнейшие исследования показали, что массивные нарушения памяти при корсаковском синдроме обычно входят в более широкий симптомокомплекс, куда, как правило, включаются общее снижение активности больного, спутанность в оценке окружающего, а иногда на ранних (или острых) стадиях развития заболевания, — и конфабуляции<sup>3</sup>. Уже через несколько лет после описания корсаковского синдрома было показано, что к грубым нарушениям памяти приводят локальные поражения мозга, не обязательно коры. Так, в 1896 г. немецкий невролог Б. Гудден наблюдал при алко-

<sup>1</sup> *Ретроградная амнезия* — выпадение из памяти событий дней, месяцев и даже лет, непосредственно предшествующих настоящему заболеванию. Ретроградную амнезию делят на локальную, при которой выпадают из памяти лишь некоторые события, и системную, при которой выпадают все события полностью.

<sup>2</sup> *Фиксационная амнезия* — неспособность хранить и воспроизводить новую информацию.

<sup>3</sup> *Конфабуляции* — расстройства памяти, при которых события, действительно имевшие место, амнезируются, и пробелы памяти восполняются вымыслами или смещением воспоминаний прошлого в настоящее время. В зависимости от содержания конфабуляции могут быть обьеденными и фантастическими.

гольных интоксикациях, вызывающих грубейшие нарушения памяти, процессы дегенерации обоих мамиллярных тел (область заднего гипоталамуса). Позднее врачи дали описание нарушений памяти при поражении ядер среднего мозга и таламуса.

Существенным оказался тот факт, что алкогольное (или иное) отравление вовсе не является единственной этиологией массивных поражений памяти и что подобные нарушения могут быть вызваны опухолью, хирургическим вмешательством и даже экспериментальным путем. Например, американский нейрохирург *П. Милнер* (1966) вводил в сонную артерию больного с односторонним поражением гиппокампа амитал натрия, выключающий на короткий срок гиппокамп в обоих полушариях, и при этом наблюдал кратковременные, но грубые нарушения общей памяти<sup>1</sup>. Все это дает основание предполагать, что основным неврологическим условием сохранения общей (модально-неспецифической) памяти являются указанные мозговые структуры, объединяемые в настоящее время в «*круг Пайпетца*». Напомним, что в состав круга Пайпетца входят гиппокамп, мамиллярные тела, ядра зрительного бугра, отделы лимбической и орбитофронтальной коры — все эти структуры связаны между собой тесными двусторонними связями (см. также гл. 8). Сейчас не вызывает сомнений, что сохранность этой системы необходима для того, чтобы следы памяти не только запечатлевались, но и могли организованно воспроизводиться. Значение гиппокампа и связанных с ним образований для общей памяти стало понятнее в свете исследований, показавших, что нейроны этой структуры реагируют не на модально-специфические сигналы (зрительные, слуховые и т. д.), а на каждое изменение воздействия. Таким образом, гиппокамп является аппаратом, сохраняющим следы прошлых раздражителей и сличающим их со следами новых событий, т. е. выступает как своеобразный компаратор (О. С. Виноградова, 1975).

Описанные выше поражения мозга вызывают общие модально-неспецифические нарушения памяти, проявляющиеся в невозможности удерживать и воспроизводить следы текущих событий, в какой бы части интеллектуальной сферы больного они ни проявлялись. Описаны и другие формы нарушений памяти, которые ограничиваются дефектами, относящимися к определенным сферам опыта (зрительной, слуховой и т. д.). Известно, например, что поражения в области *конвексиальных* отделов мозговой коры могут вызвать распад гнозиса или праксиса, речи и интеллектуальных операций, нарушить выполнение сложных программ действий. Эти нарушения издавна служили опорными для топической диагностики локальных мозговых поражений, но они не сопровождались

<sup>1</sup> Поскольку нейрохирургические операции проводят без общего наркоза, память больного можно проверить специальными психологическими тестами.

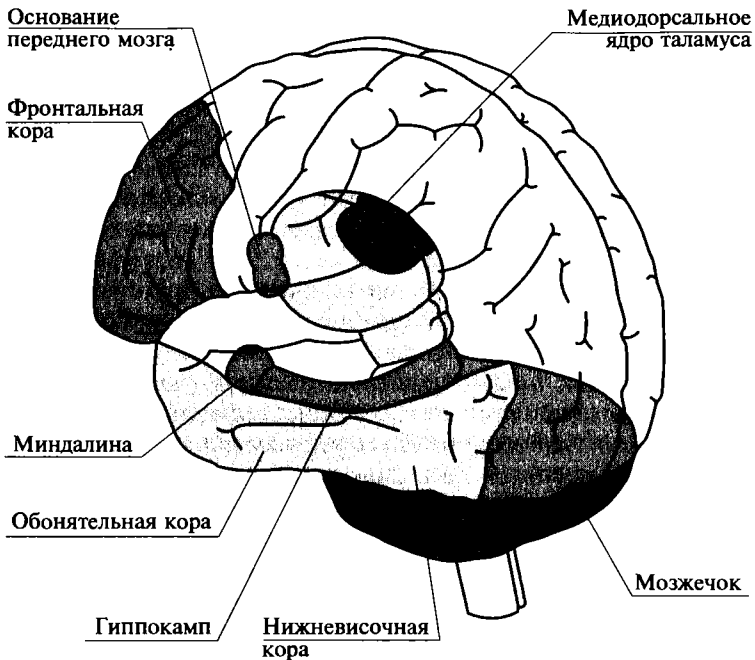


Рис. 12.1. Структуры мозга, участвующие в процессах памяти

ни общим снижением бодрствования, ни сколько-нибудь заметными нарушениями общей (модально-неспецифической) памяти.

Современные исследования на животных и клинические наблюдения за больными показали, что в процессы памяти вовлечен ряд мозговых структур (рис. 12.1).

## ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ МЕХАНИЗМОВ ПАМЯТИ

В современной науке разработаны многообразные подходы к исследованию памяти человека. Если оставаться в рамках павловского подхода, то «запомнить» — означает образовать ассоциацию (временную связь) между условным сигналом и условным ответом. Чем прочнее эта связь, тем легче происходит вспоминание. В этом случае можно говорить об образовании прочного следа памяти. Например, большинство из нас помнит, что надо останавливать машину на красный свет. Эту ситуацию можно расписать так: красный свет — условный сигнал, нажатие на тормоз — условная реакция.

Многие реакции человека могут иметь очень слабое внешнее проявление, так что визуально их почти нельзя заметить. Такие

скрытые реакции могут служить стимулами для других реакций. В результате возникают цепи стимулов и реакций, которые, как уже говорилось, недоступны наблюдению. Если это так, то подобные рассуждения можно распространить и на сложные психические процессы.

Этот же подход применял еще И. М. Сеченов. Вместе с тем «условно-рефлекторный» подход в своей прямолинейной форме оказался малопродуктивным при исследовании психофизиологических характеристик памяти человека.

Значительно более продуктивным оказался другой подход, который рассматривал память как кибернетическую систему. В связи с этим стал развиваться *когнитивный* (лат. *cognitio* — знание) подход к исследованию памяти человека. Таким образом, подчеркивалось, что речь идет о психических процессах, а не просто о стимулах и реакциях. В когнитивной теории памяти центральное место занимают такие представления, как *приобретение и обработка (или переработка) знаний, или информации*. Были сформулированы представления *о поэтапной обработке информации* и ограниченной емкости соответствующих каналов и блоков памяти. Сторонники когнитивного подхода к исследованию памяти рассматривают восприятие и вспоминание как творческие акты, при помощи которых человек активно создает мысленные образы окружающего мира.

Когда говорят о поэтапной обработке информации, то имеют в виду, что этот процесс можно разбить на ряд этапов. Другими словами, промежуток между стимулом и реакцией можно разбить на ряд более коротких интервалов. Если возвратиться к нашему примеру с красным светофором, то весь этот интервал можно разбить на 3 этапа: 1) распознается некоторое зрительное ощущение как красный светофор; 2) поступившая информация сличается с тем, что хранится в памяти; 3) нажимается тормоз. Очевидно, что количество таких этапов может быть увеличено. Например, можно добавить пару зазевавшихся пешеходов и тогда придется добавить этап на опознание их водителем. Приведенный пример иллюстрирует также то, что выделение этапов не может быть произвольным. Каждый этап процесса (иногда его называют *уровнем обработки*) обычно соответствует тому или иному представлению информации, которую несет данный стимул. При переходе от одного этапа к другому соответственно изменяется и представление информации на каждом из уровней.

Пример с красным светофором можно рассматривать и с точки зрения информационной емкости системы. Для каждого из этапов можно установить пределы способности человека к переработке информации. Например, как говорилось выше, можно добавить пару зазевавшихся пешеходов и регулировщика. В результате может возникнуть перегрузка зрительного анализатора, и водитель может

не заметить одного пешехода или даже красный свет светофора. Наконец, водитель может направить все свое внимание на регуляторщика и вообще больше ничего не заметить.

Из всего изложенного следует, что, занимаясь изучением памяти, мы неизбежно вторгаемся в области, которые обычно отделяют от изучения памяти. К ним относятся *научение*, которое можно рассматривать как механизм пополнения памяти, и *восприятие* — первый этап в непрерывном процессе обработки информации.

Введем три термина, заимствованных из кибернетики и применяемых при рассмотрении памяти человека: *кодирование*, *хранение* и *извлечение*. *Кодирование* — означает способ введения информации в систему. Процесс сопровождается преобразованием информации о стимуле в соответствующий «нервный код». Способ кодирования сохраняемой информации иногда называют *кодом памяти*. *Хранение* соответствует обычному значению этого слова. Однако надо иметь в виду, что при хранении информация может искажаться или утрачиваться. Под *извлечением* понимают процесс извлечения хранящейся в памяти информации.

## АССОЦИАТИВНАЯ ТЕОРИЯ ПАМЯТИ Г.ЭББИНГАУЗА

Пионером в исследовании памяти человека был немецкий ученый Герман Эббингауз (Ebbinghaus, 1885), который первым стал заниматься изучением процессов *запоминания* и *забывания*. Эббингауз ставил эксперименты на себе. Основная идея метода заключалась в заучивании бессмысленных списков слов или слогов. Цель, которую ставил перед собой ученый, — изучить образование и сохранение в памяти новых ассоциаций, не связанных с уже существующими (или не зависящими от них). Поэтому он пользовался бессмысленными слогами, считая их свободными от каких-либо смысловых ассоциаций. Эббингауз заучивал списки таких слогов до тех пор, пока не воспроизводил их безошибочно. Спустя некоторое время он делал проверку. Количественной мерой забывания служило число дополнительных повторов, необходимых для восстановления правильного воспроизведения списков. Это позволяло судить, какая часть заученного материала сохранялась в памяти.

Одно из важных открытий Эббингауза состояло в том, что если список не очень велик (из 7 или меньше слогов), то его удастся запомнить с одного прочтения. Если список слогов увеличить сверх 7, то время для заучивания резко возрастает. Поэтому 7 элементов, которые можно запомнить сразу, называют *объемом кратковременной памяти*.

Другое открытие Эббингауза состояло в том, что *количество сохраняющегося материала зависит от промежутка времени с мо-*



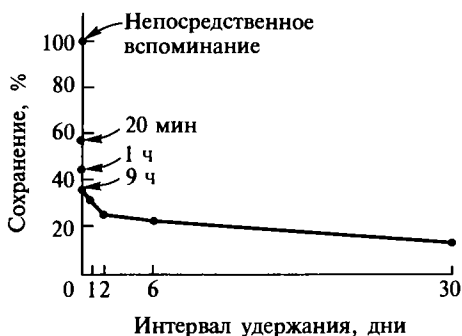


Рис. 12.2. «Кривая забывания»

Эббингауза.

По оси ординат — число удержанных в памяти бессмысленных слогов из предварительно выученного списка, по оси абсцисс — интервал удержания, т.е. время между первоначальным заучиванием и контрольным воспроизведением

мента заучивания до проверки. Оказалось, что с увеличением этого времени количество забытого материала увеличивается. График на рис. 12.2 показывает, что вначале забывание происходит очень быстро, а затем его скорость убывает медленнее и становится постоянной.

В таких простых экспериментах можно было изучить влияние некоторых факторов, влияющих на характеристики памяти. Например, при меньших скоростях предъявления слогов заучивание происходит быстрее. Легкость запоминания данного элемента зависит от места, которое он занимает в ряду. Число ошибок при воспроизведении средних элементов ряда больше, чем первых или последних (рис. 12.3). Этот феномен называют *позиционным эффектом*, и он имеет место при рядах любой длины, превышающей объем кратковременной памяти.

В последующих исследованиях возникло много вариантов тестов, которые впервые предложил Эббингауз как *метод «запоминания рядов»*. Например, при изучении памяти часто используют *метод парных ассоциаций*. В этом случае каждый элемент списка представляет собой комплекс, состоящий из двух частей: например, КНИГА—7 и т. п. После запоминания таких пар испытуемый должен называть при предъявлении 1-го элемента 2-й элемент пары.

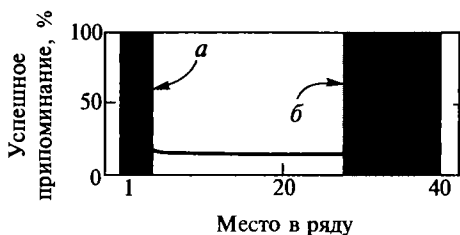


Рис. 12.3. Зависимость частоты вспоминания от места элемента в списке из 40 слов при свободном припоминании.

Затененные участки соответствуют областям проявления эффекта начала (а) и эффекта конца (б)

Одно из предполагаемых достоинств метода парных ассоциаций состоит в том, что один элемент можно рассматривать одновременно и как стимул (1-я часть), и как реакцию (2-я часть). По мнению некоторых теоретиков, метод «запоминания рядов» дает возможность непосредственно изучать ассоциации между стимулом и реакцией. На самом деле, здесь не все так просто. Испытуемые часто изменяют элементы для облегчения запоминания каким-то свойственным им способом, например элемент КОШКА—М на КОШКА—МЫШКА. В данном случае запоминается совсем не то, что содержится в первоначальной ассоциации КОШКА—М.

Еще один метод — *свободное припоминание*: испытуемый может воспроизводить элементы в любой последовательности. При свободном припоминании наблюдается *позиционный эффект* (см. рис. 12.3). К этому феномену мы вернемся позже.

Следующий метод — *тест на узнавание*. Он отличается от других формой проверки: испытуемому предъявляют слова и просят сказать, узнает ли он их как элементы первоначального ряда. Другими словами, испытуемый не вспоминает весь ряд, а только узнает его. Испытуемый на предъявление каждого следующего элемента должен отвечать «да» или «нет». Другой формой теста на узнавание служит метод *вынужденного выбора*. Испытуемому предъявляют не один, а одновременно два или несколько элементов. Один из них входит в первоначальный список, а остальные нет. Испытуемый должен определить, какой элемент был в первоначальном списке. Можно одновременно предъявлять два элемента — это будет двухальтернативный выбор, три элемента — трехальтернативный выбор и т. д. Этот тест является одним из вариантов множественного выбора. Иногда все слова предъявляют напечатанными на бумаге, и испытуемый подчеркивает узнаваемые слова. Например, испытуемому, которому ранее предъявляли элемент ДАК—7, можно предъявить при проверке ряд элементов с предложением выбрать один: ДАК—? (5, 8, 7, 1).

Кроме перечисленных, существует множество тестов, которые применяют при исследовании памяти человека. Для более подробного ознакомления с ними можно обратиться к соответствующим руководствам.

## **ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ ЧЕЛОВЕКА**

Уже отмечалось, что у памяти человека, которую нужно рассматривать как *систему, перерабатывающую информацию*, есть две важные черты:

- 1) возможность разбить переработку информации на ряд этапов;
- 2) ограниченность емкости каждого из этапов обработки.

Одна из возможных моделей системы, перерабатывающей информацию у человека, показана на рис. 12.4. Согласно этой модели, после предъявления стимула известное количество информации о нем вводится в систему. Место, где происходит регистрация информации, обозначают термином «сенсорный регистр». Каждая сенсорная система имеет свой такой регистр. Информация может некоторое время оставаться в сенсорном регистре в виде *следа (отпечатка)*, но чем дольше она остается, тем слабее становится след, пока не исчезает совсем. Этот процесс называют *угашением*. Время угашения определяется *емкостью системы*.

Пока информация находится в сенсорном регистре, происходит ряд важных процессов. Один из них — *распознавание образов*. Образ считается распознанным, если удастся тем или иным способом установить соответствие его сенсорных признаков каким-либо определенным понятиям, хранящимся в долговременной памяти. Вместе с тем мы можем распознавать образы, не умея их называть. С распознаванием образов тесно связан процесс *внимания*.

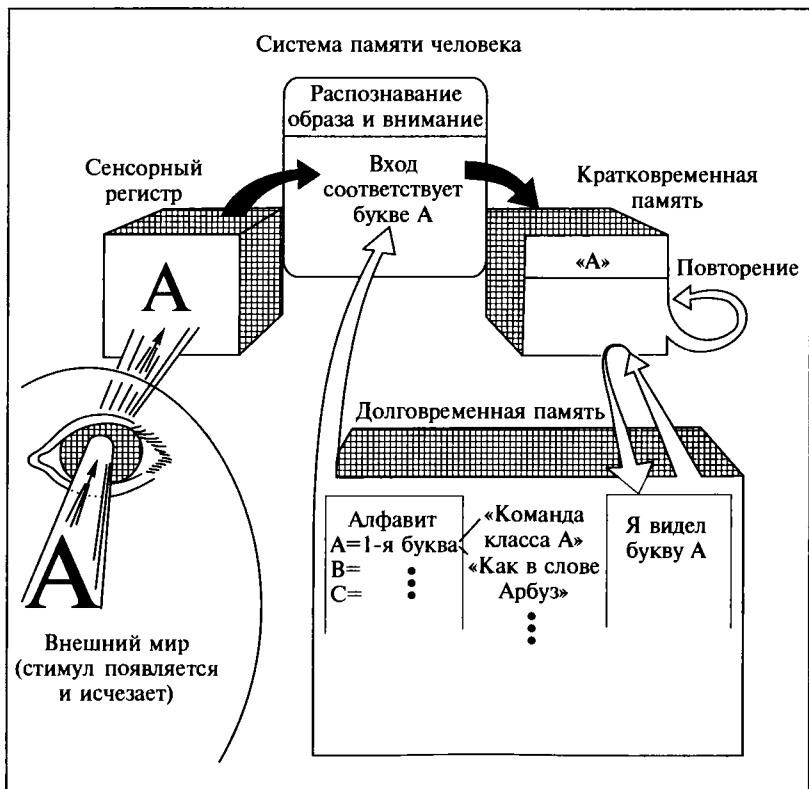


Рис. 12.4. Модель переработки информации мозгом

В психологии познавательных процессов термин «внимание» может иметь несколько значений. Например, ожидание, когда вы прислушиваетесь, чтобы услышать телефонный звонок. Другое значение — емкость информационного канала. Под *избирательным вниманием* будем понимать процесс, подобный тому, который имеет место, когда вы сосредоточены на лекции, чтобы не упустить чего-либо важного.

Информация, поступившая в систему, после того как она была распознана и стала объектом внимания (т. е. субъект настроен на нее), хранится в течение некоторого времени в *кратковременной памяти* (КП), но в отличие от сенсорного регистра она находится не в первоначальном (т. е. сенсорном) виде, а в *распознанном* виде. Например, буква «А» представлена в КП уже не в виде какого-то нераспознанного зрительного стимула, а именно как буква А. Другое различие между КП и сенсорным регистром состоит в *длительности хранения* информации.

Рассмотрим подробно основные понятия, используемые при описании памяти человека: *сенсорные регистры, кратковременная память и долговременная память (ДП)*. Введем также несколько понятий из теории процессов управления: *внимание к стимулу, распознавание стимула и повторение информации*. Каждое из введенных понятий разберем подробнее и, главное, приведем некоторые из экспериментальных подтверждений необходимости введения этих понятий.

## Сенсорные регистры

Представленная ранее модель памяти включает сенсорные регистры, в которых удерживается поступающая извне информация в своей исходной форме. Предполагают, что такие регистры существуют в каждой сенсорной системе. Опишем два наиболее важных для человека сенсорных регистра — *зрительный и слуховой*.

**Зрительный регистр.** Опишем один из экспериментов, который обосновывает введение понятия «зрительный регистр». Испытуемому предъявляли на дисплее на короткое время изображение таблицы букв, а затем просили вспомнить отдельные буквы. Полученные результаты показали, что эффективность воспроизведения зависит от числа предъявленных букв. Воспроизведение начинает ухудшаться, если испытуемому предъявляют 5 и более букв. Испытуемый воспроизводит в среднем 4—5 букв, независимо от того, сколько букв ему предъявляли. Этот верхний предел, в данном случае 4—5 букв, при котором точность припоминания становится ниже 100 %, называется *объемом памяти сенсорного регистра*. На основании такого эксперимента мы можем сказать, что объем непосредственной памяти для букв равен примерно 5 (эта оговорка

существенна, так как объем памяти зависит от характера материала (например, подлежащего запоминанию). В вышеописанном эксперименте, при котором испытуемому предъявляли таблицу букв, а затем просили назвать все буквы, которые он запомнил, получил название *метода полного отчета*.

В другом варианте эксперимента испытуемому предъявляют на короткое время по три буквы, расположенные в три ряда. Всего 9 букв. Сразу после экспозиции на темном экране появляется белое поле с черной полоской над тем местом, где находилась одна из букв, и именно эту букву испытуемый должен воспроизвести. Это метод *частичного отчета*. График на рис. 12.5 показывает, что в таких условиях воспроизведение близко к 100 %, т. е., по-видимому, в памяти испытуемого еще находятся все 9 букв. Точность воспроизведения можно вычислить следующим образом: надо умножить процент правильных ответов на число предъявленных букв. Эксперимент показал, что точность воспроизведения таблицы из 12 букв (3 ряда по 4 буквы в каждом) составляет около 76 %. Другими словами, в момент отчета испытуемого 9 из предъявленных 12 букв содержались в памяти, что почти идеально совпадает с результатами, полученными в опытах с 9 буквами. Этот результат показывает, что сразу после предъявления материала память содержит больше элементов, чем может воспроизвести испытуемый. Отсюда возникает несколько вопросов. В чем причина несоответствия между частичным и полным отчетами? Почему получается так, что объем памяти будто бы составляет 5 элементов, а при другом способе тестирования выясняется, что в памяти сохранилось 9 элементов?

Прежде чем попытаться ответить на эти вопросы, рассмотрим модификацию описанного эксперимента. Как уже говорилось выше,

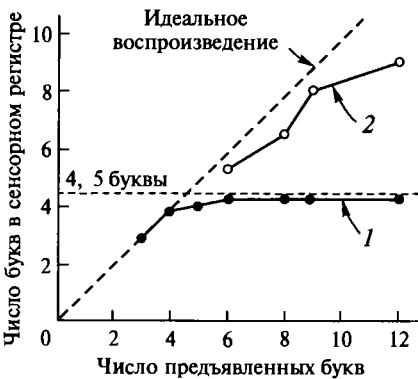


Рис. 12.5. Воспроизведение букв в эксперименте при полном (1) и частичном (2) отчетах

если сигнал подавать без задержки, то в памяти находится 9 букв. Однако при увеличении времени подачи сигнала на отчет эффективность воспроизведения уменьшается и при задержке уже порядка 1 с эффективность воспроизведения соответствует полному отчету, т. е. 5 буквам. Таким образом, согласно полученным данным, в памяти сразу после зрительного восприятия содержится больше информации, чем спустя 1 с, т. е. первоначальный *иконический* след постепенно угасает и с течением времени в памяти оста-

ется все меньше информации. Все это говорит в пользу того, что существует некоторая форма *непосредственной зрительной памяти*, следы в которой отличаются высокой точностью, но быстро (примерно за 1 с) угасают. Непосредственную память в составе сенсорной системы называют *сенсорным регистром*. Для зрительной системы эту память называют *иконической*.

Поскольку иконическая память довольно примитивна (стимулы в ней представлены в своей исходной форме), то большое влияние на нее оказывают условия предъявления стимулов (освещение, предшествующая и последующая стимуляции, длительность предъявления и пр.). Например, в случае темного поля иконический образ сохраняется дольше, чем в случае светлого поля. В сущности, светлое поле — это тоже стимул, воспринимаемый зрительной системой. Например, если испытуемому предлагалось воспроизвести букву на месте появления светлого кружка или полоски, то, когда метка (кружок или полоска) появлялась без задержки либо со значительной задержкой (порядка 0,5 с), воспроизведение было одинаково успешным. Однако при промежуточных значениях времени отставления эффективность воспроизведения в опытах с кружком была значительно меньше, чем в опытах с полоской (рис. 12.6). Эти данные были истолкованы следующим образом. Когда кружок тотчас следует за буквой, он накладывается на нее. Испытуемый «видит», что одна буква помещена в кружок, и называет эту букву. То же происходит в опытах. При промежуточных временных интервалах все обстоит иначе. Кружок «стирает» образ уже потускневшей буквы, которую он должен был бы выделить, и замещает ее. В результате испытуемый видит только кружок. Это явление называется *обратной маскировкой*: кружок маскирует (стирает) предшествующую ему букву, а полоска, которая смещена относительно буквы, не вызывает этого явления.

С эффектом *стирания* связан эффект светлого и темного поля. Светлое поле представляет собой зрительный стимул, поэто-

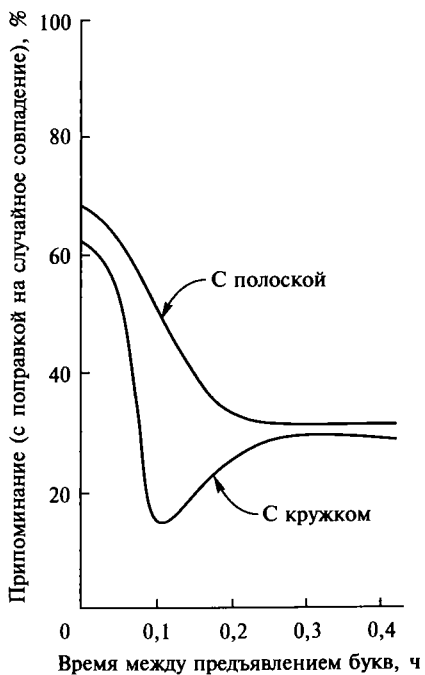


Рис. 12.6. Сравнительная эффективность частичных отсчетов при использовании кружка и полоски в качестве сигнала

му он стирает ранее возникший зрительный образ. Эффект стирания, таким образом, позволяет постоянно очищать зрительный регистр и не допускать наслаения зрительных образов друг на друга. Эта особенность зрения с успехом используется в кино и телевидении.

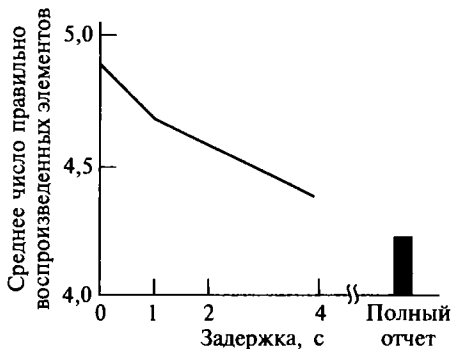
**Слуховой регистр.** Временные характеристики слухового регистра существенно отличаются от зрительного. В зрительном регистре след существует не более 1 с, тогда как в слуховом — десятки секунд, а по некоторым данным, даже несколько минут. Свойство слухового сенсорного регистра удерживать след некоторое время позволяет его опознать. Слуховой регистр получил название *экоической памяти*. Для иллюстрации можно привести пример того, что в экоической памяти должен продолжительно удерживаться след, и это важно для понимания устной речи. Например, произносится фраза: «Нет, это не дом, а ком!». Совершенно очевидно, что фразу нельзя понять, если не удерживать в памяти достаточно долго «д» из слова «дом», чтобы сравнить ее с буквой «к» в слове «ком». Этому и служит слуховой регистр.

Для демонстрации *экоического* следа можно использовать схему эксперимента, примененную в случае с иконическим следом. Испытуемому предъявляют звук через четыре динамика (канала). Важно, что испытуемый воспринимает не просто сумбур, он в состоянии воспринимать сообщения, поступающие из разных динамиков. Каждое сообщение состоит из 1—4 букв алфавита. Испытуемого просят вспомнить эти буквы, после того как он их услышал. Сигналом к началу воспроизведения служит вспыхивание лампочки над соответствующим динамиком и по ней испытуемый ориентируется, по какому из каналов надо дать частичный отчет. Было установлено, что при частичном отчете процент припоминания выше, чем при полном, независимо от числа используемых каналов и числа букв, передаваемых по одному каналу. Этот результат полностью совпадает с вышеописанными свойствами иконического регистра. Отсюда был сделан вывод, что сразу после предъявления (меньше 1 с) память содержала о них больше информации, чем в последующий период. Можно предположить, что эта информация представлена в виде экоического (слухового) образа.

Как долго сохраняется след звукового стимула? По данным разных экспериментов, это время сильно варьирует. Например, в одном эксперименте испытуемому давали прослушивать списки из трех элементов (букв или цифр) по трем каналам. Световой сигнал, по которому испытуемый вспоминал, подавали спустя 0, 1, 2 и 4 с после окончания сообщения (рис. 12.7). Оказалось, что при больших задержках (до 2 с) точность воспроизведения в варианте с частичным отчетом намного выше, чем при полном отчете, но при задержке сигнала до 4 с эффективность при частичном отчете

Рис. 12.7. Число элементов, воспроизводимых в эксперименте с частичным отчетом после предъявления слуховых стимулов в зависимости от длительности задержки сигнала к воспроизведению.

Показана также эффективность воспроизведения при полном отчете



снижалась. Время удержания следа в слуховом регистре при разных формах предъявления варьирует от 1 с до 15 мин. Считают, что такая большая длительность удержания слухового образа связана с тем, что испытуемый на самом деле уже произвел частичную идентификацию и помнит теперь не просто звук, но и его словесное (вербальное) описание, и может легко удерживать это описание в памяти на протяжении 15 мин.

Таким образом, на сенсорном уровне следы звуков обычно сохраняются дольше, чем зрительные следы. Здесь, по-видимому, имеет место *эффект модальности*. Его можно видеть на кривых зависимости частоты свободного припоминания от места в ряду: при слуховом предъявлении процент припоминания для слов, стоящих в конце списка, выше, чем при зрительном предъявлении, тогда как на начальном участке кривой такого различия нет. Таким образом, слух обладает определенным преимуществом по сравнению со зрением. Например, в момент начала припоминания списка, предъявленного в вербальной форме, в эхоической памяти находится больше элементов, что создает преимущества для их припоминания. Скорость предъявления не оказывает существенного влияния на удержание иконического образа. Это может быть обусловлено двумя причинами — быстрым стиранием иконических следов, а также тем, что при высоких скоростях предъявления зрительных стимулов последующие стимулы ряда могут стирать те, которые им предшествовали.

Приведенные рассуждения показывают, что в эхоической памяти может одновременно сохраняться несколько слов из списка, предъявленного в эксперименте со свободным припоминанием, т. е. последующие слова не стирают предыдущих. Стирается ли вообще эхоический образ? Ответ зависит от того, что мы понимаем под «стиранием». Если, как и для иконической памяти, имеется в виду замена одного элемента другим, то вряд ли последующий звук элиминирует предшествующий слуховой образ. Наша способность понимать речь, собственно, и означает, что новые звуки не



стирают слуховые образы, возникающие от предшествующих звуков.

В экоиической памяти есть процесс, подобный стиранию: новые звуки могут маскировать или уменьшать длительность хранения предшествующих звуков. Это явление называют *интерференцией*. Оно сходно с эффектом светлого поля: интерференция уменьшает время сохранения следов, но не уничтожает их. Процесс интерференции можно проиллюстрировать «*эффектом приставки*»: если в конце ряда произнести слово «нуль» (приставку), то припоминание будет гораздо менее эффективным, хотя испытуемого предупреждают о «приставке». Считают, что «эффект приставки» состоит в разрушении информации, которая уже находилась в экоиической памяти. В самом деле, при наличии приставки частота верного воспроизведения снижается до уровня, соответствующего вспоминанию при зрительном предъявлении ряда. Это говорит о том, что утрачивается информация, содержащаяся в экоиической памяти, т. е. та, которая создает эффект модальности. «Эффект приставки» проявляется сильнее (т. е. интерференция более сильная), если список и приставка произнесены одним голосом. Если же список произносится, например, мужским голосом, а приставка — женским, или приставку произносят громче, чем список, и т. д., то интерференция уменьшается.

Оказалось, что эффект приставки проявляется и в зрительном регистре. В отличие от слуховых приставок эффекты зрительных приставок трудно объяснить свойствами сенсорной памяти. Было высказано предположение, что все эффекты приставок обусловлены процессами, следующими за сенсорной регистрацией, благодаря которым входные сигналы организуются в группы. Нуль также включается в группу, и это включение затрудняет вспоминание элементов ряда.

## Распознавание образов

Сенсорные регистры называют также *прекатегориальным хранилищем*. Термин «прекатегориальный» означает, что информация в этом хранилище содержится в нераспознанной сенсорной форме. После распознавания сенсорные следы быстро угасают. Одна из основных задач при исследовании сенсорных регистров — отделение эффектов, связанных собственно с регистрами, от возможных влияний распознанной информации.

Человек обладает не только образной памятью — он способен описывать словами то, что видит. Эта чисто человеческая способность — использовать для хранения информации язык — дает возможность кодировать запоминаемый материал несколькими различными способами. Изучение таких кодов становится важной

проблемой теоретического изучения памяти человека. К ней мы вернемся ниже.

Процесс *распознавания образов* имеет фундаментальное значение в процессах памяти человека, поскольку является частью взаимодействия между реальным миром и сознанием субъекта. Для этого информация, находящаяся в сенсорном регистре, должна быть сопоставлена с информацией, хранящейся в долговременной памяти. Например, нам предъявляют «А», т. е. фигуру, состоящую из линий «/», «\» и «—», и мы называем этот стимул: «Это буква А». Распознавание образа не всегда означает словесную формулировку. Все, что поступает в мозг от сенсорных регистров, соотносится со всем тем, что данному субъекту известно об окружающем мире. При изучении этой проблемы мы сталкиваемся с проблемой *информационного кода* памяти. Под «кодом памяти» понимают способ представления информации в памяти.

Из схемы на рис. 12.8 видно, что процесс распознавания образов многоэтапный. Прежде всего стимул поступает в сенсорный регистр. Информация сохраняется здесь недолго, поэтому процесс распознавания должен завершиться быстро. Собственно данный процесс заключается в сопоставлении входного стимула с информацией, находящейся в долговременной памяти, а это означает, что информация о стимулах должна быть там представлена в такой форме, чтобы этот стимул можно было с ней сравнивать, т. е. распознавать его. После того как образ стимула распознан, из долговременной памяти может быть извлечена дополнительная информация о нем. Например, распознав букву «А», мы можем припомнить о ней и что-то еще: это буква русского алфавита, с этой буквы начинается слово «арбуз» и т. д.

Таким образом, распознавание образов происходит в три этапа: *сенсорная регистрация; процесс сравнения с эталоном и «опознание» (принятие решения)*, т. е. признание на основании кода памяти того, что предъявлен определенный стимул.

Существует несколько гипотез *кодов памяти*. Приведем некоторые из них.

**Гипотеза «эталонов»** состоит в том, что хранящиеся в долговременной памяти коды представляют собой своеобразные эталоны каждого стимула. Распознавание происходит в тот момент, когда выбран подходящий эталон. Очевидно, что гипотеза эталона наивна. Ее главный недостаток — необходимость применять бесконечное число эталонов, например отдельный для каждого варианта написания буквы «А». Другими словами, таких эталонов должно быть больше, чем может вместить долговременная память. Улучшить гипотезу «эталон» можно, предположив, что каждый стимул подвергается процессу «нормализации» (или очистке от всего второстепенного). Возникает возражение: чтобы «нормализовать», надо знать, к чему стремиться, к какому эталону например, при распознава-

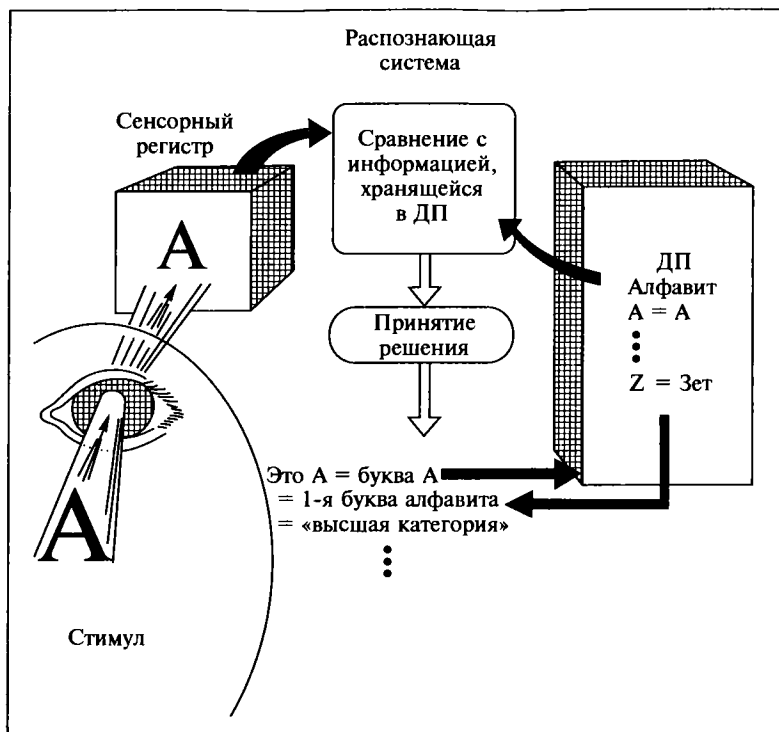


Рис. 12.8. Основные компоненты системы распознавания образов: сенсорный регистр; сравнивающее устройство, сопоставляющее сенсорную информацию с известными образами; долговременная память, в которой хранятся известные образы; устройство для принятия решения, выбирающее наиболее подходящий образ

нии «R» и «A» до нормализации нужно решить, какая это буква. Иначе говоря, здесь должна быть задействована система опознавания, и только после нее должна вступить в действие система нормализации. Для преодоления вышеописанных трудностей была предложена гипотеза «прототипов». Согласно этой гипотезе, в долговременной памяти хранятся обобщенные, идеализированные образцы (прототипы, если хотите, платоновы «идеи») известного множества стимулов. Теоретически любой стимул можно закодировать в виде прототипа в сочетании с перечнем вариаций, после чего все поступающие стимулы можно сопоставить с прототипами.

Таким образом, гипотеза «эталонов» заменяется гипотезой «прототипов». В общем, идея сводится к тому, что из простых элементов, взятых в различных сочетаниях, можно создать все образы, входящие в некоторое более мощное множество (например, множество печатных букв). Это предполагает, что зрительное воспри-

ание должно основываться на анализе признаков. Одна из проблем сводится к пониманию механизма распознавания отдельных признаков, например линий, образующих данный угол. Другой пример — устная речь с бесчисленным множеством выговоров, тембров голоса и т. п. Фонему можно определить как звук, который, изменяясь как отдельный элемент, может изменять смысл слова. Например, звуки, соответствующие буквам «л», «в» и «б» в словах «лес», «вес», «бес», представляют собой разные фонемы, потому что каждый из этих звуков изменяет смысл произносимого слова. Каждая фонема имеет множество акустических вариантов. Мы можем считать фонему единицей речи, абстракцией, объединяющей множество сходных звуков, и в этом смысле она аналогична рукописной букве. Приведенные соображения иллюстрируют трудности, возникающие при попытке определить тип кодирования в долговременной памяти.

Физиологическим обоснованием гипотезы прототипов могут служить детекторы, описанные в зрительной системе низших позвоночных, и аналогичные, но значительно более сложные образования — гностические нейроны у млекопитающих (подробнее см. в гл. 5 и 14). Например, в пользу этой гипотезы может говорить то, что маленькие дети и взрослые при кратковременном предъявлении путают буквы «Q» и «D», европейцы путают азиатские или негритянские лица, но после некоторого опыта (обучения) способность узнавать заметно улучшается. Возможно, что многие типы гностических нейронов формируются в особо чувствительные периоды развития головного мозга. Именно этот процесс можно обозначить в физиологии зрения как *формирование предметного зрения*, а в физиологии слуха — как *формирование речи*.

**Как происходит сравнение с эталоном?** Эталоны выбираются из набора в долговременной памяти последовательно или имеет место параллельное сравнение. Испытуемому предъявляют список букв, и после нахождения заданной буквы он должен нажать на кнопку. Время, которое испытуемый затрачивает на решение задачи, называется *временем реакции*. Разумно предположить, что если время реакции не зависит от длины списка, то поиск идет параллельно. При последовательном переборе элементов время реакции пропорционально длине списка. График на рис. 12.12 (см. с. 310) однозначно подтверждает первую гипотезу — идет последовательный перебор (сканирование) элементов списка.

При опознавании букв большое значение имеет контекст. При зрительном восприятии букву легче опознать (идентифицировать), если она входит в состав слова. Таким образом, слово создает контекст, и он направляет процесс анализа признаков. Сходное явление наблюдают при слуховом восприятии, когда слово воспринимается на фоне шума. Если слово входит в осмысленную фразу, оно воспринимается легче.

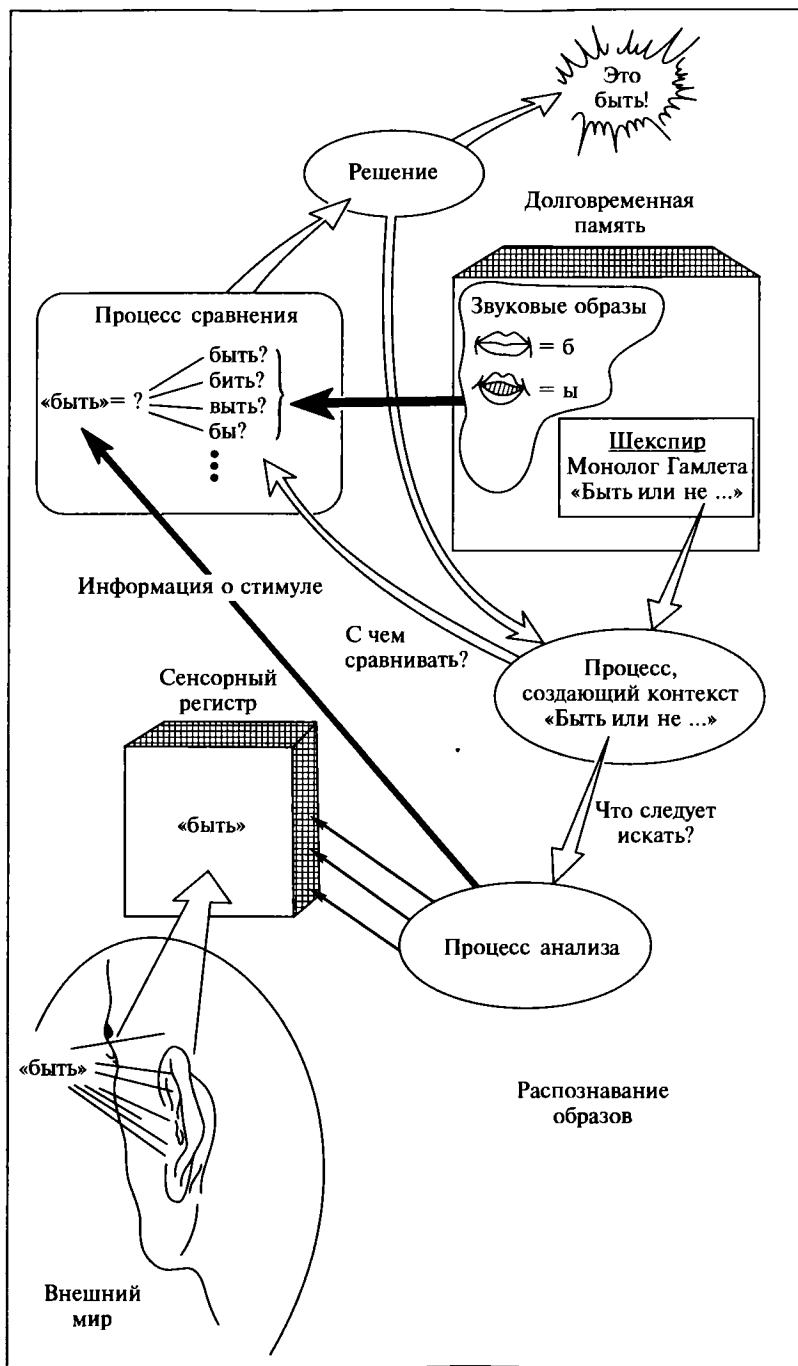


Рис. 12.9. Общая модель распознавания образов

Процесс распознавания взаимодействует с *процессом внимания*. Разберем пример избирательного внимания в экспериментах с дихотическим прослушиванием (т. е. обоими ушами) и слежением за смыслом фразы в целом. Например, фразу «пять мышей едят сыр» можно разбить: слово «пять» подать на левое ухо, слово «мышей» — на правое, слово «едят» — на правое и «сыр» — на левое. Как показывает опыт, испытуемый в этом случае слышит осмысленную фразу. Другими словами, процесс внимания следит за осмысленными последовательностями слов. При дихотическом прослушивании испытуемые следят за смыслом произносимых слов, вне зависимости от того, на какое ухо подаются отдельные слова. Например, испытуемый может продолжать следить за сообщением, когда оно «перескакивает» с одного уха на другое, хотя по инструкции он должен непрерывно следить за информацией, поступающей на правое ухо (см. гл. 14).

Таким образом, феномен внимания нельзя объяснить только физическими особенностями стимула. На основании выше рассмотренного можно составить следующую модель распознавания (рис. 12.9). Входная информация о стимуле (это может быть набор фонем, букв и т. п.) поступает в сенсорный регистр. Здесь она подвергается предварительному анализу. Информация может быть приведена к стандартизированному виду. На этот процесс влияет контекст. Затем поступившая информация сравнивается с набором образцов, которые хранятся в долговременной памяти. Сегодня наука не может указать, являются ли эти образцы эталонами, прототипами, создаваемыми с помощью ряда правил, или как-то еще. По-видимому, далее происходит параллельное сравнение. Принятое решение поступает по обратной связи в механизм, реализующий учет контекста, с тем чтобы улучшить дальнейшее распознавание.

## **Кратковременная память: хранение и переработка информации**

Уже в исследованиях Г. Эббингауза выявилось, что если испытуемый запоминает список, например из 40 слов, последние слова воспроизводятся примерно на 50 % лучше по сравнению со словами из середины списка (см. рис. 12.3). Эффект исчезает, если испытуемому предложить решать простые арифметические задачи (считать с убыванием на 2, 3 и т. д.). Это можно было интерпретировать так, что процесс запоминания состоит из двух стадий — *кратковременной* и *долговременной*. Многочисленные эксперименты на животных, а также клинические наблюдения (см. выше) также указывали на существование двух процессов — *запоминания текущих событий* и *долговременного хранения следов памяти*.

Опишем пример исследования кратковременной памяти на крысах. В течение полуминуты животное обучилось прятаться в небольшое углубление (норку) на ярко освещенной площадке (так называемое «открытое поле» размером  $1 \times 1$  м). Очень важно, что была выбрана задача, которая полностью соответствовала жизни крысы в природных условиях. Обучение состояло в том, что крысу опускали в центр открытого поля и измеряли время (латентный период), за которое она находила убежище. С того момента, когда в очередном опыте латентный период реакции перестал уменьшаться, считалось, что крыса выучилась. Затем в разные сроки после приобретения этого навыка на ушки крысы прикрепляли клипсы, соединенные проводами с генератором, и пропускали через них удар тока, который вызывал у крысы кратковременный судорожный приступ. Если судороги вызывали в интервале до получаса после обучения, то у крысы при тестировании в открытом поле навык утрачивался. Однако если первую судорогу вызывали спустя час после обучения, то крыса в открытом поле вела себя, как обученное животное. Другими словами, произошла консолидация следов памяти, и память больше не разрушалась судорожным приступом. На основании подобных исследований пришли к выводу, что физиологический механизм кратковременной памяти построен на динамических процессах. Ими могут быть биоэлектрическая активность ткани мозга (судорожный припадок ее дезорганизует) или биохимические процессы (например, белковый синтез), для завершения которых требуется определенное время. Происходящие процессы были названы *консолидацией следа памяти* (на молекулярном уровне проблема обсуждалась в гл. 6).

У человека кратковременную память исследовали преимущественно на вербальном материале. По результатам работ первоначально сложилось впечатление, что слова в ней хранятся в акустической форме. В дальнейших исследованиях выяснилось, что в кратковременной памяти могут храниться не только слова, но и зрительные образы. Рассмотрим основные факты, которые легли в основу современных гипотез организации кратковременной памяти.

Существует много данных в пользу того, что необходимым условием сохранения информации в кратковременной памяти является повторение — вслух или «про себя», так называемая «*внутренняя речь*». При этом звук может отсутствовать, а вместо него используются мыслимые образы звуков. Это представление возникло из наблюдений, что испытуемые, записывая буквы в задачах на непосредственное вспоминание, часто произносят их «про себя». Отсюда было сделано предположение, что произносимое «в уме» испытуемые слышат и услышанное «помещают на хранение» в кратковременную память. Представление о повторении как виде внутренней речи подтверждается, например, тем, что внутрен-

няя и звуковая речь имеют одинаковый темп: от 3 до 6 букв в секунду<sup>1</sup>.

Часто приводят еще один довод в пользу того, что слова в кратковременной памяти хранятся в акустической форме. Этот довод обосновывается экспериментами на непосредственное припоминание, в которых испытуемые совершали преимущественно акустические ошибки, т. е. чаще всего смешивали элементы, сходные по звучанию, но не по зрительному или смысловому сходству. Например, они смешивали такие слова, как «труд» и «труп». В случае хорошо затверженных (выученных) списков слов ошибки смешения носили семантический (смысловой) характер: например, слово «работа» заменяли на слово «труд», «занятие» и т. д.

Эксперименты показали, что существует прямая зависимость между числом повторений и эффективностью запоминания и что организующие процессы используют информацию, извлекаемую из долговременной памяти, — по ней определяется, какие из имеющихся в кратковременной памяти элементы следует повторять. Использование долговременной памяти для установления связи усвоенной в прошлом информации с информацией, перерабатываемой в данный момент, называют *опосредованием*. Был сделан вывод, что повторение также связано с опосредованием.

Наряду с изложенным ранее существует и другое представление: повторение данного элемента не влияет на последующее вспоминание. Так, в одном эксперименте испытуемым предлагали ряд из 21 слова и просили сообщать последнее слово, начинающееся на заданную букву. Например, задана буква С и предъявляется ряд слов: **ДОЧЬ, МАСЛО, САД, СЛОН, ШКАФ, ФУТБОЛ, ЯКОРЬ, СТОЛ** и т. д. Прослушивая этот ряд, испытуемый должен удержать в памяти слово **САД**, пока не появится слово **СЛОН** и т. д. Таким образом, в кратковременной памяти различные слова удерживаются разное время. Так, слово **САД** удерживается меньше времени, чем слово **СЛОН**. После проведения эксперимента с 27 такими списками испытуемого неожиданно попросили припомнить все слова, какие он помнит на букву С из всех списков. Оказалось, что время удержания в кратковременной памяти не влияло на припоминание при неожиданной проверке. Таким образом, время удержания в кратковременной памяти не влияло на прочность удержания этого элемента в долговременной памяти. Результаты таких экспериментов заставляют сомневаться в простом объяснении роли повторения в долговременном запоминании. Было сделано предположение, что простое механическое повторение еще не ведет к запоминанию, т. е. к закреплению в долговременной памяти. Повидимому, повторение — сложный процесс, при котором повто-

---

<sup>1</sup> Произнесение слов «про себя» легко выявить по электромиограмме от мышц гортани с помощью электродов, наложенных на область гортани.



ряемые элементы, кроме того, что опосредуются, также ассоциируются друг с другом и обогащаются в результате контакта с информацией, содержащейся в долговременной памяти. Другими словами, происходит структурирование информации в кратковременной памяти. Известно, что группировка материала для запоминания приводит к тому, что он будет занимать меньше места в кратковременной памяти.

Эксперименты показали, что объем кратковременной памяти равен примерно семи ( $7 \pm 2$ ) элементам, причем элементом может быть буква, слог, слово и т.п. Это связано с тем, что испытуемый может перекодировать последовательность из многих букв в ряд более крупных единиц, которые образуют, например, осмысленные слова. Образующиеся единицы называются *структурными единицами*. Однако в этой концепции есть скрытый дефект. Утверждение, что объем кратковременной памяти соответствует семи структурным единицам, ничего не сообщает нам о том, как должны быть устроены эти единицы. В зависимости от того что мы принимаем за единицу кратковременной памяти, ее информационная емкость может быть очень разной. Например, известно, что без ошибки испытуемый воспроизводит семь двусложных слов, шесть трехсложных слов и лишь четыре осмысленных сочетаний (например, «млечный путь», «дифференциальное исчисление» и пр.) и три длинные фразы (например, «в некотором царстве, некотором государстве», «ничто не вечно под луной» и пр.). Можно предположить, что в основе структурирования лежат правила синтаксиса. Однако осмысленные предложения заучиваются гораздо быстрее синтаксически правильных, но лишенных смысла, т.е. смысловое содержание также имеет большое значение для запоминания.

К наиболее распространенным способам структурирования относятся *мнемонические правила*. Одни из них известны давно, тогда как другие появились относительно недавно. Например, давно известный прием называется *методом мест*: вначале испытуемый заучивает ряд мест (например, в комнате — «у телевизора», «у часов» и пр.), а затем размещает предлагаемые к запоминанию слова по этим местам. Пример феноменальной мнемонической памяти, подробно изученный А. Р. Лурия, будет приведен ниже, а сейчас рассмотрим, как происходит забывание в кратковременной памяти.

Остановимся только на двух проблемах — *причинах забывания информации и факторах, которые влияют на забывание*. Рассмотрим две альтернативные точки зрения на процесс забывания: *пассивное угашение следа памяти и интерференция*. Под забыванием, или угашением следа памяти, имеют в виду степень четкости (т.е. количество воспроизводимой информации), или прочности, следов памяти во времени. С позиций представлений о пассивном угашении этот процесс самопроизволен (пассивен), тогда как сторонники интерференции считают, что процесс забывания активен.

Представим следующую простую модель. В кратковременной памяти имеется определенное число ( $7 \pm 2$ ) ячеек, в каждую из них помещается новый элемент, который вытесняет находящиеся там элементы. Эта модель легко объясняет интерференцию. Таким образом, в процессе запоминания из кратковременной памяти должен удаляться целый структурный элемент. Однако предлагаемое объяснение встречается с определенными трудностями. Например, явление акустического смешения слогов (в частности, названий букв), содержащихся в кратковременной памяти, можно объяснить стиранием следов отдельных фонем, но не целых слов. Чтобы эту простую модель сделать совместимой с частичным забыванием, ее можно модифицировать. Например, можно предположить, что существует некоторая градация заполнения одной ячейки. В гипотезу интерференции следует внести еще одно дополнение: новые элементы могут интерферировать, даже если достаточно места для всех элементов.

Некоторые факты показывают, что угашение следа в кратковременной памяти может происходить также активно. Например, испытуемому предъявляли три слова, а затем в течение 15 с он прислушивался, чтобы услышать очень слабый звук, на который нужно было ответить нажатием на кнопку. Далее испытуемому предлагали припомнить предложенные слова. Оказалось, что в этих условиях испытуемый удерживает в памяти все три слова, т. е. пассивного угашения в кратковременной памяти не происходит. В дальнейших экспериментах выяснилось, что забывание становится более выраженным (до 75 %), если в качестве отвлекающего задания испытуемый должен заметить в словах определенный слог. Таким образом, полученные данные указывают, что *забывание происходит в результате активного процесса, а не в результате интерференции* (забывание при обнаружении простого слога было выражено больше, чем при обнаружении звука).

Другой фактор, который влияет на забывание в кратковременной памяти, — *общая сложность задания*. Примерами таких заданий могут служить обратный счет, задачи на сложение и т. п. Один из механизмов интерференции при подобных заданиях может состоять в том, что они мешают повторению и таким образом создают условия для угашения следа. Следует ожидать, что для выполнения более трудных задач понадобится рабочее пространство в соответствующих ячейках памяти. Это приведет к сокращению пространства для такой работы, как повторение информации, и в результате произойдет ее забывание. Важно отметить, что характер забывания определяется регуляторными процессами. От них зависит, какая именно информация сохраняется в памяти, какая над ней производится работа и происходит ли повторение. Все это определяет, какая информация будет удерживаться в кратковременной памяти.

Исследователи кратковременной памяти человека довольно быстро выяснили, что возможно также *хранение информации в неакустической форме*. Ранее была рассмотрена модель, где информация в кратковременной памяти хранилась только в акустической форме, а в долговременной памяти — в семантической форме. Напомним, что в основу определения кратковременной памяти положены время хранения информации и ее объем. Важно также напомнить, что в отличие от сенсорных регистров информация в кратковременной памяти уже прошла этап распознавания образов, в процессе которого она вступает в контакт (взаимодействует) с долговременной памятью (т.е. эти элементы перестали быть прекатегориальными).

Приведем данные эксперимента, подтверждающие возможность хранения информации в памяти человека в образной форме. Испытуемому предъявляется буква-эталон, а следом другая буква, и он должен указать, одинаковые или разные буквы предъявлялись. Экспериментатор измеряет промежуток времени между появлением второй буквы и ответом испытуемого, т.е. время реакции. Рабочая гипотеза состояла в том, что первые буквы должны еще оставаться в кратковременной памяти испытуемого в момент сообщения им своего ответа, и эта информация должна быть использована для сопоставления двух букв. Оказалось, что если межстимульные интервалы меньше 1 с, то сопоставление при полном совпадении занимает меньше времени, но если он приближается к 2 с, различия во времени реакции исчезают (рис. 12.10). Отсюда сделан вывод: поскольку время реакции при полном совпадении меньше, чем при совпадении названий, то для установления полной идентичности букв используется зрительная информация. Так как пер-

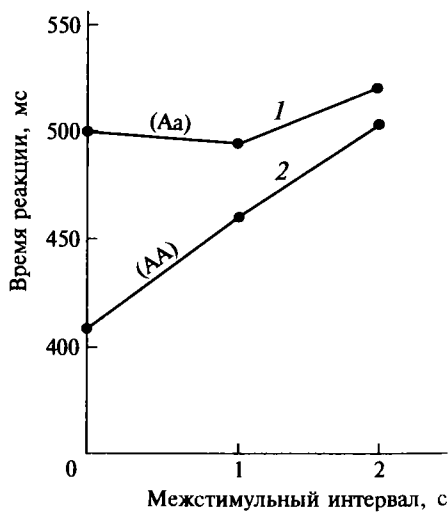


Рис. 12.10. Влияние межстимульного интервала на время реакции при сравнении последовательно предъявляемых букв:

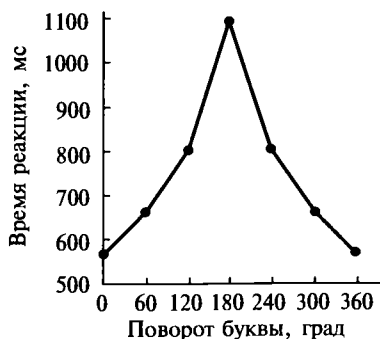
1 — полное совпадение; 2 — совпадение названий

вая буква при предъявлении второй буквы физически уже отсутствует в сенсорном регистре букв, считают, что соответствующая зрительная информация сохраняется в кратковременной памяти. Чтобы окончательно убедиться в том, что буква-эталон уже не находится в иконической памяти, перед второй буквой предъявляют маскирующее поле — светлый кружок. Время реакции в этом случае немного удлиняется, но испытуемый реагирует по-прежнему быстрее при совпадении букв. Это убеждает, что буква-эталон хранится не в сенсорном регистре, а в кратковременной памяти. Постепенное исчезновение различия во времени реакции при удлинении межстимульного интервала объясняют постепенным угашением в памяти зрительного следа первой буквы.

Интересные результаты по хранению зрительных образов в кратковременной памяти были получены в эксперименте с «мысленным поворотом». Испытуемые сравнивали буквы, повернутые относительно друг друга. Было установлено, что время реакции, необходимое для правильного ответа, находится в прямой зависимости от угла поворота буквы (рис. 12.11). При вращении от 0 до 180° время реакции возрастало. При дальнейшем вращении в обратную сторону от 180 до 360° оно постепенно уменьшалось. Другими словами, можно предположить, что испытуемый поворачивал мысленно букву каждый раз по кратчайшему пути, а затем на основании полученного зрительного образа решал, обычная это буква или «зеркальная». Это можно интерпретировать так, что в кратковременной памяти происходит поворот кратковременного зрительного кода (т. е. мыслимого образа зрительного стимула). Результаты описанных наблюдений привели ученых к заключению, что код буквы в кратковременной памяти в описанных случаях хранится не в акустической, а в образной форме.

Рис. 12.11. Зависимость времени, затрачиваемого на определение того, предъявлена ли буква в «нормальном» виде или в виде зеркального отображения, от угла поворота буквы.

Под графиком изображены буквы в соответствующих положениях



Примеры:  
 Нормальная буква — R  
 Зеркальное отображение — Я

## Извлечение информации из кратковременной памяти

Рассмотрим, как происходит *извлечение информации из кратковременной памяти* — способом параллельного или *последовательного перебора (сканирования)*. Испытуемому предлагают запомнить, например, четыре цифры. Поскольку эта величина меньше объема кратковременной памяти, испытуемый запоминает цифры легко. Далее ему предъявляют цифру и просят определить, входит она в набор или нет. Если поиск цифры в кратковременной памяти происходит параллельным способом, то время реакции не будет зависеть от количества хранящихся в ней цифр. Если же поиск идет последовательным перебором, то время реакции должно увеличиваться пропорционально длине набора в кратковременной памяти. Рис. 12.12 показывает, что результаты эксперимента совпадают со второй гипотезой (метод последовательного сканирования). Наклон прямой на графике соответствует времени одного выбора — около 0,035 с (35 мс). Так как точки при отрицательных и положительных ответах попадают на одну прямую, это говорит в пользу того, что испытуемый перебирает весь набор элементов, а не прекращает поиск сразу (в случае положительного ответа), как только обнаружил совпадение. Если время одного выбора зрительной информации составляет 35 мс, то за 1 с совершается 30 выборов, что значительно выше скорости внутренней речи (3—6 фонем в 1 с). Если бы в этом эксперименте сравнение производилось на основе акустических кодов кратковременной памяти, когда стимулы внутренне проговариваются, то наклон графика, подобного тому, что был показан на рис. 12.12, составил бы 170 мс. Другими словами, сопоставление

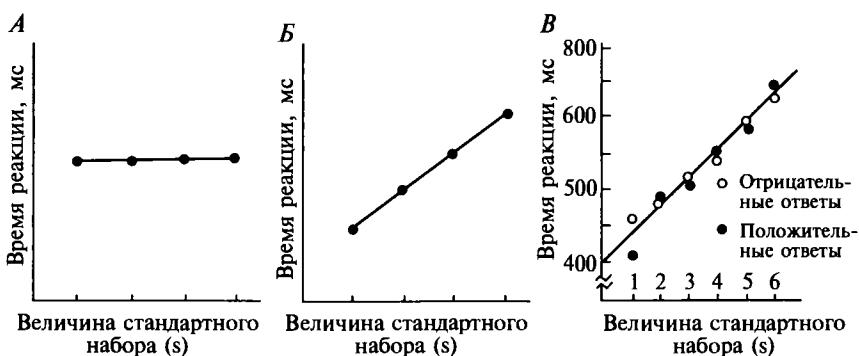


Рис. 12.12. Эксперименты со сканированием памяти:

*A* — зависимость времени реакции от величины стандартного набора, ожидаемая в соответствии с гипотезой параллельного сканирования; *B* — то же, в соответствии с гипотезой последовательного сканирования; *V* — подлинные результаты, полученные в задаче со сканированием

наличной информации с хранящейся в кратковременной памяти вряд ли было акустическим. На первый взгляд может показаться, что это противоречит прежним предположениям о замедленности зрительного повторения по сравнению с вербальным. Однако при вербальном повторении буквы извлекаются из долговременной памяти, при зрительном же повторении они, очевидно, содержатся в кратковременной памяти уже к началу процесса сканирования. Другими словами, код стимула, используемый в приведенной задаче, является зрительным образом, а не вербальным. По принятой терминологии — это *зрительный код кратковременной памяти*.

## Долговременная память

О механизмах *долговременной памяти* у человека известно значительно меньше, чем о сенсорных регистрах и кратковременной памяти. Уже упоминалось, что в долговременной памяти хранятся абстрактные коды образов. Эти коды могут сопоставляться с входными стимулами, обеспечивая распознавание предъявленных стимулов. Информация в долговременной памяти структурирована при помощи различных правил, например правил орфографии, синтаксиса, десятичной или другой системой счисления и т.д. Объем долговременной памяти человека вызывает восхищение! По мнению некоторых теоретиков, в долговременной памяти хранится все, что туда попало в течение жизни индивида. Расположение этой огромной информации в долговременной памяти представляет самостоятельный интерес. Прежде всего оно упорядочено. Например, за секунду мы извлекаем из долговременной памяти нужную информацию, например, кто написал «Евгения Онегина». При простом переборе огромного массива хранящейся информации на это потребовались бы недели.

К сожалению, экспериментировать с процессами долговременной памяти человека с такой же эффективностью, как с другими типами памяти, не удастся. По данным современных исследований, долговременную память можно представить как обширный набор взаимосвязанных семантических (смысловых) полей, и в каждом поле содержится сложная совокупность информации, относящейся к одному слову или факту. Отдельные поля связаны между собой ассоциативными связями (к этому вопросу мы вернемся в гл. 16, посвященной физиологии второй сигнальной системы).

Использование хранящейся в долговременной памяти информации связано с решением задач, логической дедукцией, учетом ответов на вопросы, припоминанием фактов и т.п. Например, герой рассказа А. П. Чехова «Лошадиная фамилия» долго вспоминал фамилию Овсов, по-видимому, по той причине, что она находилась на периферии того ассоциативного поля, которое содержало все слова, относящиеся к лошадям.

В настоящее время выделяют две формы долговременной памяти: *семантическую* и *эпизодическую*. Все, что нам нужно, чтобы пользоваться речью, хранится в семантической долговременной памяти — это слова, символы и правила обращения с ними, правила грамматики, химические формулы, арифметические правила и пр. Эпизодическая память содержит сведения и события, закодированные применительно к определенному времени, т. е. информацию о том, как выглядели те или иные вещи и когда мы их видели, например автобиографические сведения о человеке. Сведения, содержащиеся в эпизодической памяти, подвержены забыванию, так как туда постоянно поступает новая информация. Семантическая память более устойчива. При традиционных методах изучения памяти, когда испытуемые заучивают списки слов, исследуется преимущественно эпизодическая память. В последние годы интенсивно стала исследоваться семантическая память, однако результаты пока очень скромные.

Ответить на вопрос: «Что понимать под забыванием в долговременной памяти?» весьма не просто. Например, мы не помним, что было в день рождения, когда нам был 1 год, или вообще не помним, что было в детстве. Возможно, это связано с тем, что ребенок не обладает развитой речью и, следовательно, у него нет вербальных кодов, которые могли бы храниться в долговременной памяти. Отсюда делается заключение, что забывание в детстве может принципиально отличаться от забывания в зрелом возрасте.

Вообще забывание может носить многоплановый характер, например, мы забываем о встрече; амнезия развивается в результате травмы; намеренное забывание событий, которые причинили душевную боль. Назовем *забыванием* невозможность извлечь информацию, которая ранее была закодирована. Замечание о том, что информация закодирована, означает, что уже произошло распознавание образа. Под наше определение забывания подходит и тот случай, когда человек «припоминает» события, которые, как ему кажется, были, хотя на самом деле их не было. Такие данные в большом количестве поставляет клиника.

## ФЕНОМЕН ГЕНИАЛЬНОЙ ПАМЯТИ

Для иллюстрации особенностей памяти у некоторых индивидов приведем несколько характерных примеров из знаменитой «Маленькой книжки о большой памяти» профессора А. Р. Лурия (1968). В ней, в частности, описан уникальный случай феноменальной памяти Ш. — человека, которого знаменитый психолог исследовал на протяжении более десяти лет. Ш. тогда было не более тридцати. Он вырос в небольшом местечке; у него обнаружили способности к музыке, и он поступил в музыкальное училище. Одна-

ко после болезни уха его слух снизился и занятия музыкой пришлось бросить. У Ш. не было ясной жизненной линии и планы были достаточно неопределенными. Он производил впечатление несколько замедленного, иногда даже робкого человека. Сам он считал себя обычным человеком и даже не подозревал, что его память отличается от памяти других людей. Ш. стал репортером одной из газет. Он обратил на себя внимание главного редактора газеты тем, что никогда ничего не записывал, но мог все услышанное дословно воспроизвести. Редактор направил его в психологическую лабораторию, где в то время работали два выдающихся психолога — А. Р. Лурия и Л. С. Выготский. Это были 30-е годы XX столетия.

Первая проверка памяти Ш. в лаборатории<sup>1</sup> показала, что она не имеет ясных границ не только по объему, но и по прочности удержания следов (некоторые тесты были отдалены днями, неделями и даже многими годами).

Психика Ш. имела некоторые свойства, которые отличали его от других людей. Прежде всего — *синестезия*. Это свойство проявлялось в том, что у Ш. каждое слово дополнительно окрашивалось определенным цветом и даже появлялось ощущение вкуса во рту. Это свойство психики в ослабленной форме присуще многим людям, и на нем основана, например, цветомузыка (исполнение музыки, сопровождаемое цветовыми переливами).

Приведем протокол опытов, произведенных на Ш.

«Ему дается тон высотой 30 Гц с силой звука 100 Дб. Он заявляет, что сначала он видел полосу шириной в 12—15 см цвета старого серебра; постепенно полоса сужается и как бы удаляется от него, а затем превращается в какой-то предмет, блестящий, как сталь. Постепенно тон принимает характер вечернего света, звук продолжает рябить серебряным блеском.

Ему дается тон 50 Гц и 100 Дб. Ш. видит коричневую полосу на темном фоне с красными языками; на вкус этот звук похож на кисло-сладкий борщ, вкусовое ощущение захватывает весь язык...»

Синестезические переживания Ш. проявлялись и тогда, когда он вслушивался в чей-либо голос.

«Какой у Вас желтый и рассыпчатый голос», — сказал он как-то раз беседовавшему с ним Л. С. Выготскому. «А вот есть люди, которые разговаривают как-то многогласно, которые отдают целой композицией, букетом...», — говорил он позднее, — такой голос был у покойного С. М. Эйзенштейна, как будто какое-то пламя с жилками надвигается на меня ...Я начинаю интересоваться этим голосом — и уже не могу понять, что он говорит...» «...А вот бывает голос непостоянный, я часто могу по телефо-

---

<sup>1</sup> Запоминание списка слов и воспроизведение их в любом порядке, например, какое слово следует за каким и какое слово было в ряду перед названным.



не узнавать голос — и это не только если плохая слышимость, а просто у человека в течение одного дня 20—30 раз меняется голос... Другие этого не замечают, а я улавливаю».

«От цветного слуха я не могу избавиться и по сей день... Вначале встает цвет голоса, а потом он удаляется — ведь он мешает... Вот как-то сказал слово — я его вижу, а если вдруг посторонний голос — появляются пятна, вкрадываются слоги, — и я уже не могу разобрать...»

Каждый звук речи сразу же вызывал у Ш. зрительный образ, каждый звук имел свою зрительную форму, свой цвет, свои отличия на вкус. Гласные для него были простыми фигурами, согласные — брызгами, чем-то твердым, рассыпчатым и всегда сохранявшим свою форму.

«Когда я слышу слово «зеленый», появляется зеленый горшок с цветами; «красный» — появляется человек в красной рубашке, который подходит к нему. «Синий» — и из окна кто-то помахивает синим флажком. Даже цифры напоминают мне образы... Вот «1» — это гордый стройный человек; «2» — женщина веселая; «3» — угрюмый человек, не знаю почему... «6» — человек, у которого распухла нога; «7» — человек с усами; «8» — очень полная женщина, мешок на мешке..., а вот «87» — я вижу полную женщину и человека, который крутит усы».

Когда Ш. прочитывал длинный ряд слов, каждое слово вызывало наглядный образ. Когда слов было много, Ш. «расставлял» эти образцы в целый ряд, например по одной из московских улиц. Он медленно продвигался по этой улице и «расставлял» образы у домов, ворот, окон магазинов, иногда незаметно для себя оказываясь вновь в родном Торжке и кончал свой путь у дома своего детства. Эта мнемотехника превращения предъявленного ряда слов в наглядный ряд образов делала понятным, почему Ш. с такой легкостью мог воспроизвести длинный ряд в прямом и обратном порядке, быстро называя слово, которое предшествовало данному или следовало за ним. Отличие от обычной образной памяти заключалось лишь в том, что образы Ш. были исключительно яркими и прочными, он мог «отворачиваться» от них, а затем вновь «поворачиваться» и видеть их снова. Предложенный ряд слов Ш. мог почти безошибочно воспроизвести через 10 и даже 16 лет. Однако случаи забывания все-таки встречались. Чем же объяснить, что человек с такой мощной памятью вдруг «забывал»? Вот как он сам пояснял собственные ошибки.

«Я поставил «карандаш» около ограды — вы знаете эту ограду на улице, — и вот карандаш слился с этой оградой, и я прошел мимо него... То же было и со словом «яйцо». Оно было поставлено на фоне белой стены и слилось с ней. Как я мог разглядеть белое яйцо на фоне белой стены?... Вот и «дирижабль», он серый и слился с серой мостовой... И «знамя» — красное знамя, а вы знаете, ведь здание Моссовета красное, я поставил его около стены и прошел мимо него... А вот «путамен» — я не знаю, что

это такое... Оно такое темное слово — я не разглядел его..., а фонарь был далеко...

А вот еще иногда я поставлю слово в темное место и снова плохо; «вот слово «ящик» — оно в нише ворот, а там было темно, и трудно разглядеть его... А иногда — если какой-нибудь шум или посторонний голос — появляются пятна, и все заслоняют..., или вкрадываются слоги, которых не было..., и я не могу сказать, что они были... Вот это мешает запомнить...»

Таким образом, «дефекты памяти» были у Ш. «дефектами восприятия», или «дефектами внимания».

В один из периодов жизни Ш. стал демонстрировать возможности своей памяти на эстраде. В связи с этим он занялся усовершенствованием своей эйдотехники: стал более тщательно «расставлять» образы, затем прибегнул к сокращению и символизации образов.

«Раньше, чтобы запомнить, я должен был представить себе всю сцену. Теперь мне достаточно взять какую-нибудь условную деталь. Если мне дали слово «всадник», мне достаточно поставить ногу со шпорой. Если бы раньше вы сказали мне слово «ресторан», я видел бы вход в ресторан, людей, которые сидят, румынский оркестр... и многое еще. Теперь... я вижу только нечто вроде магазина, вход в дом, что-то белеет... Поэтому теперь и образы становятся другими... Теперешние образы не появляются так четко и ясно, как в прежние годы... Я стараюсь выделить то, что нужно».

Эйдотехника была доведена до совершенства, он мог запоминать совершенно бессмысленные для него слова. В декабре 1937 г. ему была прочитана первая строфа из «Божественной комедии»:

Nel mezzo del camin di nostra vita  
Mi ritrovai par una selva oscura,  
Che la diritta via era smarita,  
Ahi quanto a dir qual era e cosa dura.

Ш. смог не только сразу повторить текст на неизвестном ему языке без ошибок и с теми же ударениями, но и воспроизвести его без ошибок через 15 лет, когда была проведена неожиданная проверка. Вот те приемы, которые Ш. использовал для запоминания.

«Nel — я платил членские взносы и там в коридоре была балерина Нельская; mezzo (mezzo) — я скрипач; я поставил рядом с нею скрипача, который играет на скрипке; рядом — папиросы «Дели» — это del; рядом тут же я ставлю камин (camin), di — это рука показывает на дверь; pos — это нос, человек попал носом в дверь и прищемил его; tra — он поднимает ногу через порог, там лежит ребенок — это vita, витализм...»

Этот пример показывает, насколько далека техника запоминания у Ш. от того логического запоминания, которое свойственно каждому здоровому человеку.

Работа профессионального мнемониста на сцене поставила перед Ш. задачу научиться забывать, стирать образы, которые уже

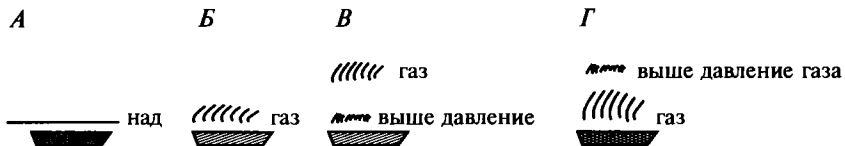


Рис. 12.13

стали ненужными. Ш. пытался «записывать» то, что надо, на бумажках, которые затем «выбрасывал» или «сжигал». Однако это не помогло, бросив бумажку с записанными на ней цифрами в печку, он увидел оставшиеся на обуглившейся бумаге цифры. Ш. был в отчаянии. Наконец прием был найден:

«И я начинаю думать: ведь я же не хочу! Ага!.. Следовательно, если я не хочу, значит она не появляется... Значит нужно было просто это осознать!».

Характеризуя личность Ш., нужно упомянуть, что память хранила образы его далекого детства, возможно, того времени, когда он еще не говорил. Его интеллект был значительно ограничен, можно сказать, даже подавлен его гипертрофированной памятью. Он пытался работать бухгалтером, но потерпел неудачу: он прекрасно выполнял все необходимые арифметические действия, но составление всякого рода финансовых документов вызывало у него большие затруднения. У Ш. образы рождались каждым словом, они уводили его в сторону, заслоняли смысл. Вот Ш. дается простая задача:

Если над сосудом находится углекислый газ, то, чем выше будет его давление, тем больше его растворится в воде.

Ответ Ш. (рис. 12.13):

«Когда вы дали мне эту фразу, я сразу же увидел... Вот сосуд..., вот тут расположено это «над»... Я вижу линию (А), над линией я вижу облако, оно идет вверх... это газ (В), вот я читаю дальше... «Чем выше его давление» газ поднимается..., а потом здесь что-то плотное... Это «его давление» (В). Но оно выше..., давление поднимается вверх... «тем больше его растворится в воде..., вода стала тяжелая (Г)..., а газ? А «выше давление» — оно все ушло вверх... Ну, как, если «выше давление» — как же он может растворяться в воде?»

Ш. не понимает смысл этого простого физического закона. То что у нас остается на периферии сознания, игнорируется, отгесняется общим смыслом фразы, здесь приобретает самостоятельный смысл, рождает образы, а общий смысл рассыпается, исчезает. Мы, как правило, оперируем с отвлеченными понятиями, которые нельзя увидеть, — отношения, абстрактные понятия и пр. Это вырабатывалось в человеческом обществе тысячелетиями. Ш. часто повторял: «Я понимаю только то, что я вижу».

## ЛОКАЛИЗАЦИЯ ПСИХИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА И ПРОБЛЕМА АСИММЕТРИИ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

*Ранние представления о локализации психических функций в головном мозге человека. Два направления в неврологии — локализационизм и эквипотенциальность. Кризис в представлениях о локализации психических функций в головном мозге и его преодоление. Современные представления о локализации психических функций. Открытие локализации центров речи. Асимметрия функций полушарий головного мозга человека.*

### ИЗ ИСТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЯ ЛОКАЛИЗАЦИИ ФУНКЦИЙ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Серьезное внимание тому, что определенные функции могли быть закреплены за отдельными областями мозга, стали уделять только в начале XIX столетия. Представление о возможности изучения функциональной роли отдельных областей мозга стало известно как учение о *локализации функций в мозге*.

В Средние века сложные психические способности локализовали в трех мозговых желудочках, которые были хорошо известны древним анатомам (рис. 13.1). По мере изучения анатомии и морфологии головного мозга, а также его функций стали складываться представления о функциональном устройстве головного мозга. Немецкий анатом Ф. Галль (1822) впервые сформулировал гипотезу, которую назвал *френологией*. Он дошел до известных крайностей, утверждая, что форма черепа отражает строение лежащей под ним мозговой ткани. Ощупывая головы своих пациентов, Галль обнаружил на поверхности черепа бугры — «шишки», которые, по его мнению, соответствовали уровню развития отдельных участков мозга, отвечающих за психические функции — эмоциональные и другие способности данного индивида (рис. 13.2). Нужно отметить, что даже многие современники Галля считали его шарлатаном. Френологические карты Галля вскоре были забыты. Вместе с тем идея о локализации функций в головном мозге нашла многих последователей. Накапливались данные клинических наблюдений больных с локальными поражениями головного мозга и



Рис. 13.1. Отделы мозга, соответствующие традиционной ранней концепции (из кн.: Гергер Рейш «Margarita Philosophica», 1504).

В передней полости расположено «общее чувствилище», связанное нервами с органами чувств; в этой полости пребывают также фантазия и воображение. Средняя полость — средоточение мыслей и суждений; в задней полости обитает память

«выпадением» соответствующих функций. Достаточно рано было установлено, что поражение затылочной области мозга приводит к центральной слепоте (скотоме), а одностороннее поражение прецентральной коры — к параличу мышц конечностей противоположной стороны тела.

Середина XIX столетия отмечена многочисленными открытиями, благодаря которым формировались представления о локализации функций в коре больших полушарий. Методом электрической стимуляции Г. Фрич и Э. Гитциг (1870) установили моторное представительство тела в коре мозга собаки, и эта область коры была тщательно исследована киевским анатомом Б. Бецом. Бец описал тонкое строение моторной коры, в том числе крупные нейроны, которые в мировой литературе сейчас называются «гигантскими пирамидами Беца», — их аксоны входят в состав пирамидного тракта, соединяющего кору с мотонейронами спинного мозга. Благодаря этим открытиям впервые были представлены доказательства локализации функций (в данном случае двигательной) в ограниченной области головного мозга. Немецкий исследователь Г. Мунк, стимулируя электрическим током поля лобной коры у человека, обнаружил область организации глазодвигательной функции — в ответ на стимуляцию глазные яблоки отводились в контралатеральную сторону. Выдающийся английский невролог Х. Джексон (1874), изучая характер вовлечения соматических мышц при развитии эпилептического припадка, пришел к выводу о «вертикальной иерархической локализации моторной функции» в мозге человека. В соответствии с этой концепцией наиболее филогенетически древний компонент двигательной функции представлен на нижних этажах «нервной оси» — это спинной мозг и мозговой ствол. Филогенетически новые компоненты этой функции, связанные в том числе с произвольными движениями, представлены в верхних частях «нервной оси» — в коре больших полушарий.

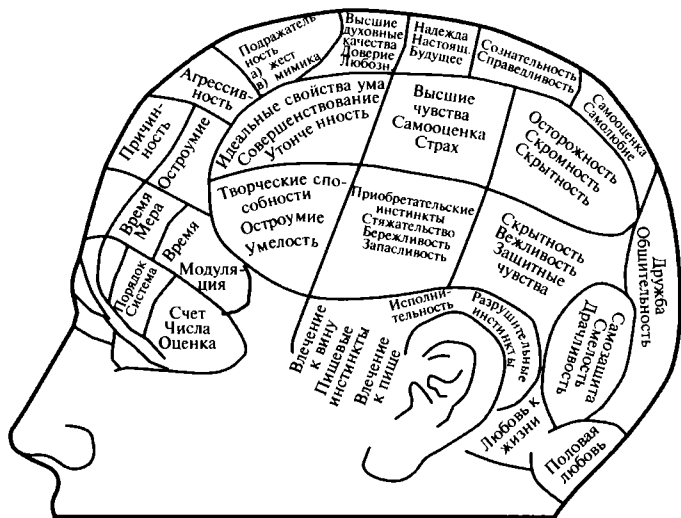


Рис. 13.2. Френологические карты Ф. Галля (по А. Р. Лурия, 1973)

В неврологии конца XIX в. стали формироваться две гипотезы о локализации функций в головном мозге — *локационизм* и *эквивипотенциальность*. Выдающимся представителем эквивипотенциалистов был американский ученый К. С. Лэшли (1929). Экспериментировав на крысах, он установил, что степень способности крыс решать достаточно сложные поведенческие задачи определяется скорее не локализацией повреждения головного мозга, а объемом

этого повреждения. В качестве примера узкого локализационизма приведем взгляды известного немецкого психиатра К. Клейста (1934). На основании обработки огромного материала по огнестрельным ранениям мозга во время Первой мировой войны он разместил в различных участках коры больших полушарий такие «функции», как «схема тела», «понимание фраз», «конструктивные действия», «настроение» и ряд других (рис. 13.3). Беглого взгляда достаточно, чтобы увидеть, что «карты» Клейста мало чем отличаются от френологических «карт» Галля, хотя построены на основе клинического материала. Из приведенных описаний можно сделать заключение, что представление о прямой локализации психических функций в ограниченных участках мозга заводило исследователей в тупик, но представления о эквипотенциальной локализации психических функций в головном мозге человека также не давали достаточных оснований исследовать психические функции в его материальном субстрате. Другими словами, в конце XIX — начале XX в. в неврологии наметился явный кризис в представлениях о локализации психических функций в головном мозге человека.

Неврологи, которые определяли локализацию функций методом электрической стимуляции и методом экстирпации в лабораториях на животных, а также клиницисты, наблюдавшие за больными с травмой головного мозга, понимали «функцию» как отправление того или иного органа. Другими словами, это представление не отличалось от тех, которые сложились в других разделах физиологии, например выделение желчи есть функция печени, а выделение инсулина есть функция поджелудочной железы и т.п. Однако И.П. Павлов понял, что при переходе уже к «функции пищеварения» (не отдельного органа, участвующего в пищеварении — желудка, печени и др., а целой физиологической системы) такое определение физиологической функции становится недостаточным, для осуществления функции пищеварения требуется доведение пищи до желудка, обработка ее в желудке секретами слизистой желудка, секретами печени и поджелудочной железы и т.д. «Функция» в таком понимании представляет уже не единичный акт какого-то органа, а звено в целой функциональной системе. В соответствии с взглядами П. К. Анохина состав функциональной системы инвариантен и полностью зависит от достижения биологического эффекта. Другими словами, набор мозговых структур, обеспечивающих выполнение данной функции (достижение биологического результата), включает в свой состав целый набор афферентных и эфферентных компонентов (подробнее понятие «функциональная система» изложено в гл. 8). Такое представление о «функции» как о целой функциональной системе принципиально отличается от упомянутого выше представления как об «отправлении» определенного органа или ткани.





Таким образом, ранние исследования проблемы локализации функций страдали существенным упрощением. Логика этих исследований состояла в том, что если при данном воздействии (электрическая стимуляция, наркоз и пр.) или повреждении страдает или даже выпадает какая-либо физиологическая функция, то эта область и контролирует данную функцию. Вместе с тем идея «узкого локализационизма» неприемлема при современном состоянии научных знаний. Практически любое, даже довольно ограниченное повреждение мозга нарушает, вероятно, только один этап или фазу какого-то более сложного процесса, связанного с выполнением функции. Нередко можно видеть, что повреждение определенной области мозга приводит к дефициту в ряде различных функций. Вместе с тем следует учитывать еще один важный аспект: головной мозг при повреждении может частично компенсировать утраченную функцию (свойство пластичности мозга). Это существенно усложняет интерпретацию клинических данных.

Большую роль в истории неврологии и в первую очередь для локализации функций в коре больших полушарий, в том числе контролирующих речь, сыграло исследование заболевания, которое известно с древнейших времен как *эпилепсия*. Сейчас ясно, что эпилепсия объединяет заболевания мозга человека самой разной этиологии (врожденные, спровоцированные травмой мозга, интоксикацией алкоголем, тяжелыми металлами и т.п.), связанные с генерацией в мозге патологической электрической активности (в виде ритмических вспышек в ЭЭГ) и возникновением судорог. Заболевание проявляется внешне в форме судорожных сокращений скелетных мышц — *малых*, продолжительностью 1—2 с с кратковременной потерей сознания, и *больших припадков*, которые сопровождаются длительными судорогами. В 30-х годах XX столетия канадские ученые из Монреаля нейрохирург В. Пенфилд и физиолог Г. Джаспер разработали операцию по удалению патологического очага, вызывающего у больного эпилептический припадок (джексоновская, или генуинная, форма эпилепсии). Чтобы не повредить участки мозга, связанные с речью, появилась необходимость изучения точной локализации функций в больших полушариях мозга человека. Основным приемом монреальских исследователей было использование *прямого раздражения* головного мозга человека электрическим током для определения локализации центров, контролирующих речь и другие функции больного (прямое картирование). Когда электрические стимулы прикладывали к области мозга, в норме управляющей речью, больной терял способность говорить — аррест (лат. *arrest* — медицинский термин, обозначающий неожиданное прекращение речи). Каждая такая точка отмечалась наложением маленького бумажного квадратика. Больной при этом находился в полном сознании (наркоз не применяли, так как мозговая ткань не имеет болевых рецепторов). Карти-

рование обычно занимало около 15 мин (сама операция продолжалась обычно несколько часов).

Исследования В. Пенфилда и Г. Джаспера сыграли выдающуюся роль в изучении локализации функций человека в пределах одного полушария и считаются первым систематическим изучением локализации функций в коре больших полушарий человека. Были составлены соответствующие карты, которые до настоящего времени украшают все учебники и руководства по неврологии. На рис. 13.4 приведена одна из таких карт, на которой для данного человека точно обозначены локализации проекций поверхности частей тела на кору больших полушарий.

Упорядоченная проекция частей тела на постцентральную область коры больших полушарий получила название *соматотопии*. Соответственно проекцию сетчатки на затылочную область коры больших полушарий называют *ретинотопией*, а кортиева органа на височную кору — *томотопией*. Как видно на рисунке, проекции отдельных участков тела в коре имеют неодинаковую площадь. Например, большой палец руки имеет площадь проекции, сопоставимую с проекцией всей руки. Действительно, противопоставление большого пальца другим пальцам кисти превращает руку обезьяны в руку человека. Очень подробную проекцию имеют губы, язык и гортань (обслуживают экспрессивную речь). Сейчас не вызывает сомнений, что площадь проекции (а значит, и количество нейронов, обслуживающих этот орган) тем больше, чем более сложные и тонкие функции выполняет эта часть тела. Например, проекция зрительной ямки сетчатки на затылочную кору больших

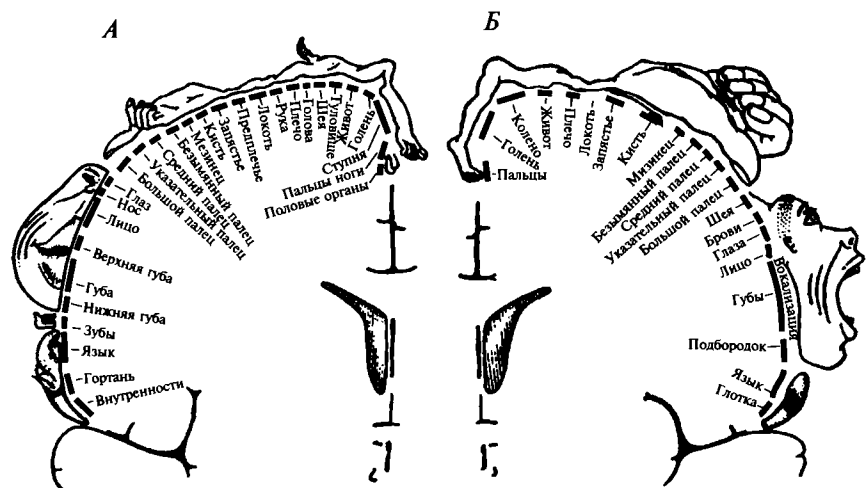


Рис. 13.4. Карта проекций частей тела на постцентральную (А) и прецентральную (Б) кору больших полушарий у человека

полушарий занимает площадь, примерно равную площади проекции остальной части сетчатки, хотя в самой сетчатке площадь зрительной ямки составляет менее 1 %.

За последнее время установлено, что проекции на кору могут изменяться. Например, деафферентация (перерезка сенсорных волокон) указательного пальца у обезьяны приводит к расширению площади корковой проекции соседних пальцев, и она занимает то место, которое соответствовало проекции деафферентированного указательного пальца.

## **СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЛОКАЛИЗАЦИИ ПСИХИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ**

Формирование высших психических функций (язык, восприятие, память и др.) в онтогенезе проходит длинный путь. В раннем онтогенезе они проявляются в развернутой форме предметной деятельности (ребенок считает с помощью палочек или пальчиков, называет только отдельные предметы и пр.). По мере созревания мозга эти операции «свертываются» и приобретают, по словам Л. С. Выготского (1999), «характер внутренних умственных действий». Как правило, они опираются на ряд внешних вспомогательных средств (алфавит, система счисления и т. п.). Внешние знаки психических функций, сформировавшиеся в процессе общественной истории человека, опосредуются ими и без их участия не могут быть поняты. Они всегда связаны с событиями внешнего мира, непосредственно участвуют в отражении внешнего мира и при отвлечении от него теряют всякое содержание. Именно поэтому высшие психические функции не имеют узкой локализации в головном мозге человека. Они составляют сложные системы совместно работающих зон мозга, часто далеко отстоящих друг от друга, причем каждая из зон вносит свой специфический вклад в осуществление сложного психического процесса.

Остановимся на *двух аспектах проблемы локализации психических функций* в мозге человека, которые представляются наиболее важными. Первое, что следует отметить, — высшие формы психической деятельности человека всегда опираются на внешние средства. Самый простой пример — узелок, завязанный «на память». Более сложный пример — несколько слов, которые мы записываем, чтобы не забыть какую-то важную мысль, таблица умножения, которой мы пользуемся для выполнения арифметических действий и т. п. Эти исторически сложившиеся средства позволяют головному мозгу человека устанавливать функциональные связи между его отдельными участками. Благодаря этому механизму участки мозга, которые до формирования данной психической функ-

ции (в раннем онтогенезе) «работали» раздельно, становятся звеньями единой функциональной системы. А. Р. Лурия пишет: «Образно выражаясь, можно сказать, что исторически сформировавшиеся средства организации поведения человека завязывают новые «узлы» в его мозговой деятельности» (1973. С. 74).

Другой аспект проблемы — локализация психических функций в головном мозге меняется как в процессе развития детского организма во взрослый, так и на последовательных этапах упражнения. В качестве примера рассмотрим, как формируется письмо в процессе развития ребенка. На первом этапе письмо опирается на припоминание графического образа каждой буквы и осуществляется цепью изолированных движений, каждое из которых обеспечивает написание лишь одного элемента буквы. В результате упражнений такая структура процесса коренным образом меняется и превращается, по словам Н. А. Бернштейна, в «единую кинетическую мелодию». Теперь уже не требуется специального припоминания зрительного образа отдельной буквы или отдельных движений для выполнения каждого штриха. В процессе становления функции письма происходит изменение мозговой локализации. На ранних этапах формирования письма кроме моторной коры необходимо участие слуховой и зрительных зон, но на поздних этапах участие этих зон уже не обязательно (человек, например, способен писать с закрытыми глазами и т. п.). Как писал в свое время Л. С. Выготский, маленький ребенок «...мыслит, опираясь на наглядные образы восприятия и памяти», т. е., говоря словами Выготского, *«мыслит, припоминая»*. На более поздних этапах, в юношеском и зрелом возрасте отвлеченное мышление с его операциями отвлечения и обобщения развивается настолько, что даже такие относительно простые процессы, как восприятие и память, превращаются в сложные формы познавательной деятельности, включающие анализ и синтез. В этом возрасте здоровый человек, по Выготскому, уже *«воспринимает и припоминает, размышляя»*.

Описанное выше изменение структуры психической функции при формировании письма отражается и на ее локализации в головном мозге. Это проявляется, в частности, в том, что поражение локальной зоны коры (например, ее зрительного отдела), которая обеспечивает относительно элементарные основы психической деятельности, в раннем онтогенезе, приводит к появлению у взрослого вторичного, «системного» эффекта — неразвитию более высоких, надстроенных над этой образований. Так, слепой от рождения или ослепший очень рано ребенок, вырастая во взрослого человека, никогда не видит во сне зрительных образов, другими словами, у него не развился высший аппарат зрения — восприятие, в процессе которого формируется зрительный образ. У взрослого человека сложные системы не только сформировались, но и стали оказывать решающее влияние на организацию более простых форм

деятельности, поражение «низших» зон уже не имеет такого значения, которое оно имело на ранних этапах развития. Напротив, поражение «высших» зон (локализованных в ассоциативных полях коры) приводит к распаду элементарных функций, приобретших сложную структуру и интимно зависящих от более высокоорганизованных форм деятельности.

Л. С. Выготский сформулировал правило, согласно которому *поражение локальной области коры больших полушарий в раннем детстве системно влияет на более высокие зоны коры, надстраивающиеся над ней, в то время как поражение той же области в зрелом возрасте влияет на более низкие зоны коры, которые теперь от них зависят*. В качестве примера можно привести клинические данные поражения зрительной системы. Поражение у ребенка вторичных (ассоциативных) отделов зрительной коры (теменных и височных) приводит к системному недоразвитию высших процессов, связанных с наглядным мышлением. Поражение этих же зон у взрослого человека может вызвать лишь частные дефекты в зрительном восприятии, оставив сохранными уже сформировавшиеся сложные формы мышления и даже восприятия. Некоторые примеры приведены в гл. 14.

## **АСИММЕТРИЯ ФУНКЦИЙ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА**

Уже ранние анатомические исследования показали, что полушария головного мозга млекопитающих, включая человека, симметричны, т. е. по структуре подобны друг другу во всех отношениях. Однако начиная с XIX столетия стали накапливаться данные об их *функциональной асимметрии*. И в настоящее время функциональная асимметрия больших полушарий головного мозга человека является одной из важнейших проблем физиологии высшей нервной деятельности.

В 1836 г. мало известный сельский врач из Франции Марк Дакс выступил с докладом на заседании медицинского общества в г. Монпелье. В течение долгой службы практикующим врачом Дакс наблюдал много больных, страдающих нарушением речи, которые сейчас известны специалистам под названием «*афазия*». Это наблюдение не было новым — еще древние греки сообщали о случаях внезапной утраты речи при некоторых мозговых травмах. М. Дакс наблюдал около 40 больных с левосторонним повреждением головного мозга, страдающих афазией. Таким образом, М. Дакс впервые связал потерю речи с повреждением определенного полушария головного мозга человека. В своем докладе он сделал вывод, что речь контролируется левым полушарием. Сейчас

это может показаться невероятным, но доклад не вызвал интереса у специалистов и был вскоре забыт. Через год после доклада Дакс умер, не подозревая, что сделал великое открытие, — открыл центр речи и предвосхитил исследование асимметрии полушарий головного мозга человека.

Ситуация резко изменилась только в 1861 г. Молодой нейрохирург Поль Брока сообщил на заседании Общества антропологов в Париже о том, что центр, контролирующий речь, находится в лобных долях. В это время он наблюдал в своей клинике пожилого больного с воспалительным процессом на ноге. Это заболевание возникло совсем недавно, однако больной уже много лет страдал потерей речи и правосторонним параличом (гемиплегией). Больной вскоре умер, и Брока удалось провести посмертное исследование мозга. Он отчетливо выявил очаг повреждения, захвативший часть лобной доли левого полушария. Однако сообщение П. Брока также не произвело на членов научного общества глубокого впечатления. Вскоре он представил еще несколько аналогичных препаратов мозга больных, страдавших потерей речи. Область мозга, разрушение которой приводило к потере речи, стали называть его именем — центр Брока. Термин «афазия» был предложен М. Труссо, современником П. Брока. Сам Брока для обозначения потери речи применял термин «афемия», который сейчас не употребляется.

Из истории науки известно, что сын Марка Дакса, тоже врач, Густав Дакс оспаривал приоритет Брока. Он, например, опубликовал выступление покойного отца с тем, чтобы установить его приоритет. Историки науки расходятся в том, знал ли П. Брока об открытии М. Дакса в то время, когда опубликовал свою работу. Одно остается бесспорным, что Брока представил убедительные данные в пользу связи между афазией (потерей речи) и повреждением левого полушария. Он представил не просто единичные наблюдения, а обширное исследование по этому вопросу.

Концепция, развиваемая Брока, известна теперь как концепция *доминантности полушарий*. К 1870 г. уже ряд исследователей стали понимать, что многие типы расстройств речи могут быть вызваны повреждением левого полушария. Однако первоначально основное внимание уделялось нарушениям моторики речи — *моторной афазии*. Незамеченным оставался тот факт, что больные часто испытывали затруднения и в понимании речи. Немецкий невропатолог Карл Вернике (1876) предположил на основании обширного клинического материала, что задняя треть первой височной извилины левого полушария является «центром сенсорных образов слов» или, как он тогда выражался, «центром понятия слова». Эта область была названа *зоной Вернике* (рис. 13.5). В современной науке такой тип поражения речи обозначают как *сенсорная афазия*.

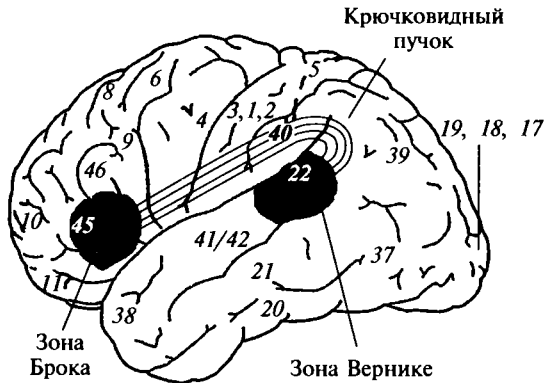


Рис. 13.5. Области доминантного (левого у правшей) полушария человека, в котором локализованы центры речи (цифрами обозначены поля коры больших полушарий, по К. Бродману)

Еще одним подтверждением особых функций левого полушария (по сравнению с правым) стала работа немецкого невролога Гуго Липмана. Он открыл нарушение психической функции при поражении лобного полюса мозга, известное теперь под названием *апраксия*. Апраксия определяется, как неспособность человека выполнять целенаправленные движения по команде. Было показано, что это не связано с непониманием речи. Липман сделал вывод, что левое полушарие управляет как речью, так и «целенаправленными» движениями, но области, ответственные за эти функции, различны. В результате широкое распространение получили представления о взаимоотношении между полушариями. Одно полушарие (у правшей левое) является ведущим (доминантным) для речи и других высших функций, другое (правое) — у правшей находится под контролем доминантного полушария и не имеет особых функций. Его часто называли «молчащим полушарием».

Только в 30-х годах XX столетия накопилось достаточно данных, потребовавших от ученых пересмотреть отношение к функциям правого полушария. Оказалось, что у здорового человека-правши оно обладает особыми *зрительно-пространственными способностями*. Применение различных тестов показало, что больные с поврежденным правым или левым полушарием выполняют их не одинаково. Применялись, в частности, тесты двух видов: назвать увиденное (вербализация) и правильно воспринять пространство. Теперь уже не вызвало удивления, что при повреждении левого полушария страдают вербальные способности. Но оказалось, что у больных с повреждениями верхней теменной коры правого полушария существенно нарушались ориентация и некоторые типы сознания. Например, такие больные не в состоянии были ориен-

тироваться в доме, в котором прожили много лет. У некоторых из них был выражен синдром «*односторонней пространственной агнозии*». Для таких больных не существует левой стороны пространства, например, больной не ест пищу с левой стороны тарелки, иногда игнорируют левую сторону тела и отказывается признать за свою левую парализованную руку. На рис. 13.6 приведен пример того, как у художника после перенесенного инсульта правого полушария частично восстанавливаются функции правого полушария. На первом рисунке, сделанном сразу после приступа, он «не рисует» в контралатеральном (относительно зоны поражения) зрительном поле. Однако даже после полного восстановления большого дефект в нарисованном им портрете был достаточно заметным. Удивительно то, что сходное повреждение левого полушария обычно не вызывает столь выраженного и длительного «игнорирования» правой стороны зрительного пространства. С повреждением правого полушария были связаны определенные виды агнозии, т.е. нарушений в узнавании или восприятии знаковой информации. Одна из самых интересных форм — агнозия на лица, т.е. не-



Рис. 13.6. Рисунок художника с правосторонним инсультом



способность узнавать лица, при этом узнавание предметов и ситуаций может быть не нарушено.

У больных, страдающих тяжелыми расстройствами речи в результате поражения левого полушария, часто сохраняется способность петь. Это дает основание предположить, что пение контролируется правым полушарием. Подтверждением этого может служить наблюдение, что при повреждении правого полушария утрачиваются музыкальные способности, развивается так называемая *амузия*. В качестве примера можно привести выдающегося композитора современности А.Шнитке, который после обширного левостороннего инсульта потерял речь, имел очень значительные нарушения двигательной функции, но продолжал сочинять музыку.

Таким образом, многочисленные наблюдения говорили о том, что представление о «второстепенности» правого полушария и его пассивности не соответствует действительности. Почему так долго, почти 70 лет после открытия П.Брока центра речи, не была оценена роль правого полушария? По-видимому, главной причиной было то, что повреждение правого полушария не приводило к потере каких-либо определенных способностей, а происходили довольно тонкие нарушения поведения больного. Нередко изменения оставались незамеченными или маскировались более очевидными физическими расстройствами у большинства больных после инсульта или наступивших в результате различных мозговых травм. Например, обычно главным последствием инсульта являлся глубокий паралич, маскирующий расстройства более тонких психических функций.

## Локализация речевого центра

Для клинических целей оказалось необходимым знать, какое полушарие является «речевым». Метод прямого картирования, кратко изложенный выше, требует трепанации черепа и, поэтому в ряде случаев совершенно не применим. Другой прием для определения «речевого полушария» состоял в выключении с помощью наркотического вещества только одного полушария (тест Вада). Тест основан на анатомических особенностях кровоснабжения мозга: кровь из правой сонной артерии поступает преимущественно в правое полушарие, а из левой — в левое полушарие. Больной при тестировании лежит на спине с поднятыми руками. Его просят считать до 100 и обратно. Вещество (например, амитал натрия) вводят через одну из сонных артерий. Через несколько секунд наступают драматические изменения: бессильно падает контралатеральная рука по отношению к стороне введения. Это значит, что вещество достигло двигательной зоны руки соответствующего по-

лушария и выключило ее. Кроме этого, больной, если он правша, переставал считать либо на несколько секунд, либо на все время введения вещества в левую сонную артерию.

Тест Вада, так же как метод электрического раздражения, оказался очень полезным для точного определения полушария, контролирующего речь. Было установлено, что в 95% случаев речь у правой контролируется левым полушарием. Вопреки «правилу Брока», у большинства леворуких речевые центры часто находились также в левом полушарии, как у правшей. Примерно у 15% левшей были обнаружены признаки управления речью со стороны обоих полушарий. Были собраны также интересные наблюдения на людях, перенесших мозговые травмы левого полушария в раннем детстве. Среди них значительно чаще встречалась локализация центра речи в правом полушарии или в обоих полушариях; в эту категорию входило 70% леворуких и 19% праворуких больных. Таким образом, результаты исследования говорили о значительных пластических возможностях головного мозга человека.

## Феномены расщепления мозга

В 40-х годах XX столетия было замечено, что сильная эпилептическая активность, возникшая в одном полушарии, распространяется на другое полушарие через мозолистое тело. Для облегчения состояния таких больных стали производить операцию комиссуротомии — рассечения мозолистого тела. В результате одно полушарие анатомически отделялось от другого (процедура *расщепления* мозга, или *комиссуротомия*) (рис. 13.7). Эксперименты на животных показали, что перерезка мозолистого тела оказывала минимальное влияние на поведение: оперированные обезьяны и кошки не отличались по своему поведению от интактных. Исследование первых больных, подвергнутых комиссуротомии, показало, что у них также удивительно мало страдают функции восприятия внешних сигналов и двигательные функции. Вскоре выяснилось, что операция мало облегчала состояние больных эпилепсией, поэтому сейчас ее не делают. Однако исследование больных с «расщепленным мозгом» дали толчок к исследованию функций левого и правого полушарий головного мозга, когда полушария функционировали до известной степени отдельно<sup>1</sup>.

Только в 50-х годах XX столетия проблема асимметрии мозга получила новый толчок в исследованиях американского ученого

---

<sup>1</sup> Следует учитывать, что кроме мозолистого тела в мозге всех млекопитающих, включая человека, существуют также передняя и задняя комиссуры, соединяющие полушария и *plasterium* — комиссура, связывающая гиппокамп двух полушарий.

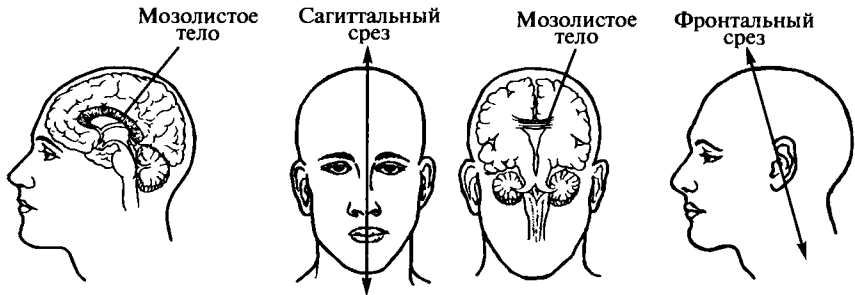
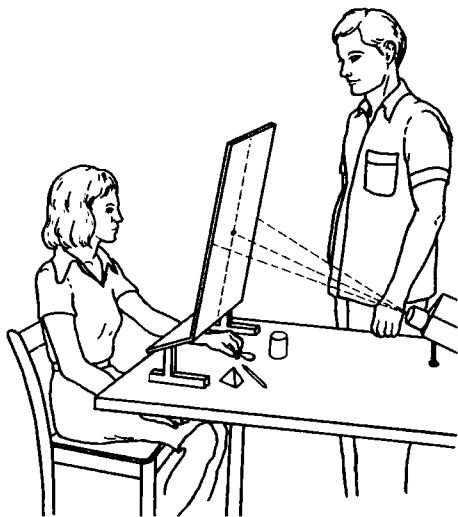


Рис. 13.7. Вид полушарий мозга и мозолистого тела — главной комиссуры, соединяющей полушария, на срезах, сделанных в двух плоскостях

Р. Сперри. Работая на кошках, он хирургически расщеплял зрительный перекрест и перерезал мозолистое тело (*corpus callosum*), при этом информация от одного глаза могла поступать только в одно полушарие. Например, у кошки вырабатывали пищевой инструментальный условный рефлекс на круг (нажимать педаль) и дифференцировку на квадрат (не нажимать педаль). Если эти рефлексы выработать у нормальной кошки, у которой один глаз закрыт, то после обучения она одинаково хорошо выполняла действия, даже если сигналы предъявляли ранее закрытому глазу. У кошки с расщепленным зрительным перекрестом перенос навыка между полушариями также имел место. Если дополнительно перерезать мозолистое тело, то переноса уже не было. Это натолкнуло исследователей на мысль, что операции по расщеплению только мозолистого тела, которые делались больным эпилепсией, были малоэффективны, так как оставались еще комиссуры, по которым эпилептическая активность могла передаваться в другое полушарие. Стало очевидным и то, что ранние представления об отсутствии изменений после комиссуротомии в поведении как животных, так и человека также были неточными.

Больной с расщепленным мозгом совершенно правильно дал отчет о стимулах, которые попадали в правое поле зрения (проецирующееся к «речевому» левому полушарию), хотя был неспособен сказать что-либо о сигналах, появившихся в его левом поле зрения (информация от которого посылалась к «немому» правому полушарию). При этом он «видел» стимулы в левом поле зрения, так что его левая рука (управляемая правым полушарием) могла выбрать увиденный предмет среди нескольких предметов на ощупь (рис. 13.8). У наблюдателя, не знакомого с историей болезни испытуемого, создается впечатление, что левая рука больного имеет свою собственную память. Однако все объяснялось иначе: операция расщепления мозга отъединяла правое полушарие больного от центров левого «речевого» полушария. Левая рука, таким образом,

Рис. 13.8. Приспособления, используемые для латерализации зрительной и осязательной информации и для получения от испытуемого ответа, основанного на осязательных ощущениях



является основным средством, с помощью которого правое полушарие может общаться с внешним миром. То же было видно и по эмоциональной реакции больного. Например, если в правое полушарие (т.е. в левое поле зрения) предъявляли слайд с изображением обнаженного тела, больной краснел и явно был смущен, но на вопрос врача «В чем дело?» отвечал не адекватно: «Ну, доктор, у Вас такая машина!». По реакции больного можно было заключить, что он сам озадачен своей реакцией. Другими словами, правое полушарие восприняло информацию, обработало ее и выдало эмоциональную реакцию, между тем левое полушарие «не знало» того, что видело правое полушарие.

Поведение в повседневной жизни больных, перенесших операцию расщепления мозга, отличалось от поведения здоровых людей. Например, больной рассердившись, замахнулся левой рукой на свою жену, а его правая рука схватила левую, пытаясь ее остановить. Некоторые больные с расщепленным мозгом жаловались, что они больше не видят снов. Поскольку сновидения являются главным образом последовательностью зрительных образов, ученые предположили, что они находятся в введении правого полушария. Операция рассечения мозолистого тела отъединяла этот вид умственной деятельности от речевого полушария и приводила к тому, что больной сообщал об отсутствии сновидений. Вместе с тем если его будили во время сновидения, то, вопреки предположениям, он мог рассказывать о своем сне.

В течение многих лет некоторые неврологи утверждали, что восстановление языковых функций после тяжелого повреждения речевого (левого) полушария в некоторых случаях происходит благодаря тому, что неповрежденное полушарие принимает на себя

выполнение функций поврежденного. Возникает вопрос: почему такое восстановление происходит не у всех людей? Не менее важен и другой вопрос: осуществляется ли речь (языковая функция) неповрежденным полушарием после повреждения «речевого» полушария или она предсуществует в нем, но бездействует в течение почти всей жизни больного? Ответы на эти вопросы пока не известны.

## Межполушарные взаимодействия

Наиболее общий вывод, который можно сделать о специализации правого полушария на основании исследований расщепленного мозга, состоял в том, что оно не связано с лингвистическими функциями, в том числе с экспрессивной речью. Его специализация касается, по-видимому, сложных зрительных и пространственных процессов. Больные с повреждением правого полушария, как правило, плохо выполняют невербальные тесты, включающие манипуляции с геометрическими фигурами, сборку головоломок, восполнение недостающих частей рисунка или фигур и другие задачи, связанные с оценкой формы, расстояния и пространственных отношений. Два теста на зрительно-пространственные способности показаны на рис. 13.9.

Интересные результаты были получены при предъявлении изображений составных лиц. В данном эксперименте использована одна особенность анатомического строения зрительной системы человека: темпоральные участки обеих сетчаток проецируются в ипсилатеральные полушария, а нозальные — в контралатеральные полушария (см. рис. 14.7). Испытуемый находился перед экраном и фиксировал взор на точке в центре экрана (Б). На 150 мс на экране вспыхивало изображение лица, составленного из двух половин (одна половина, таким образом, проецируется в правое, а другая половина — в левое полушарие) (А). Затем испытуемые в спокойной обстановке рассматривали фотографии людей, которые им

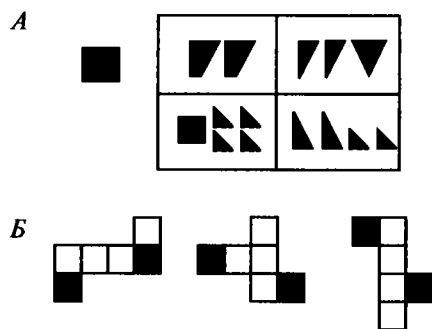


Рис. 13.9. Тесты на зрительное восприятие пространственных отношений.

А. Из какого набора фигур, заключенных в рамки, можно составить квадрат, который показан слева? Б. Если сложить эти развертки в кубы, в каком (каких) из них темные грани образуют одно общее ребро?

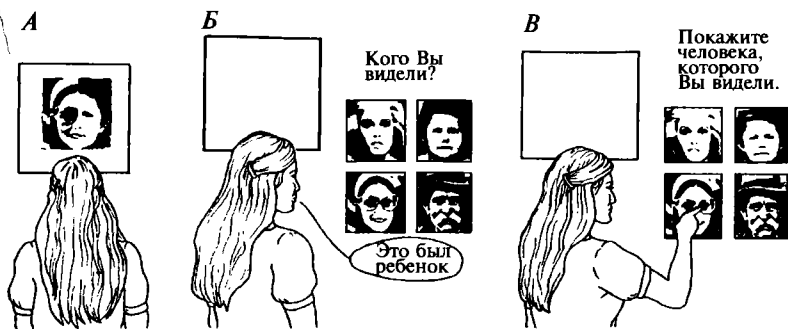


Рис. 13.10. Эксперимент по распознаванию составных лиц правым и левым полушариями головного мозга.

Объяснения см. в тексте

предъявляли (B). В большинстве случаев они выбирали лицо, воспринятое правым полушарием (рис. 13.10). На оба лица, или на лицо, воспринимавшееся только левым полушарием, больные указывали крайне редко. Вместе с тем если испытуемых просили описать лица, которые они видели, число ошибок резко возрастало, и большинство ответов относились к лицам, которые «видело» левое полушарие. Когда задача на узнавание лиц ставилась так, что необходимо участие только левого полушария (требовалось дать только словесный портрет), задание выполнялось хуже, чем это могло бы сделать правое полушарие. Таким образом, еще раз подтверждалось мнение, что левое полушарие участвует в обработке вербальной, а правое — невербальной информации.

В результате проведенных исследований были сформулированы понятия *доминантности* и *компетентности* полушарий. Содержание этих понятий можно пояснить таким экспериментом. Испытуемому предъявляли изображения *мака*, *рога* и *жука* и просили дать ответ на основании фонетического (звукового) сходства стимула с выбираемыми предметами. После предъявления химерного (составного) изображения больного просили указать на картину с изображением предмета, название которого созвучно с названием того, что он видел. Для выбора показывали картинки с изображениями *рака*, *стога* и *лука*. Более чем в 82 % случаев испытуемые указывали на картинки, парные к предметам, предъявлявшимся левому полушарию, независимо от того, какой рукой они это делали. В противоположность этому, если испытуемых просили просто указать на виденный ими предмет (использовались те же стимулы), они показывали на тот, который видело правое полушарие.

Чтобы оценить, обладает ли вообще правое полушарие способностью выполнять подобное задание, исследователи предъявляли

в левом поле зрения (это изображение анализировалось правым полушарием) целое изображение одного мака, рога или жука и просили больных выбрать изображение предмета с созвучным названием. Выполнение оказалось на уровне случайного. Эти результаты интересны по следующим причинам. Они подтверждают, что правое полушарие не способно иметь дело с речью. Вербализация происходит только, когда информация поступает в левое полушарие (доминантное у правой).

Результаты исследований, проведенных на больных с расщепленным мозгом, показали, что каждое полушарие может воспринимать, заучивать, вспоминать, чувствовать независимо от другого. Р. Сперри, ученый из Калифорнии, который за цикл этих исследований получил в 1981 г. Нобелевскую премию, считает, что каждое из полушарий расщепленного мозга обладает независимым сознанием. Исследование расщепленного мозга человека породило целый поток предположений. Стали утверждать, что каждого человека можно отнести к «правополушарному» или «левополушарному» в зависимости от того, какое полушарие направляет основную часть поведения индивида. Из этого предположения могли быть сделаны далеко идущие выводы. Например, Дж. Боген, нейрохирург, участвовавший в исследовании больных с расщепленным мозгом, полагает, что нынешний упор в образовании на приобретение вербальных навыков и развитие аналитического мышления приводит к пренебрежению развития важных невербальных способностей. Он утверждает, что одно полушарие в этих условиях «голодает» и его потенциальный вклад в развитие личности в целом игнорируется.

Интересные данные были получены в клинике мозговой травмы. Так, при пароксизмальном приступе в правом полушарии больной вял, малоподвижен или вообще неподвижен, лицо его асимметрично или застыло в каком-то одном выражении. По выходе из приступа больной рассказывает, что он «летал», «парил», «восторгался», «ползал», «участвовал в фантастических событиях» и т. п. При поражении левого полушария больной в болезненном состоянии может совершать путь с работы домой. Придя в сознание, он ничего не может сообщить врачу о собственных переживаниях в момент приступа. Только сторонний наблюдатель сообщает, как больной выглядел внешне, что говорил, как двигался, какое выражение было на его лице. По мнению врачей, первый случай характеризуется проявлением психосенсорной сферы больного, во второй — проявлением психомоторной сферы. Из характеристики первого больного как бы исключается психомоторная, а из второго — психосенсорная сфера психики. Например, во втором примере в течение 30-минутного приступа больной может совершить две пересадки в метро и правильно проделать путь от метро до дома. Но судя по тому, что он ничего не может рассказать врачу, вос-

принимает сам этот интервал как «пустой», ничем не заполненный. Может вызвать удивление, что стороннему наблюдателю такой больной представляется адекватно активным (он даже говорил с ним). Поскольку больной точно совершал пересадки в метро, скорее всего, он видел, слышал и воспринимал все происходящее кругом, но выйдя из приступа, не сохранил в своем сознании чувственных образов и воспринятых событий. Когда первый больной говорит, что ситуацию переживает как уже виденную, он выделяет именно то, что сейчас (в настоящем времени) развертывающаяся перед ним ситуация лишь ошибочно кажется ему бывшей. Можно предположить, что, по-видимому, психосенсорная деятельность осуществляется в настоящем времени с опорой на содержание прошлого времени.

У второго больного, который в состоянии амбулаторного автоматизма все действия совершал в нужной последовательности (иначе он не смог бы вернуться домой), каждое звено психомоторной деятельности совершается в настоящем времени. Это значит, что все совершаемые им действия ориентированы на будущий результат. По-видимому, сложная последовательная психомоторная деятельность совершается в настоящем времени, но с обращенностью в будущее время.

При поражении правого полушария имеет место ощущение течения времени, при поражении левого полушария — течение времени как бы отсутствует. Сам феномен иллюстрирует удивительное расхождение субъективного восприятия времен — расхождение как бы двух настоящих времен: времени внешнего мира, существующего независимо от больного, функционирующего, общающегося с себе подобными, и индивидуального, субъективного времени только данного больного. Последнее не совпадает, расходится с реальным временем. Это может восприниматься больным как «ускорение хода времени» или «замедление хода времени». Такие наблюдения позволяют думать о сложной организации психических процессов, нарушающихся при поражении правого полушария, или о более сложной временной организации функционирования правого полушария в его совместной деятельности с левым полушарием. Психосенсорная деятельность реализуется как бы в двух вариантах времени: то, что есть в настоящем времени независимо от субъекта внешнего мира, воспринимается как бы через его индивидуальное настоящее время, и это восприятие будет адекватным и полным лишь в случае совпадения, согласования времени физического мира и индивидуального времени субъекта.

Психомоторная деятельность в отличие от психосенсорной осуществляется во времени физического мира, т.е. реальном времени, а не субъективном, преимущественно благодаря функционированию левого полушария (в парной с правым полушарием дея-



тельности). Но активная, целенаправленная, эффективная психомоторная деятельность возможна только тогда, когда реальное настоящее время и настоящее время субъекта оптимально соответствуют друг другу.

Пространственная организация психических процессов, нарушающихся при поражении правого полушария, сложнее тех, что нарушаются при поражении левого. Выше уже были описаны синдром поражения правого полушария мозга и возникновение так называемой *односторонней пространственной агнозии*. Но о каком пространстве идет речь? Наличие описанного феномена заставляет предполагать, что он является результатом *расхождения двух «пространств» — физического пространства внешнего мира, реального, существующего независимо от больного, и «личного» (субъективного) «пространства»* данного больного, существующего потому, что существует сам больной. Согласно гипотезе, индивидуальное пространство больного «изменилось», по-видимому, вследствие повреждения правого полушария — оно «перестало» выполнять роль, заключающуюся скорее в опосредовании восприятия внешнего пространства. Через собственное индивидуальное пространство, по всей вероятности, каждый человек воспринимает то, что происходит во внешнем мире. У здорового человека индивидуальные «пространство и время» в момент восприятия конкретных внешних событий оптимально взаимодействуют, и человек адекватно воспринимает события и предметы внешнего мира.

Высказывается предположение, что психосенсорная сфера организуется как бы в двух пространствах (временах) — прошлом и настоящем, а психомоторная — в реальном пространстве (времени настоящем и будущем) внешнего мира. Анализ психического состояния первого и второго больного, в частности резкое сокращение количества психических процессов и снижение их качества у обоих больных, позволяют думать, что психосенсорная и психомоторная деятельности могут быть эффективными лишь при одновременной парной работе полушарий. В этом случае психическая сфера в целом осуществляется во всех пространствах и временах (прошлом, настоящем и будущем).

Сопоставление пароксизмальных нарушений психического состояния правши при поражении правого и левого полушарий мозга дает основание предполагать, что эти нарушения клинически различны, противоположны по следующим признакам. Психическая сфера сужена в обоих случаях, но за счет сохранения разных ее сторон. Амнезия (забывание событий) у правшей с поврежденным правым полушарием отсутствует, но имеет место при повреждении у них левого полушария. Психическая деятельность с сохранением только психосенсорной сферы и сенсомоторной диссоциацией реализуется в настоящем времени с опорой на прошлое время, а с сохранением только психомоторной деятельности — в на-

стоящем времени с обращенностью в будущее время и в то пространство, которое в том будущем будет реальным. В сознании первого больного неадекватно актуализируется содержание прошлого времени и хуже представлено или отсутствует будущее время, изменено настоящее время и «ослаблено» восприятие пространства. В целом, по-видимому, сохранившееся на время приступа пароксизма психическое состояние первого больного осуществляется в его индивидуальном пространстве и времени, опосредующих восприятие того, что есть в реальном пространстве и времени; психическое состояние второго больного осуществляется в пространстве и времени внешнего мира. Все это может означать, что в норме два полушария работают одновременно: правое — с опорой на прошлое, левое — с опорой на будущее.

Нарушения сознания у первого и второго больного также различны, например, корсаковский синдром и синдром Балинта<sup>1</sup> возникают преимущественно при поражении только правого полушария, в то время как амнестический и бредовый синдромы отмечаются при поражении преимущественно левого полушария. Выказывается мнение, что зависимые от правого полушария психические процессы организованы более сложно и иначе, чем психические процессы, зависимые от левого полушария. Для поражения левого полушария характерно расслабленное состояние больного, он демобилизован, эйфоричен, благодушен. Больные с поражениями правого полушария грубо ошибаются в определении времени суток, длительности событий, в восприятии пространства и пространственного расположения помещений.

У левшей с очаговым поражением мозга чаще встречаются различные нарушения нервно-психической деятельности. У них могут быть иные, чем у правшей, сочетания различных психопатологических явлений: более часты галлюцинации; возможны атипичные проявления встречающихся и у правшей психопатологических феноменов.

## **Пространственно-временная организация психики правшей и левшей**

Описано значительное количество клинических феноменов очагового поражения мозга левшей, отсутствующих у правшей. Эти феномены редки (3—5 % больных). В ходе их разбора создается впечатление о какой-то «противоположной» организации психики левшей по сравнению с правшами в пространстве и времени. Одну группу составляют так называемые *«зеркальные феномены»* (по про-

<sup>1</sup> Односторонняя пространственная агнозия при поражении теменной коры правого полушария.

странству), вторую — феномены предвосхищения (по времени). В качестве примера можно рассмотреть так называемое зеркальное письмо (рис. 13.11). Оно встречается у левшей, а также обнаруживается спонтанно у здоровых детей в возрасте от трех до семи лет. Считают, что оно является необходимым этапом овладения письмом. Леворукие дети начинают писать левой рукой и часто зеркально. Они с трудом преодолевают переход на обычное письмо правой рукой. Зеркальное письмо обнаруживается у 31,8 % обследованных леворуких мальчиков и у 33,3 % девочек, и оно встречается в 17 раз чаще среди умственно отсталых детей (А. А. Капустин, 1924, цит. по Н. Н. Брагиной, Т. А. Доброхотовой, 1988). У таких детей зеркальное написание левой рукой происходит быстрее, и ребенок делает меньше ошибок. В характеристике психического состояния зеркально пишущего левши обычно отмечаются легкость и быстрота письма. У больных имеет место частая внезапность его проявления. У здоровых левшей, в частности в состоянии утомления, также спонтанно возникает зеркальность написания. Такие люди не осознают необычность письма. Некоторые леворукие люди способны писать одновременно двумя руками развернутый текст (обычно — правой рукой и зеркально — левой), но при условии синхронного письма обеими руками.

Наблюдения за зеркально пишущим человеком и рассматривание зеркально написанного текста заставляют задуматься над тем, как в пространстве и времени организуется его психомоторная деятельность. Очевидно, что эта деятельность по написанию определенного текста реализуется во внешнем для пишущего пространстве (в том же пространстве процесс письма объективно наблюдает другой человек). Этой деятельности обязательно предшествует мысль, которую предстоит передать в изображениях букв, слов. При зрительном контроле изображенные буквы постоянно воспринимаются пишущим зрительно и коррегируются в случае ошибок. Перечисленные звенья психомоторной деятельности необходимы для письменной передачи мысли. Этим, по-видимому, и отличается зеркально пишущий левша от обычно пишущего правши.

Зеркальное рисование часто проявляется у детей. Например, ребенок меняет местами верх и низ, правое и левое и не замечает неправильности. Такой феномен встречается и у взрослых. Чаше

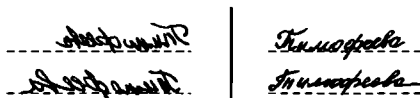


Рис. 13.11. Зеркальное письмо левой рукой (выявилось при одновременном письме обеими руками с закрытыми глазами у здоровой испытуемой со смешанным профилем асимметрии) (по Т. А. Доброхотовой, Н. Н. Брагиной, 1994)

субъект зеркально рисует предмет («по памяти»): непосредственно перед рисуемым сам предмет отсутствует, но знаком ему по прошлым восприятиям. Нередко рисующий не осознает зеркальности изображенного предмета, столь очевидной для стороннего наблюдателя.

Больные левши с мозговой травмой иногда не могут читать правильно, т. е. обычно написанный текст, и не испытывают трудностей при чтении текста, написанного зеркально. Например, описан больной, читавший справа налево, вместо слова «кора» он читал «арок»; вместо «вода» — «адов». При этом он приговаривал: «Нет такого слова». Слова же, написанные зеркально, прочитывал быстро и, по свидетельству врача, «очень уверенно, самодовольно улыбаясь». Когда ему произносили отдельные буквы, он их записывал зеркально и быстро прочитывал каждую букву. При просьбе прочитать какую-либо букву, например, «к», смотрел на нее недоуменно: «Я знаю эту букву, только вы неправильно ее пишете. Вы пишете наоборот. Вы меня проверяете?». Очень интересно отметить, что больной не осознает зеркальность своих действий.

Другой пример описан в книге Н. Н. Брагиной и Т. А. Доброхотовой<sup>1</sup>. Больная 35 лет сборщица одного из заводов Минска, родом из здоровой семьи. Окончила среднюю школу. Особенно успевала по русскому и иностранному языкам. К врачам обратилась в связи с припадками, во время которых она теряла сознание, появлялись судороги, сопровождающиеся прикусыванием языка. После приступа быстро приходила в себя. При обследовании больная неохотно участвовала в беседах с врачом. В момент одной из них она заговорила так, что ее ответы на вопросы врача нельзя было понять. Вот фрагмент беседы.

Врач: Как Вас зовут?

Больная: Оскарев Анин Анвонялу.

Врач: Что Вас беспокоит?

Больная: Ыпутсирп.

Врач: Когда появились приступы?

Больная: Мес тел дазан.

Врач: Какие лекарства Вы принимали?

Больная: Ниспелниф.

Видно, что на вопросы врача, задаваемые обычно, больная отвечала «перевернутыми» словами. При расспросах врача она рассказала, что примерно 2 года назад заметила, что, «не задумываясь», может «перевести» слова, произносимые окружающими людьми, в обратный порядок. На вопрос врача, как же это происходит и что она чувствует в этот момент, больная ответила, что ничего

<sup>1</sup> Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А. Функциональные асимметрии человека. — М.: Медицина, 1988.

объяснить не может, «так как получается само собой». По просьбе врача написала текст в течение 50 с и затруднений в письме не испытывала (рис. 13.12): «Я родилась в городе Быхове. Окончила среднюю школу. Потом начала работать на заводе. Сейчас я работаю на заводе. А сейчас нахожусь у врача на приеме».

В семье пациентки левшей нет, себя считает правой; тесты переплетения пальцев, аплодирования выполняет как левша. При динамометрии сила правой руки составила 37 кг, левой — 33 кг. Ноги симметричны, ведущий левый глаз. На ЭЭГ видны диффузные изменения активности мозга с наличием высокоамплитудных  $\Delta$ -волн в левой височной области. Индивидуальный профиль асимметрии у описанной больной смешанный: левая асимметрия глаза и уха сочетается с правой асимметрией рук и симметрией ног. На рис. 13.12 заметны еще две подробности. Больная пишет маленькими те буквами, которые стоят в начале слова и должны быть прописными. Напротив, прописные буквы завершают слова. Мягкий знак в конце слова опускается. Само письмо отличается от зеркального: в письме переставляются не правые и левые детали букв, а места букв в пространстве слова, причем не случайным образом, а с точным соблюдением обратной последовательности. При чтении такого текста зеркало не поможет.

Могла ли больная обнаружить описанный феномен, если бы имела правый профиль асимметрии, предполагающий ведущую роль левого полушария мозга в обеспечении речевого процесса? Вероятно, нет. Запрет на этот феномен определялся бы временной организацией парной работы полушарий мозга, в ходе которой левое полушарие функционировало бы в настоящем времени с обращенностью в будущее, а правое — в настоящем, с опорой на прошлое время. Такая временная организация парной работы полушарий у правой, по всей вероятности, означает еще и диф-

Я амидор в едород /  
 Евоход  
 Амичноко ююндурс уююки.  
 Моюю амизан татобар  
 ан евоваз.  
 Сагйее л юатобар  
 ан евоваз.  
 Ё а л е сагйее  
 суиюокам у агарв  
 ан емичрл

Рис. 13.12. Обратное письмо больной В-ко со смешанным профилем асимметрии

ференцировку времени (настоящее, прошлое, будущее) и пространства.

В клинике мозговой травмы левшей описан феномен предвосхищения, который во время приступа возникает в сочетании с другими ощущениями — событие воспринимается ими как «уже виденное», «уже пережитое». Этот феномен возможен и у правшей при поражении только правого полушария. Речь в данном случае идет как бы об ошибке восприятия окружающего мира во времени, но больной воспринимает ситуацию так, как будто он уже видел ее в прошлом; ошибка приходится здесь на настоящее-прошлое. Больные испытывают за короткие мгновения припадка еще и ощущение, будто видят и слышат то, чего еще нет, а состоится в ближайшем будущем. Это ощущение невоспроизводимо больным произвольно, оно слишком быстротечно. От больных невозможно получить ответ на главный вопрос: действительно ли видение и слышание предшествуют самому событию? Исключительность здесь, следовательно, в возникновении самого ощущения, не наблюдающегося у правшей. Согласно этому ощущению, левша в момент приступа будто способен с помощью органов чувств воспринять события будущего времени.

Напомним, в норме у здоровых правшей правое полушарие функционирует «в настоящем» с опорой на прошлое время и вне будущего времени. Левое полушарие, напротив, функционирует в настоящем времени с обращенностью в будущее.

Возможность феномена предвосхищения в сочетании с ощущением «уже виденного» при поражении правого и левого полушарий мозга, указывает, по-видимому, на то, что в момент появления ощущения предвосхищения у левшей снимается «запрет» на этот феномен, так как парная работа полушарий протекает у них иначе, чем у правшей.

Пространственно-временная организация психики правшей лучше всего выявляется при поражении правого полушария (здесь имеется прямой повод к такой психопатологической симптоматике): левосторонняя пространственная агнозия, многообразные ощущения измененного течения времени и сопутствующие им характерные нарушения поведения больного. Они, вероятно, не могут быть поняты, если психику человека (нормальную и измененную) рассматривать вне пространства и времени или же думать, что человек живет и психически функционирует только в одном реальном пространстве и времени. Например, нельзя объяснить игнорирование больным левого пространства без допущения опосредования этого феномена индивидуальным пространством больного. В экстраполяции на здорового человека ситуация может выглядеть так: психическая деятельность по чувственному отражению окружающего мира осуществляется как бы через его индивидуальное пространство. Восприятие окружающего мира оказывается тем

более полным и адекватным, чем лучше согласованы индивидуальное пространство субъекта с реальным окружающим пространством.

Феномены измененного течения времени могут проявляться, по-видимому, лишь в случае, если для субъекта кроме реального существует индивидуальное время. Восприятие времени может быть точным, адекватным тогда, когда индивидуальное время субъекта совпадает с реальным временем.

При левостороннем игнорировании пространства и разнообразных ощущениях измененного течения времени грубо нарушается общее психическое состояние больного: неадекватным становится восприятие мира и самого себя, изменяется течение времени (например, мир в сознании больного представляется неподвижным, мертвенным); внешний мир иногда перестает восприниматься, и в своем сознании больные либо повторно переживают эпизоды прошлой жизни («вспышки пережитого»), либо представляют себя в ином, нереальном, фантастическом мире (онейроидные состояния), лишенном пространственно-временных опор. Активная целенаправленная психомоторная деятельность, адекватное поведение, общение с окружающими в таком состоянии человека становятся невозможными. Таким образом, реализующаяся деятельность человека может быть эффективной, адекватной, целенаправленной только тогда, когда пространство и время внешнего мира точно отражаются в его сознании.

С появлением речи познание выходит за пределы реального времени, человек становится способным познать то, чего не видел, не слышал, не осязал. Посредством речи человек мыслит абстрактно и становится социальным существом.

Из клинических наблюдений возникают представления, что индивидуальное пространство человека актуализировано в непостоянной степени и может быть более или менее актуальным даже у здорового человека. При патологии правого полушария у человека-правши актуализация пространства может «ослабляться» или «исчезать». При «исчезновении» пространства возможно возникновение у больного онейроидного<sup>1</sup> состояния. Каждой степени актуализации пространства или времени, по-видимому, сопутствует определенное качество психической деятельности. Вспышки «пережитого» появляются наряду с перерывом восприятия объективной действительности. Для того чтобы зрительное восприятие всех явлений реального пространства было полным и адекватным, необходима достаточная степень актуализации этого пространства. Напротив, адекватность слухового восприятия будет в том случае,

---

<sup>1</sup> Онейроид, или сновидное расстройство сознания, характеризуется причудливой смесью кусков отражения реального мира и обильно всплывающих в сознании ярких чувственных фантастических представлений.

если реальное объективное слуховое пространство и формирующийся у человека его внутренний образ изоморфны, а изоморфность обеспечивается структурами правого полушария. Можно предположить, что в чувственных образах объективных событий это пространство, возможно, «остается» как пространственная метка.

Целостный сенсомоторный акт может быть представлен как пример той деятельности, которая реализуется и в объективном пространстве, и в индивидуальном пространстве субъекта. При этом индивидуальное пространство как бы различно соотносится с психосенсорной и психомоторной деятельностью. Оно включается в формирование первой, «остается» в пространственных метках чувственных образов, составляющих затем содержание прошлого времени субъекта. Оно как бы непосредственно не включается в организацию психомоторных процессов; следов последних не оказывается в прошлом времени субъекта. Этому соответствует скорее иной способ запоминания, где важно не столько хранение, сколько совершенствование движений, действий — всех психомоторных актов. «Вспомнить» — значит поместить образ в соответствующие ему время и среду, или, другими словами, найти ту страницу в жизненной летописи личности, на которой этот образ запечатлелся.

Асимметрия прошлого и будущего, по-видимому, проявляется в сознании левшей и правшей по-разному. В момент переживания ощущения предвосхищения у левши с мозговой травмой, возможно, исчезает асимметрия прошедшего и будущего времени. Судя по клиническим данным, асимметрия уменьшается не из-за произвольного оживления прошлого при отсутствии в сознании большого будущего времени, а из-за того, что прошедшее и будущее время становится сходным, в сознании такого левши утрачивается их различие между собой, индивидуальному будущему времени начинают соответствовать чувственные образы, как и времени прошедшему. Таким образом, в сознании левши с такой патологией нарушается понятие будущего, а не прошлого, как у правшей.



## ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ (ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ)

*Анализатор (определение). Основные принципы сенсорной физиологии (свойства модальности, порог абсолютный и дифференциальный). Закон Вебера — Фехнера. Степенная функция Стивенса. Как видит мир зрительная система лягушки? Принципы организации зрительной системы млекопитающих (организация рецептивных полей нейронов на разных уровнях зрительной системы, многоканальность, колонки). Формирование рецептивных полей в онтогенезе млекопитающих. Зрительный мир человека. Сравнительная физиология слухового анализатора.*

И. П. Павлов выделял *две главные составляющие физиологии высшей нервной деятельности — физиологию временной связи и физиологию анализаторов*. Еще И. М. Сеченов писал о том, что в определение организма нужно включать и внешнюю среду, которая на него влияет. Этот подход был развит в павловской школе, где сложилось представление, что организм уравнивается внешней средой за счет активного приспособления к условиям жизни. Связь организма с окружающей средой тем совершеннее, чем более развито свойство нервной системы выделять из внешней среды сигналы, действующие на организм, анализировать их и объединять (синтезировать) те, которые совпадают с какой-либо деятельностью организма. Анализ и синтез подвергается также информация, поступающая из внутренней среды организма. Например, в организации движения огромную роль играет проприорецепция от двигательного аппарата (мышц, суставов).

Сенсорная функция мозга состоит в определении *сигнальной (биологической) значимости сенсорных стимулов на основе анализа их физических характеристик*. По И. П. Павлову, основной функцией анализатора является разложение «сложности внешнего мира на отдельные элементы». Структурно любой анализатор является *«первичным прибором, состоящим из периферического конца, соответствующего нерва и мозгового конца этого нерва»* (по Павлову).

В современном понимании *анализатор* включает:  
*периферическую часть* — поле рецепторов;  
*подкорковый уровень* — многочисленные пункты переключений информации;

*корковый уровень* — проекции органов чувств в определенные участки коры больших полушарий («корковый конец анализатора», по Павлову).

Анализатор как мозговая система включает несколько каналов передачи и обработки поступающей информации (рис. 14.1), которые, как правило, заканчиваются проекционной зоной коры.

Исследования последних лет установили, что, например, зрительный анализатор включает более десяти каналов. В одних каналах анализируется контур, в других — световой контраст, движение по фону и т. д.

Подробнее см. ниже.

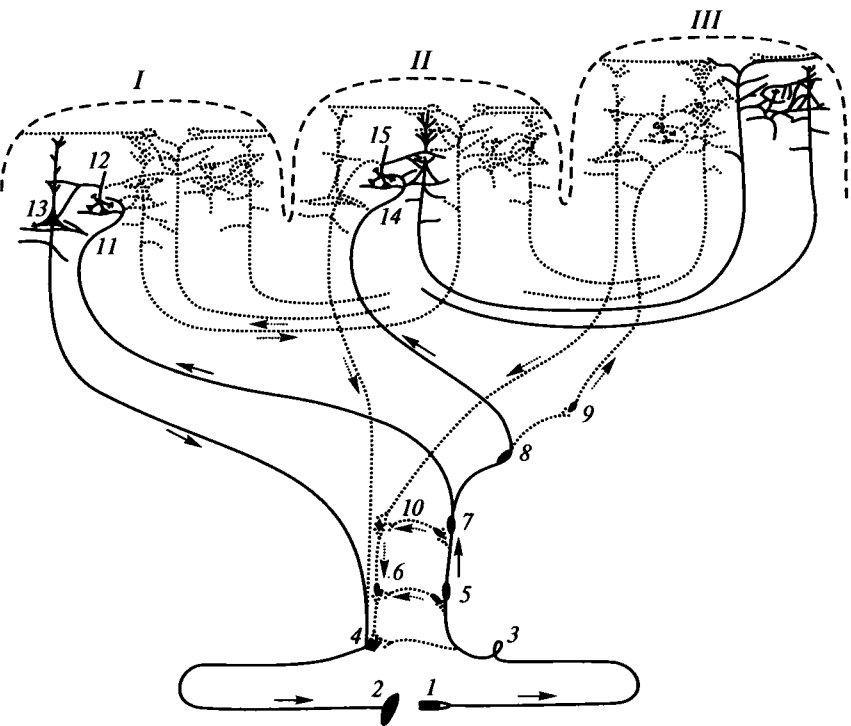


Рис. 14.1. Системы связей первичных, вторичных и третичных полей коры (по Г.И.Полякову, 1965):

*I* — первичные (центральное поле); *II* — вторичные (периферическое поле); *III* — третичные (ассоциативные поля) — зоны перекрытия анализаторов. Темные линии — системы связей коры: проекционных, проекционно-ассоциативных, ассоциативных;

*1* — рецептор; *2* — эффектор; *3* — нейрон чувствительного узла; *4* — двигательный нейрон; *5, 6* — переключаательные нейроны; *7–10* — переключаательные нейроны подкорковых образований; *11, 14* — афферентные волокна из подкорки; *12, 15* — звездчатые клетки коры; *13* — пирамиды V слоя коры

Начнем рассмотрение физиологии анализаторов с *общих принципов кодирования сигналов внешнего и внутреннего мира* организма в центральной нервной системе. Каким образом события внешнего мира переводятся в код нервным импульсом? Как на базе этого возникает то, что психологи называют ощущением?

Животные, в том числе и человек, воспринимают события внешнего мира благодаря рецепторам, которые находятся в соответствующих органах чувств. Факторы, которые возбуждают определенные органы чувств, называются *специфическими сенсорными стимулами*, или просто *стимулами*. Рецепторы реагируют только на определенные, *специфические для них типы сигналов*, или на определенные *модальности*. По этому определению обособленность основных модальностей представляет собой довольно грубый коррелят «качества» стимулов, так как она отделяет звуковые сигналы от световых, холод от соленого и сладкого и т.д. У человека сенсорные стимулы вызывают ощущения соответствующей модальности. Под *ощущением* будем понимать единицу сенсорного опыта. В число модальностей, кроме пяти классических, которые были известны давно (зрительная, слуховая, тактильная, обонятельная и вкусовая), в настоящее время включают еще много других, таких как мышечное чувство, чувство равновесия, чувство жажды, голода и пр.

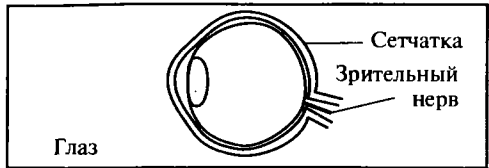
В качестве примера разберем характеристики зрительной модальности. Зрительная модальность обеспечивается глазом (орган чувств в психологии), который включает устройство для фокусирования оптического изображения, поле рецепторов (сетчатка), зрительный нерв и ряд других структур (рис. 14.2). В данном примере модальность имеет характеристики *качества* (яркость, цвет) и *количества* (интенсивность ощущения).

Введем понятие порога. *Абсолютным порогом* называется то наименьшее значение стимула, которое вызывает реакцию соответствующих рецепторов. Под *дифференциальным* (или *разностным*) *порогом* будем понимать то наименьшее приращение стимула, которое изменяет реакцию соответствующего рецептора. Таким образом, мы ввели понятия: *модальность, качество, количество и порог*. Этих понятий достаточно, чтобы описать физиологические механизмы деятельности любого анализатора (сенсорной системы).

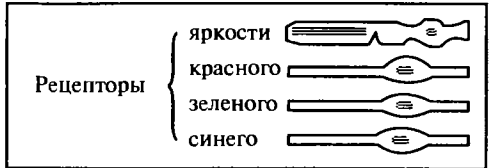
Любое ощущение является комбинацией сенсорных впечатлений. Ощущения интегрируются с учетом предшествующего опыта, и результат этой интеграции называется *восприятием*. Единицами измерения ощущения называют *абсолютный порог* и *дифференциальный порог*. Исследования в этой области сформировали специальный раздел современной психологии — *психофизику*.

Немного из истории психофизики. В 1760 г. немец Г. Бугер исследовал свою способность различать изменения в освещенности

Модальность:  
зрение



Качества:  
яркость, красный,  
зеленый, синий



Количество:  
интенсивность  
ощущения

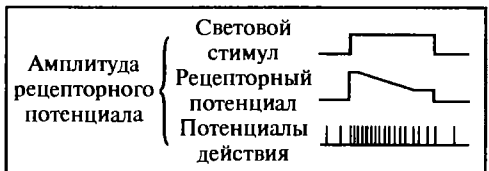


Рис. 14.2. Модальность, количество, качество и их органические субстраты на примере зрения

экрана. Исследователь находился пред экраном из промасленной бумаги, который освещался несколькими свечами, находящимися по другую сторону экрана. К уже горевшим свечам добавляли новые свечи до тех пор, пока исследователь не замечал изменения освещенности экрана. Бугер установил, что отношение освещенности от вновь зажженных свечей к освещенности от уже горевших свечей было величиной постоянной. Это отношение в единицах ощущений можно записать как  $\Delta I/I$  (где  $I$  — исходное ощущение;  $\Delta I$  — минимально воспринимаемый прирост ощущения). В 1834 г. Э. Вебер повторил забытые к тому времени эксперименты Бугера и подтвердил установленную им закономерность ощущений для ряда других модальностей — слуховой, кинетической (ощущение тяжести) и др. В принятых сейчас обозначениях установленную закономерность обозначают как дробь Вебера:  $\Delta S/S = \Delta I/I = \text{const}$  (где  $S$  — стимул,  $\Delta S$  — приращение стимула,  $\Delta I$  — приращение ощущения). Словами записанная формула гласит: *дифференциальный порог для данной модальности величина постоянная.*

Современник Вебера физик Г. Фехнер предложил проинтегрировать дробь Вебера (легко увидеть, что это функция  $1/x$ ). В результате была получена знаменитая формула *закона Вебера—Фехнера*:

$$I = k \lg S.$$

Формула описывает *основной закон психофизики*. Согласно этому закону, шкала ощущений носит логарифмический характер. Простой пример для пояснения. Если поставить рядом два одинаковых звуковых динамика, то ощущение звука возрастет не в 2 раза, а в соответствии с формулой только как десятичный логарифм от 2, т. е. примерно на 30 %. Этот закон позволил ввести *меры ощущений*, которые наиболее близко соответствуют физиологическим характеристикам органов чувств человека. Например, звуковое давление измеряют в децибелах (дБ), а световой поток — в люменах (Лм). На основе этих знаний были построены соответствующие стандарты, которые следует учитывать при конструировании приборов, излучающих свет или звук.

Один из способов измерения ощущения состоит в том, что испытуемому предлагают субъективно оценить свое ощущение, например в баллах. Испытуемый должен определить (субъективно), во сколько раз данное ощущение сильнее стандартного. На рис. 14.3 показаны результаты такого исследования вкусового анализатора. Испытуемый пробовал на вкус растворы лимонной кислоты или сахара (значения соответствующих концентраций отложены по абсциссе). Затем он сообщал, насколько каждый из растворов крепче стандартного (интенсивность субъективного ощущения отложена по ординате). Данные, полученные на разных испытуемых, хорошо аппроксимируются прямыми с разными наклонами. Наклон прямой задается показателем степени  $n$ . Другими словами, полученные экспериментальные данные описываются степенными функциями с разными показателями: здесь  $n = 0,85$  — для лимонной кислоты и  $n = 1,1$  — для сахара. Таким образом, в общем виде можно записать:  $I = k(S - \Delta S_0)^n$ , где  $I$  — интенсивность ощущения;  $S_0$  — пороговая величина стимула. Логарифмируем это соотношение:  $\lg I = n \lg(S - S_0) + k'$ , где  $k' = \lg k$ . Полученное соотношение означает, что ощущение  $I$  является линейной функцией логарифма стимула:  $\lg(S - S_0)$ . Это соотношение называется *степенной функцией Стивенса*.



Рис. 14.3. Зависимость интенсивности субъективного вкусового ощущения (+) и частоты потенциалов действия в волокнах вкусового нерва (•) от концентрации лимонной кислоты и раствора сахара (Р. Шмидт). Шкалы по ординате и абсциссе — логарифмические. Наклон линий соответствует степенным функциям с показателями  $n = 0,80$  и  $n = 1,1$

Возможно, самым удивительным является то, что приведенная выше логика рассуждений подходит к рецептору. Применительно к отдельному рецептору интенсивность стимула кодируется частотой его импульсации,  $F$ . Соотношение между частотой импульсации рецептора и амплитудой надпорогового стимула также может быть описана степенной функцией:  $F = k(S - S_0)^n$ . Вернемся к предыдущему рисунку. Приведенные графики были получены на больших, которым производили операцию на среднем ухе (в связи с уменьшением подвижности стремечка). Во время операции приходилось обнажать ветвь лицевого нерва *chorda tympani*. При помощи микроэлектродов в ней регистрировали импульсную активность одиночных вкусовых афферентов от языка при возникновении вкусовых ощущений, когда испытуемому предлагали лимонную кислоту и раствор сахара. Результаты по регистрации ответов вкусовых афферентов нанесены на этом же графике черными точками. Оказалось, что графики, полученные по субъективным оценкам испытуемых и методом измерения импульсной активности афферентов, совпадают. Можно сделать вывод, что в данном эксперименте вкусовое качество, измеренное субъективно (по отчетам) и объективно (по импульсации афферентов), подчиняется закону Стивенса с одинаковыми показателями наклона графиков,  $n$ .

Для пояснения изложенного разберем схему эксперимента для получения *кривой темновой* адаптации зрительной системы голубя (рис. 14.4). Вначале выработаем два инструментальных условных рефлекса: голубь получает пищевое подкрепление, если клюет ключ  $a$ , когда видит световой стимул (перед голубем располагается лампочка), и если клюет ключ  $b$ , когда световой стимул отсутствует. Управление световыми стимулами организовано таким образом, что однократное нажатие на ключ  $a$  немного уменьшает интенсивность света, а однократное нажатие на ключ  $b$  ее увеличивает. В начале эксперимента голубь клюет ключ  $a$  до тех пор, пока не перестает видеть свет, тогда он переключается на ключ  $b$ . Таким образом, нажатием на каждый из ключей устанавливается интенсивность света на уровне пороговой видимости для голубя. Сразу после затемнения порог составил 1 мкЛм (см. рис. 14.4, Б). Затем он медленно снижался и через 50—60 мин установился на уровне 0,02 мкЛм. В ходе темновой адаптации порог световой чувствительности зрительной системы голубя снизился до 1/100 своего исходного значения. Описанный экспериментальный подход позволяет исследовать характеристики, например, зрительной системы (цветоразличение, контрастную чувствительность и пр.) разных видов позвоночных животных. Так, можно исследовать способность к различению цветов у рыб. У карася вырабатывают условный инструментальный рефлекс, он дергает за бусинку на полоске, например красного цвета. Далее довольно просто выработать дифференцировку на цвета близкого спектра. Некоторые примеры такого типа обучения изложены в гл. 5.

Описанный подход был успешно применен также для *интермодального сравнения интенсивности ощущения*. В этом случае силу из-

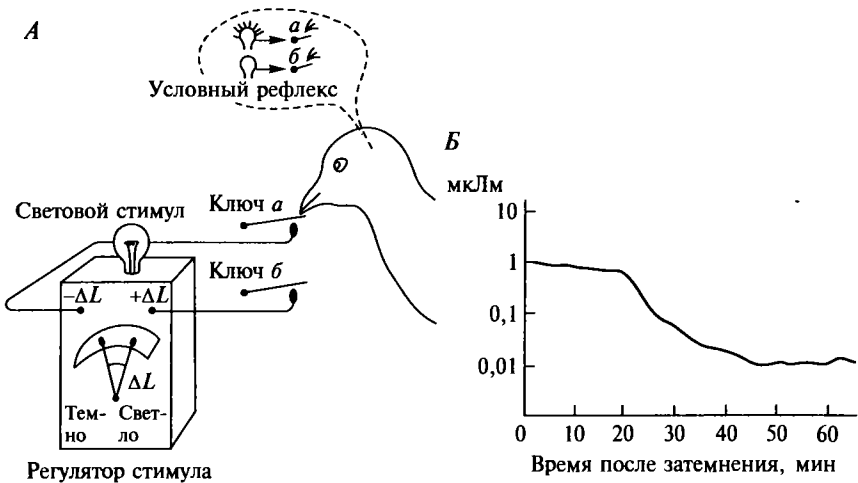


Рис. 14.4. Определение зрительного порога в поведенческом эксперименте на голубе:

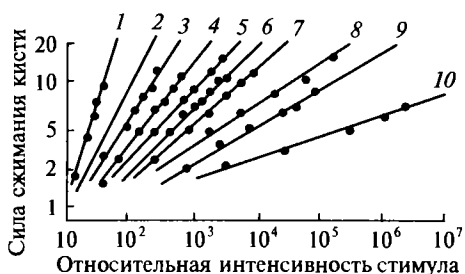
*А* — схема экспериментальной установки. Когда голубь видит свет, он клюет ключ *а*, в результате чего следующий световой стимул оказывается уменьшенным. Когда свет не виден, голубь клюет ключ *б*, что ведет к увеличению следующего светового стимула; *Б* — постепенные изменения пороговой интенсивности стимула, устанавливаемой голубем после выключения яркого фонового освещения

меряемого ощущения выражали по отношению к ощущению другой модальности. Например, испытуемому предлагали сжимать ручной динамометр с силой, соответствующей воспринимаемой интенсивности данной модальности. Оказалось, что для разных модальностей степенные функции имели разный наклон (рис. 14.5).

В настоящее время физиология анализаторов превратилась в обширную область научного знания, которая непрерывно пополняется новыми открытиями. В научной литературе последнего времени все чаще как синоним употребляют термин «сенсорная система», поэтому мы также будем пользоваться этим термином.

В качестве конкретного примера сенсорной системы рассмотрим зрение. В мировой физиологии XX столетия зрение является, пожалуй, самой изученной сенсорной системой. Поэтому именно на примере зрительного анализатора опишем более детальные свойства сенсорной системы. Зрение прекрасно развито в далеко отстоящих друг от друга на эволюционной лестнице животных — от рыб до млекопитающих. В отряде приматов зрение является ведущим анализатором. Напомним также, что высшее приобретение человека — сознание развивалось преимущественно с развитием именно зрения. На современном этапе наших знаний уже невозможно отделить получение зрительной информации человеком от ее осознания.

Рис. 14.5. Интенсивность ощущения как функция интенсивности стимула (по С. Стивенсу): 1 — электрический ток (боль); 2 — для  $n = 1$ ; 3 — тепло; 4 — тяжесть; 5 — давление на руку; 6 — холод; 7 — вибрация; 8 — шум; 9 — ток высокой частоты; 10 — яркий свет. Шкалы по ординате и абсциссе — логарифмические, т. е. прямые линии соответствуют степенным функциям



Рассмотрим зрительную систему низших позвоночных (лягушки) и зрительную систему млекопитающих. Дело в том, что на этих примерах можно показать два типа обработки сигналов внешнего мира — грубую обработку у лягушки и значительно более тонкую у млекопитающих.

## КАК ВИДИТ МИР ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА ЛЯГУШКИ?

Выделение биологически значимых признаков зрительных объектов у лягушки начинается уже в сетчатке. Вспомним, что сетчатка закладывается в раннем эмбриогенезе как выпячивание стенки мозгового пузыря — глазной пузырек. Поэтому оправданно говорить о сетчатке как «мозге, вынесенном на периферию». Зрение лягушки, как и других низших позвоночных, например рыб, относится к *детекторному типу*. Это означает, что зрительная система выделяет в объектах только биологически значимые признаки, например границы между темным и светлым, выпуклый или вогнутый контур и пр.

Эксперимент был поставлен следующим образом. У обездвиженной лягушки регистрировали микроэлектродом активность одиночных ганглиозных клеток, точнее — их аксонов: микроэлектрод погружали в обнаженный зрительных нерв. На стоящий перед лягушкой экран в виде матовой полусферы диаметром 35 см проецировали стимулы. В качестве стимулов использовали черный диск диаметром  $1^\circ$  и прямоугольник размером  $30 \times 12^\circ$ . В сетчатке лягушки было выделено пять типов ганглиозных клеток.

1. **Детекторы постоянного контраста** дают стабильный разряд, если край объекта более светлый или темный по сравнению с фоном входит в рецептивное поле данного нейрона и остается в нем. Нейроны не реагировали на изменение общей освещенности.

2. **Детекторы выпуклости** реагируют на небольшие объекты, пересекающие рецептивное поле, или на выпуклый край темного



тела, движущегося внутри поля или через него. Реакция будет тем сильнее, чем больше кривизна края, если объект меньше  $1/2$  ширины рецептивного поля. Если край передвигается рывками, то реакция сильнее, чем при равномерном движении. При движении через рецептивное поле стимула в виде рисунка из пятен, в котором расстояние между пятнами меньше  $1/2$  ширины поля зрения, реакция практически не возникает, однако если какое-нибудь пятно двигается отлично от остальных пятен, то нейрон реагирует так, словно движется только это пятно. Реакция на общий уровень освещенности отсутствует и зависит только от кривизны края, а не от того, насколько объект темнее фона.

3. *Детекторы движущегося края* реагируют на движущийся край, независимо от того, темный ли это край на светлом фоне или светлый на темном. Реакция возрастает с увеличением скорости движения, но мало зависит от общей освещенности.

4. *Детекторы общего затемнения* реагируют на уменьшение освещенности. Влияние движущегося объекта зависит от его размера и относительной степени его «темноты», но затемнение периферии поля оказывает меньшее влияние, чем затемнение центра.

5. *Детекторы абсолютной темноты* — небольшая группа клеток с большими рецептивными полями, которые разряжаются тем интенсивнее, чем темнее объект.

Зрительная система лягушки устроена просто: аксоны ганглиозных клеток сетчатки проецируются непосредственно в поверхностный слой зрительных долей среднего мозга (*tectum opticum*).

Первые четыре типа детекторов проецируются в определенном порядке, но на разные клеточные слои. Реакции детекторов контраста можно зарегистрировать с поверхностных слоев тектума, а реакции детекторов выпуклости, движущего края и затемнения — соответственно со все более глубоких слоев. Таким образом, тектум содержит пять типов окончаний соответствующих типов детекторов. Каждый слой тектума представляет собой «карту» распределения детекторов одного типа на сетчатке. На эти слои проецируются дендриты более глубоко лежащих нейронов тектума, каждый из которых, следовательно, находится под влиянием нескольких свойств одного специфического участка поля сетчатки. Итак, зрительная система лягушки воспринимает изображение внешних стимулов по распределению комбинаций признаков, регистрируемых описанными типами детекторов. Из описания реакций ганглиозных клеток было сделано заключение, что в сетчатке информация уже высокоорганизована и интегрирована. Дальнейшая организация и анализ зрительной информации в мозге лягушки происходит в тектуме.

У лягушки *tectum opticum* является высшим нервным центром по обработке зрительных сигналов. Сетчатка образует здесь пол-

ную проекцию (ретинопия). Нейроны тектума обладают более сложными свойствами, чем нейроны сетчатки. В этом центре обнаружено еще два типа детекторов.

1. *Детекторы «новизны».* Их рецептивное поле достигает приблизительно  $30^\circ$ , т. е. оно значительно больше, чем у детекторов сетчатки. Детекторы новизны реагируют только тогда, когда зрительный объект движется через рецептивное поле. Реакция зависит от скорости и направления движения, а также от размеров объекта. Реакция никогда не бывает длительной. Разные нейроны воспринимают разные оптимальные направления движения и разные предпочтительные размеры объектов. Для них характерно то, что повторное движение в течение 5—10 с по тому же направлению реакции детектора уже не вызывает. Однако это «привыкание» происходило только к данному направлению движения. При движении объекта в другом направлении реакция детектора восстанавливается.

2. *Детекторы тождества.* При перемещении через рецептивное поле (поле зрения) небольшого ( $1-2^\circ$ ) темного объекта детектор данного типа внезапно «замечает» его, причем куда бы в пределах поля зрения объект ни перемещался. Если он продолжает двигаться, то при огибании углов, поворотах и пр. на фоне постоянного спонтанного разряда происходит активация детектора, т. е. детектор продолжает «следить» за объектом.

Таким образом, зрительная система лягушки уже на уровне сетчатки производит довольно сложный анализ зрительных объектов. В основном он направлен на выделение биологически важных свойств зрительного объекта, таких, как появление в поле зрения границы света и тени, небольших темных объектов и пр. Анализ реакций детекторов «новизны» и «тождества» из tectum opticum указывает на высокий уровень анализа свойств зрительных стимулов, проводимого этими нейронами. Пионеры приведенных исследований (группа американских ученых<sup>1</sup>) ввели новое для сенсорной физиологии понятие — *детектор*.

## ЗРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Функциональная организация зрительной системы млекопитающих (кошки, обезьяны) иная, чем у лягушки. Нейроны всех уровней зрительной системы максимально реагируют на небольшие объекты в виде точек или полосок (темных, светлых или цветных), имеющих определенную ориентацию в пространстве.

Ниже приведено краткое описание функциональных свойств нейронов зрительной системы млекопитающих.

<sup>1</sup> Летвин Дж. и др. Два замечания по поводу зрительной системы лягушки // Теория связи в сенсорных системах. — М.: Мир, 1984. — С. 416—432.

Большинство ганглиозных клеток сетчатки млекопитающих имеют концентрические рецептивные поля. При освещении одной из зон поля ганглиозная клетка возбуждается (*on-эффект*), а при ее затемнении тормозится. Другие клетки, напротив, возбуждаются при затемнении (*off-эффект*). В соответствии с этим различают рецептивные поля с «*on*»-центром (возбуждаются при освещении центра) и «*off*»-центром (возбуждаются при его затемнении) (рис. 14.6). Угловые размеры центральной зоны рецептивного поля у млекопитающих варьируют от 0,5 до 8° (на сетчатке это соответствует пятну диаметром от 0,125 до 2 мм).

Центральную зону рецептивного поля окружает концентрическая тормозная зона. Общий диаметр такого концентрического рецептивного поля составляет 8—12°. Нейроны с наименьшим размером центральной зоны локализуются в центральной части сетчатки (у приматов в области *fovea*, у хищных, копытных и др. — в области *area centralis*). Тормозная кайма вокруг центральной зоны рецептивного поля не обнаруживается при низком уровне освещенности. В настоящее время предполагают, что тормозная кайма образуется горизонтальными клетками сетчатки и функционирует по механизму латерального торможения, т. е. чем сильнее возбужден центр рецептивного поля, тем большее тормозное влияние он оказывает на периферию. Благодаря двум типам ганглиозных клеток с «*on*»- и «*off*»-центрами обнаружение как светлых, так и темных объектов в поле зрения обеспечивается уже на уровне сетчатки. Другими словами, ганглиозные клетки с описанными свойствами составляют черно-белый канал передачи зрительной информации.

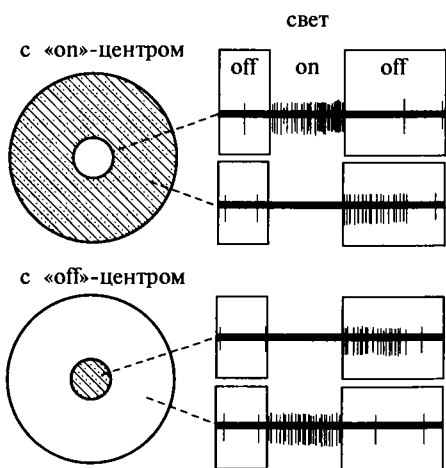


Рис. 14.6. Концентрические рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки (по Д. Хьюбелю, 1974)

У приматов, которые имеют очень хорошее цветовое зрение, существует *цветоопponentная организация рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки*. Она состоит в том, что данная ганглиозная клетка получает возбуждающие и тормозные входы от колбочек, имеющих разную спектральную чувствительность. Например, если «красные» колбочки оказывают возбуждающее действие на данную ганглиозную клетку, то «синие» колбочки ее затормаживают. Обнаружены всевозможные комбинации возбуждающих и тормозящих входов от разных классов колбочек (разных цветоприемников). Благодаря такой организации рецептивные поля отдельных ганглиозных клеток становятся избирательными к освещению определенного спектрального состава. Например, у обезьяны, имеющей трихроматическое зрение, значительная часть цветоопponentных ганглиозных клеток связана в разных вариантах со всеми тремя цветоприемниками: возбуждение от красночувствительного приемника и торможение от сине- и зеленочувствительных приемников; возбуждение от синечувствительных и торможение от зелено- и красночувствительных и т. п. *Ганглиозные клетки сетчатки с цветоопponentными свойствами обеспечивают цветовой канал передачи зрительной информации.*

Ряд ганглиозных клеток сетчатки млекопитающих имеют *дирекционную чувствительность*, которая проявляется в том, что при движении зрительного стимула в одном направлении (оптимальном) ганглиозная клетка активируется, при других направлениях движения реакция снижена или полностью отсутствует. Предполагают, что избирательность реакций этих клеток создается специальными *горизонтальными клетками сетчатки*. Они имеют вытянутые отростки — *теледендриты*, посредством которых горизонтальная клетка затормаживает *биполяры (биополярные клетки)*. Таким образом, *торможение оказывается направленным*: при стимуляции некоторой точки сетчатки тормозятся биполяры в той соседней точке сетчатки, куда направлен теледендрит горизонтальной клетки. Поэтому при последовательном раздражении точек сетчатки в направлении распространения теледендрита стимуляция каждой очередной точки блокирует реакцию биполяров на последующее раздражение соседней точки, и практически все биполяры этой группы не реагируют на раздражение. Ганглиозные клетки, суммируя сигналы от таких групп биполяров, также приобретают *избирательность к движению стимула*. Ганглиозные клетки, избирательные к направлению движения, обнаружены в сетчатке кроликов, кошек, сусликов и некоторых других животных.

Аксоны ганглиозных клеток сетчатки образуют зрительные нервы. Правый и левый зрительные нервы в основании головного мозга млекопитающих частично перекрещиваются (рис. 14.7). У животных с развитым бинокулярным зрением перекрест осуществляется волокнами, идущими только от носовых половин сетчаток, тогда как волокна от их височных половин не перекрещиваются.

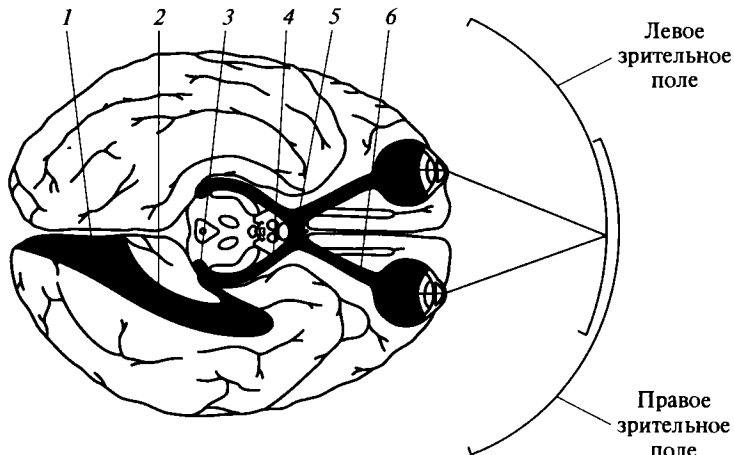


Рис. 14.7. Схема строения зрительной системы человека (вид на мозг с основания):

1 — первичная зрительная кора; 2 — зрительная радиация; 3 — латеральное коленчатое тело; 4 — зрительный тракт; 5 — зрительный перекрест; 6 — зрительный нерв

Распределение перекрещенных и неперекрещенных волокон организовано таким образом, что в кору каждого полушария приходит афферентация от тех частей обеих сетчаток, на которые проецируются контралатеральные к данному полушарию половины поля зрения. На каждой сетчатке имеется условная линия раздела (вертикальный меридиан), по одну сторону от которой (темпорально) расположены ганглиозные клетки, посылающие аксоны в ипсилатеральное полушарие. Линия раздела у ряда животных и человека довольно точно совпадает с проекцией границы между правой и левой половинами поля зрения.

Волокна зрительного нерва (аксоны ганглиозных клеток сетчатки) направляются в дорсальное и вентральное ядра наружного коленчатого тела таламуса, в претектальную зону, верхнее двухолмие и дополнительные зрительные ядра покрышки среднего мозга. При описании зрительной системы мы ограничимся в основном экспериментальными данными, полученными в опытах на млекопитающих (кошка, обезьяна).

### **Анализ зрительных сигналов в наружном коленчатом теле**

Наружное коленчатое тело у млекопитающих включает два основных ядра: дорсальное и вентральное. Большую часть занимает

дорсальное ядро, где происходит переключение афферентных импульсов от сетчатки к зрительной коре. В наружное коленчатое тело каждой стороны мозга поступают волокна от сетчаток обоих глаз.

Помимо дорсального ядра наружного коленчатого тела волокна зрительного нерва оканчиваются также в ряде других таламических ядер: вентральном ядре наружного коленчатого тела, подушке зрительного бугра и др. В каждом из ядер имеется независимое представительство всего контралатерального полушария, организованного в соответствии с принципом ретинотопической проекции. Каждая из этих проекций образована непрямыми зрительными волокнами. Все вышеописанное свидетельствует, что количество каналов обработки зрительной информации еще более увеличивается.

Рецептивные поля нейронов наружного коленчатого тела имеют концентрическую форму, например, центральная зона (у кошки  $1-5^\circ$ ) возбудительная, а кольцевая периферическая — тормозная зона. Так же как и рецептивные поля ганглиозных клеток, все нейроны наружного коленчатого тела можно разделить на два класса: с «on»-центром (освещение центра рецептивного поля активирует нейрон) и с «off»-центром (нейрон активируется затемнением центра). Размер on-зоны у кошки — до  $2^\circ$ , off-зоны — до  $5^\circ$ . В наружном коленчатом теле имеется примерно равное количество нейронов с «on»- и «off»-центрами.

Сходное строение рецептивных полей двух уровней зрительного анализатора — сетчатки и коленчатого тела — дает основание предполагать, что в структуре рецептивных полей нейронов наружного коленчатого тела отражаются свойства рецептивных полей ганглиозных клеток. В настоящее время известно, что тормозное кольцо рецептивного поля нейрона наружного коленчатого тела организуется за счет механизма латерального торможения в нейронной сети коленчатого тела и не зависит от тормозной каймы рецептивного поля ганглиозных клеток сетчатки.

Нейроны наружного коленчатого тела высокочувствительны к объектам, движущимся в поле зрения. При этом имеет место значительное обострение избирательности к направлению движения объекта по сравнению с ганглиозными клетками сетчатки, что проявляется, как правило, в более глубоком подавлении активности нейрона при движении в нуль-направлении.

Подобно нейронам сетчатки, нейроны наружного коленчатого тела у животных с цветовым зрением обладают цветовой чувствительностью. Так, в коленчатом теле обезьяны обнаружены нейроны, центр рецептивного поля которых связан с одним из цветопримемников, а периферия рецептивного поля — с другим. Реакция нейрона на стимуляцию периферии рецептивного поля всегда противоположна по знаку реакции на стимуляцию центра.

Наружное коленчатое тело — это первый уровень, на котором в зрительной системе млекопитающих вследствие неполного перекреста зрительных волокон происходит конвергенция от двух сетчаток. Конвергенция от двух сетчаток — необходимое условие для стереоскопического восприятия трехмерного мира.

## **Анализ зрительных стимулов нейронами коры мозга**

Тонкие гистологические исследования методом ретроградного транспорта прижизненных красителей (например, пероксидазы хрена) показали, что волокна зрительной радиации оканчиваются в разных слоях зрительной коры. Напомним, что зрительная кора млекопитающих содержит шесть слоев, но IV слой распадается на подслои IVa, IVb и IVc.

Поле зрения отдельно представлено во всех трех главных зрительных полях (полях Бродмана 17, 18 или, в современной классификации, — V1, V2 и V3). Наиболее упорядоченное топологическое соответствие имеет место между сетчаткой и полем V1 (у приматов поле 17, шпорная борозда, затылочный полюс).

Представительство сетчатки, например в поле V1, организовано следующим образом. В задней части поля локализуется центральная часть сетчатки. Продвижение по коре в каудальном направлении соответствует переходу в верхнюю часть, а в ростральном направлении — в нижнюю часть сетчатки (рис. 14.8).

В отличие от наружного коленчатого тела основная масса нейронов зрительных областей коры больших полушарий специализирована на выделении ориентированных линий и контуров, которые составляют основные элементы зрительных стимулов. Указанная способность полностью обусловлена строением рецептивных полей корковых нейронов. В отличие от концентрических рецептивных полей предшествующих уровней зрительного анализатора (сетчатка и наружное коленчатое тело) рецептивные поля корковых нейронов имеют параллельно расположенные антагонистические зоны, которые определенным образом ориентированы в поле зрения. Рецептивное поле коркового нейрона, представленное на рис. 14.9, называется «простым». Оно действует как своеобразный шаблон. Если стимул совпадает с этим шаблоном, нейрон реагирует. Избирательность реакции такого нейрона полностью определяется организацией его рецептивного поля. При одновременной стимуляции нескольких точек однородной полосы (on- или off-) этого поля ответы суммируются. Наиболее интенсивный ответ наблюдается в случае стимуляции рецептивного поля полоской (темной или светлой, в зависимости от характера on- или off-рецептивного поля). Однако если стимулирующая полоска одно-

А

Б

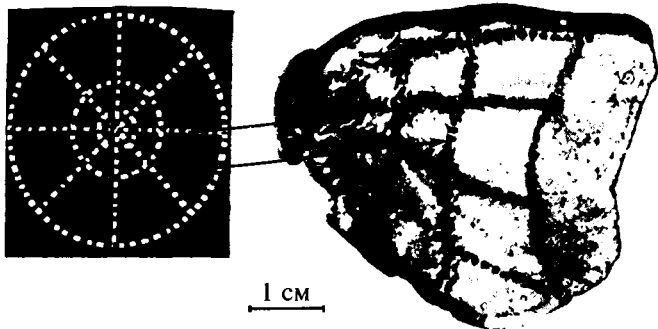
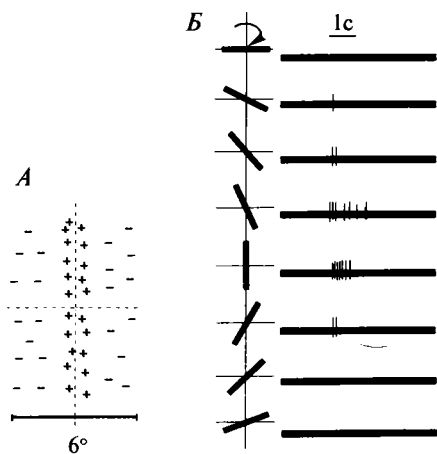


Рис. 14.8. Представительство поля зрения сетчатки в зрительной коре макаки, полученное радиоавтографическим методом (по Д. Хьюбелю, 1974). В центр поля зрения наркотизированной макаки в течение 45 мин подавался стимул в виде мишени с несколькими радиальными линиями (А). Предварительно животному ввели радиоактивную 2-дезоксиглюкозу. Один глаз был закрыт. Б — распределение метки в зрительной коре левого полушария мозга. На этом радиоавтографе представлен срез коры, параллельный ее поверхности. Перед тем как сделать срез, корковую ткань растянули и заморозили. Полукруглые линии стимула отображаются в коре как почти вертикальные линии, а радиальные линии правой части зрительного поля — в виде горизонтальных линий. «Пунктирный» характер каждой линии на радиоавтографе обусловлен тем, что в опыте стимулировался только один глаз и, значит, возбуждались только соответствующие колонки глазодоминантности (по Д. Хьюбелю, 1990)

Рис. 14.9. Избирательность реакции коркового нейрона к ориентации линии (простое рецептивное поле) (по Д. Хьюбелю, Т. Визелю, 1959):

А — организация рецептивного поля («+» — активация нейрона на включение, «-» — на выключение светового пятна); Б — реакция этого же нейрона на различно ориентированные (слева) световые полосы;  $1c$  — длительность стимула





временно покрывает и антагонистическую зону, то ответ нейрона резко уменьшается. Благодаря такой организации рецептивного поля нейрон реагирует не на общий уровень освещенности поля зрения, а на контраст, т.е. выделяет контуры изображения.

Кроме нейронов с «простыми» рецептивными полями в зрительной коре млекопитающих описаны нейроны с избирательной чувствительностью к ориентированным стимулам, но не имеющие в рецептивном поле четко выраженных антагонистических зон. Нейроны этого типа имеют слабую реакцию при стимуляции их рецептивного поля точечным стимулом, но зато хорошо реагируют на оптимально ориентированные полосы. Такая же полоска с другой (не оптимальной) ориентацией либо не вызывает реакции, либо эти реакции очень слабые. Таким образом, торможение реакции возникает при стимуляции тех же участков рецептивного поля, которые при действии оптимально ориентированного стимула ведут себя, как возбуждающие. Эти нейроны имеют «*сложные*» рецептивные поля (рис. 14.10). Характерным свойством нейронов с такими рецептивными полями является их способность реагировать на рисунки, вообще не содержащие определенным образом ориентированных линий, например беспорядочно чередующиеся светлые и темные пятна нерегулярной формы. Это свойство «сложных» нейронов в сочетании с их относительно слабой избирательностью может указывать на то, что они приспособлены для выделения сложных зрительных стимулов.

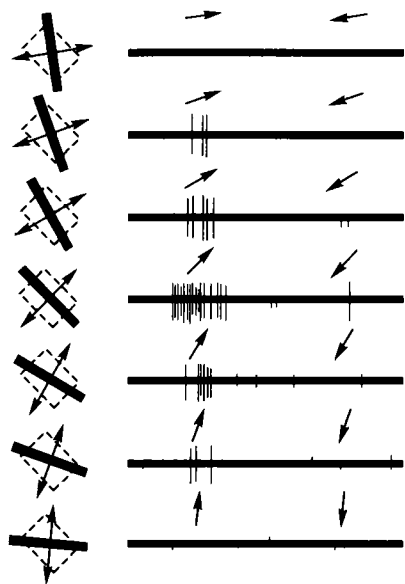


Рис. 14.10. Нейрон зрительной коры (слой IVa) обезьяны, имеющий «сложное» рецептивное поле (по Д. Хьюбелю, Т. Визелю, 1965).

Нейрон реагирует на направление движения черной полоски (показано стрелкой) в поле зрения. Рецептивное поле показано штриховым прямоугольником

Кроме двух указанных выше типов рецептивных полей корковые нейроны имеют также «*сверхсложные*» рецептивные поля. Для оптимальной стимуляции «сверхсложного» нейрона важно, чтобы стимулирующая полоска была не только оптимально ориентирована, но и имела бы оптимальную длину. Увеличение длины полоски сверхопределенной длины приводит к торможению реакции нейронов (рис. 14.11) вследствие наличия по краям их рецептивного поля дополнительных, «*флан-*

говых» тормозных зон. Рецептивное поле «сверхсложного» нейрона может иметь одну или две тормозные фланговые зоны. В связи с этим для максимального возбуждения нейрона необходимо ограничить длину полоски либо с одной стороны, либо с обеих. В первом случае нейрон становится чувствительным к появлению в его рецептивном поле углов. Во втором случае он максимально активируется на определенный размер стимула (его длина ограничивается расстоянием между двумя фланговыми зонами).

Эксперименты с внутриклеточной окраской нейронов, чьи рецептивные поля тестировали, показали, что «простые» рецептивные поля, как правило, имели звездчатые нейроны, тогда как пирамидные нейроны имели «сложные» или «сверхсложные» рецептивные поля. Это соответствие натолкнуло исследователей на предположение, что «простые» рецептивные поля корковых нейронов образуются объединением нескольких концентрических полей наружного колленчатого тела. «Сложные» рецептивные поля представляют собой

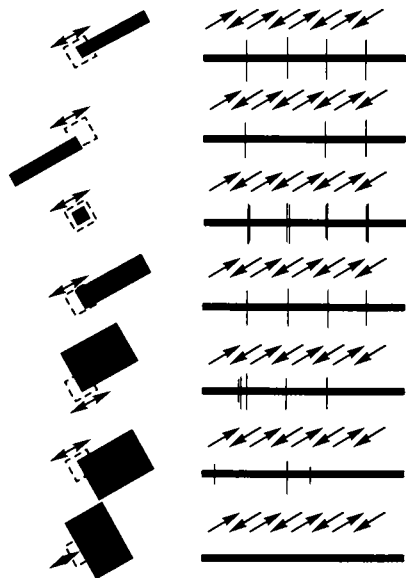


Рис. 14.11. Реакция нейрона III слоя зрительной коры обезьяны, имеющего «сверхсложное» рецептивное поле (по Д. Хьюбелю, Т. Визелю, 1965).

«Активирующая» часть рецептивного поля показана штриховым прямоугольником. Стимуляция этой области движущимся краем активирует нейрон. Продолжительность каждой записи 5 с

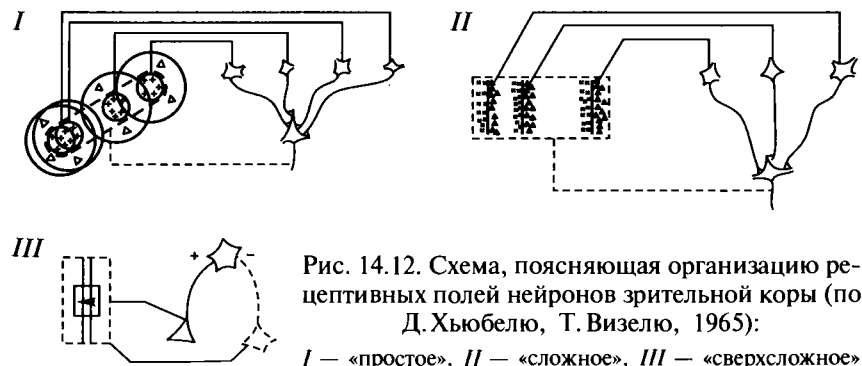


Рис. 14.12. Схема, поясняющая организацию рецептивных полей нейронов зрительной коры (по Д. Хьюбелю, Т. Визелю, 1965):

I — «простое», II — «сложное», III — «сверхсложное»

объединения нескольких нейронов с «простыми» рецептивными полями (рис. 14.12).

Долгое время считали, что рецептивные нейроны корковых нейронов зрительного поля у млекопитающих жестко фиксированы у каждого нейрона. Однако исследования отечественного ученого академика И.А. Шевелева показали, что более половины нейронов зрительной коры кошки оптимально реагируют не на полосы, а на кресты (пересечение полосок). Более того, оказалось, что форма рецептивных полей нейронов зрительной коры кошки зависит от условий зрительной адаптации.

## **Цветоопponentные нейроны в зрительной коре обезьян**

Значительная часть цветоопponentных нейронов зрительной коры приматов имеет «*простые*», или *концентрические, рецептивные поля*. Большинство нейронов с цветоопponentными рецептивными полями встречаются в слое IV коры. Для них характерна цветовая опponentность в пределах центра рецептивного поля: нейрон реагирует возбуждением на стимуляцию одного цветоприемника в центре рецептивного поля и тормозится при стимуляции другого. Одни нейроны реагируют оп-ответом на красное освещение и off-ответом — на зеленое, реакция других обратная. На белый свет эти нейроны не реагируют, так как антагонистические влияния от двух цветоприемников взаимно гасаются.

У нейронов с концентрическими рецептивными полями помимо опponentных отношений между цветоприемниками существуют также обычные для концентрических полей антагонистические отношения между центром и периферией. В результате возникает структура с *двойной цветоопponentностью*. Если воздействие на центр рецептивного поля вызывает, например, оп-ответ на красное освещение и off-ответ на зеленое, то нейрон с такими свойствами сочетает избирательность к цвету с избирательностью к локальным изменениям яркости пятна соответствующего цвета. Эти нейроны не реагируют ни на стимуляцию белым светом (из-за опponentных отношений между цветоприемниками), ни на диффузную стимуляцию светом любой длины волны (из-за антагонистических отношений между центром и периферией рецептивного поля). Максимум реакции регистрируется, если одновременно стимулировать разные цветоприемники в центре и на периферии рецептивного поля. При этом влияние центра и периферии рецептивного поля оказываются синергичными, и реакция на включение и выключение цветных стимулов становится максимальной.

Цветоопponentные нейроны, избирательные к ориентации, могут иметь простые и сложные рецептивные поля. В простом рецептивном поле различают две или три параллельно расположенные зоны, между которыми имеется двойная опponentность: если центральная зона имеет on-ответ на красное освещение и off-ответ на зеленое, то краевые зоны дают off-ответ на красное и on-ответ на зеленое. В сложном рецептивном поле нет отдельных зон с разной спектральной чувствительностью. Нейроны этого типа реагируют только на определенным образом ориентированные линии предпочитаемого цвета или цветовконтрастные границы. Большинство цветоопponentных нейронов коры у обезьян связаны с красно- и зеленочувствительными цветоприемниками, с синечувствительными цветоприемниками связано значительно меньше нейронов.

Во вторичной (поле V2) и третичной (поле V3) областях коры описаны те же типы нейронов, что и в поле V1 — первичной зрительной области. Вместе с тем между этими полями существуют количественные различия. Так, в полях V2 и V3 зрительной коры обнаруживается относительно большее количество нейронов, имеющих «сложные» и «сверхсложные» рецептивные поля. Предполагается, что информация, выделенная нейронами первичного зрительного поля V1, далее передается для обработки во вторичную (поле V2) и третичную (поле V3) области коры.

## **Колончатая организация зрительной коры**

При погружении микроэлектрода перпендикулярно поверхности зрительной коры, как и в других корковых проекционных зонах (моторной, слуховой и т. д.), по ходу электрода всегда встречаются нейроны с близкими свойствами. Они объединяются в колонки по признаку организации своих рецептивных полей: в одной колонке собраны нейроны примерно с одной ориентацией рецептивных полей (рис. 14.13). Сдвиг точки регистрации, например в коре кошки, приблизительно на 200 мкм в тангенциальном направлении соответствует повороту ориентации стимулов примерно на  $30^\circ$ , так что полный набор нейронов со всеми предпочитаемыми ориентациями в пределах  $180^\circ$ , так называемый ориентационный домен (гиперколонка), занимает на поверхности коры кошки 700—1200 мкм.

Еще выше упорядоченность в расположении ориентационных колонок в зрительной коре обезьян. Смещение регистрирующего микроэлектрода в коре на каждые 25—50 мкм в тангенциальном направлении приводит к повороту рецептивного поля регистрируемых нейронов в одном и том же направлении (по часовой стрелке или против) на величину примерно  $10^\circ$ , так что полный набор колонок со всеми ориентациями рецептивных полей в пределах

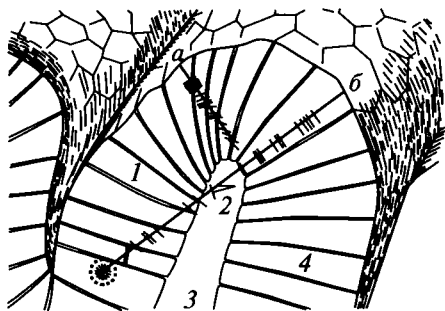


Рис. 14.13. Расположение нейронов. Функциональная архитектура клеток зрительной коры кошки напоминает колонки, хотя под микроскопом строение такого типа и не видно. Линии *a* и *б* показывают пути прохождения двух микроэлектродов; пересекающие их короткие линии — ориентация обнаруженных рецептивных полей. Клетки в одной колонке имеют одинаковую ориентацию рецептивных полей, изменение ориентации говорит о том, что электрод вошел в новую колонку (по Д. Хьюбелю, 1965):

1 — аксоны клеток коры; 2 — афферентные волокна наружного коленачатого тела; 3 — белое вещество; 4 — серое вещество

180° занимает в коре участок 500—1000 мкм — *гиперколонки*. В пределах этого участка отдельные колонки в зрительной коре обезьяны в поперечном (параллельно поверхности коры) сечении имеют вид узких полосок шириной 25—50 мкм. Таким образом, под *гиперколонкой* понимается участок коры, включающий набор ориентированных колонок (с ориентациями в пределах 180°) и перекрывающиеся с ними две *окулодоминантные колонки*. Такая гиперколонка обрабатывает информацию от определенных участков сетчатки; информация от соседних участков обрабатывается такими же соседними гиперколонками.

Однако из выше изложенного не следует, что нейроны, составляющие колонку, в функциональном отношении совершенно однотипны. Например, в зрительной коре кошки одна колонка содержит нейроны с «простыми» и «сложными» рецептивными полями. В этом случае общим признаком будет только ориентация рецептивных полей отдельных нейронов. В одной колонке могут находиться нейроны с одинаковой цветоизбирательностью и другими однотипными свойствами.

Упорядоченность в размещении нейронов зрительной коры обезьян имеет место не только по вертикали в виде колонок, но и по горизонтали. Так, например, нейроны с «простыми» рецептивными полями находятся преимущественно в глубине III и IV слоев. Нейроны со «сложными» и «сверхсложными» рецептивными полями локализованы в основном в верхних (II и верхняя часть III) и нижних (V и VI) слоях коры.

## Формирование свойств нейронов зрительной коры в онтогенезе

Для лучшего понимания описанных механизмов выделения различных свойств зрительных стимулов кратко рассмотрим, как формируются реакции нейронов зрительной системы в онтогенезе. Установлено, что у одно- и двухнедельных котят избирательные свойства корковых нейронов уже сформированы, т. е. они образовались исключительно за счет генетических программ в отсутствие зрительных стимулов (котята в этот период еще слепые). Вместе с тем если у котенка в течение первых 2—3 месяцев жизни исключить предметное зрение (зрительная депривация), например одним глазом, то нейроны коры, соответствующие этому глазу, теряют ориентированные зрительные поля. Интересно, что свойства нейронов наружного коленчатого тела при этом заметно не страдают. Отсюда был сделан вывод, что свойства корковых нейронов определяются исключительно внутрикоровыми связями. У котят период, чувствительный к депривации, начинается после 4—5 недель после рождения и длится до 6—8 недель жизни. У низших обезьян этот период длится значительно дольше: начинается через 1—2 месяца после рождения и продолжается до 1,5—2 лет. В гл. 7 был приведен пример с воспитанием котят в определенной зрительной среде. Например, если котята в течение первых месяцев после рождения видят только вертикальные полосы (черно-белые) или только горизонтальные, то в более поздние сроки в зрительной коре обнаруживаются нейроны с ориентацией рецептивных полей, соответствующих зрительной среде периода воспитания.

Из экспериментов подобного типа было сделано два важных вывода:

1) межнейронные связи, соответствующие данному виду животного, программируются генетически;

2) в то же время в раннем онтогенезе имеется период, чувствительный к воздействию условий среды обитания данного вида.

Такое двойное обеспечение межнейронных связей представляется биологически целесообразным.

## Бинокулярное зрение

Основой бинокулярного стереоскопического зрения является оценка *различия (диспаратность) изображений на сетчатках обоих глаз*. Известно, что 84 % нейронов зрительной коры бинокулярны. Они реагируют при одновременной стимуляции двух сетчаток, при этом нейроны одной колонки имеют близкие значения диспаратности. Благодаря тому, что правый и левый глаза рассматривают один и тот же объект с разных точек, изображения объекта на

правой и левой сетчатке несколько различаются. Это различие изображений зависит от того, насколько приближен или отдален объект относительно точки пересечения оптических осей двух глаз (*точка фиксации*).

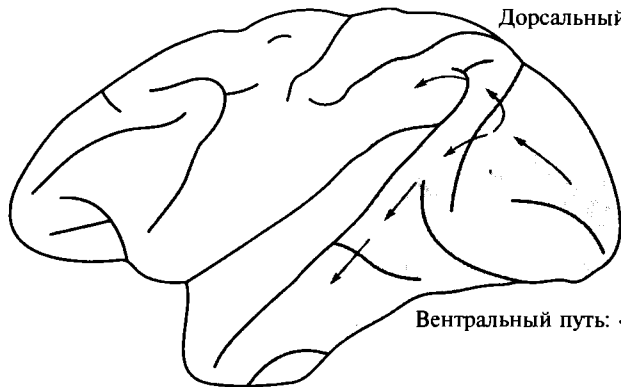
Нейрофизиологической основой бинокулярного зрения является взаимодействие двух рецептивных полей, которые имеются у каждого бинокулярного нейрона зрительной коры (на контра- и ипсилатеральной сетчатке). Каждый бинокулярный нейрон избирателен к какой-то одной определенной диспаратности, а поскольку диспаратность зависит от удаленности объекта, реакции бинокулярных нейронов оказываются избирательными к определенной удаленности. В коре имеется целый набор нейронов с разной диспаратностью. Эта совокупность нейронов обеспечивает измерение удаленности объекта. Механизм диспаратности лежит в основе *стереоскопического зрения*.

### **Обработка зрительных стимулов в экстрастриарных полях коры**

Исследования мозга низших обезьян показали, что анализ зрительной информации не завершается в полях стриарной коры (V1, V2, V3). От поля V1 начинаются пути (каналы), в которых производится дальнейшая обработка зрительных сигналов. Один путь, идущий в дорсальном направлении, участвует в формировании *пространственного зрения*, другой путь — вентральный — участвует в формировании *предметного зрения*. Например, как видно из приведенной схемы (рис. 14.14), зрительная информация поступает к нейронам поля V4 (находится на стыке височной и теменной областей) по нескольким каналам. В поле V4 имеется весьма грубая ретинопия. Локальное разрушение этого поля у обезьяны нарушает константное восприятие цвета, но не изменяет восприятие формы. Однако при более обширных повреждениях поля у обезьян страдало восприятие как константности цвета, так и формы.

Обработка зрительной информации, дающей представление о форме, как предполагают, происходит в нижневисочном поле. Эксперименты с локальным повреждением этой зоны, а также регистрация реакций отдельных нейронов показали, что нейронные сети здесь, по-видимому, участвуют в таких функциях, как зрительное дифференцирование различных объектов во внешней среде. На всем пути от V1 к нижневисочному полю наблюдается устойчивая тенденция увеличения площади рецептивных полей отдельных нейронов. Поведенческие эксперименты на обезьянах показали, что разрушение нижневисочного поля приводит к потере способности узнавать зрительные объекты. Предполагают, что это обусловлено потерей способности устанавливать эквивалент-

Дорсальный путь: «Где?»



Вентральный путь: «Что?»

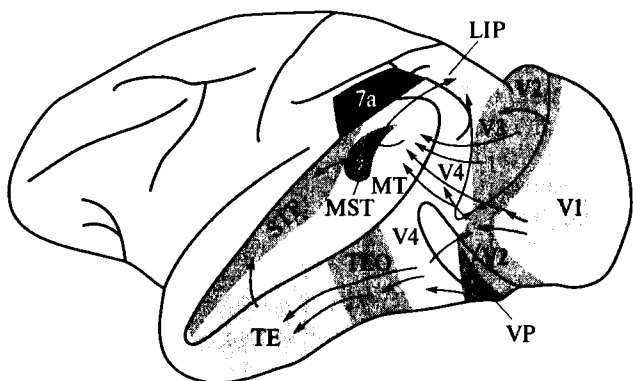


Рис. 14.14. Схема корковых зрительных полей макаки (по М. Мишкину, 1983).

Стрелками показано прохождение зрительных сигналов при их обработке в корковых полях. STP — передняя часть височной доли; TE — нижняя часть вентральной височной доли; TEO — срединная височная кора; MST — верхняя часть медиальной височной доли; MT — медиальная височная доля; LIP — латеральная часть внутривисочной доли; V1—V4 — подразделения зрительной коры (V — от visual); VP — вентральная задняя область; 7a — поле по карте Бродмана

ность изображения от одного и того же объекта, если он проецируется на разные участки сетчатки.

Нейроны нижневисочной области лучше реагируют не на простые стимулы (точки, полосы и пр.), а на объекты со сложным контуром. Например, в этой области обнаружены нейроны, которые избирательно активировались при предъявлении в качестве зрительного стимула изображения фигуры человека (рис. 14.15). Наиболее часто нейроны такого типа обнаруживаются в передней височной области коры. Биологическое назначение такой важной способности приматов, как узнавание сложных объектов, особенно лица, совершенно очевидно: именно она, по-видимому, лежит в



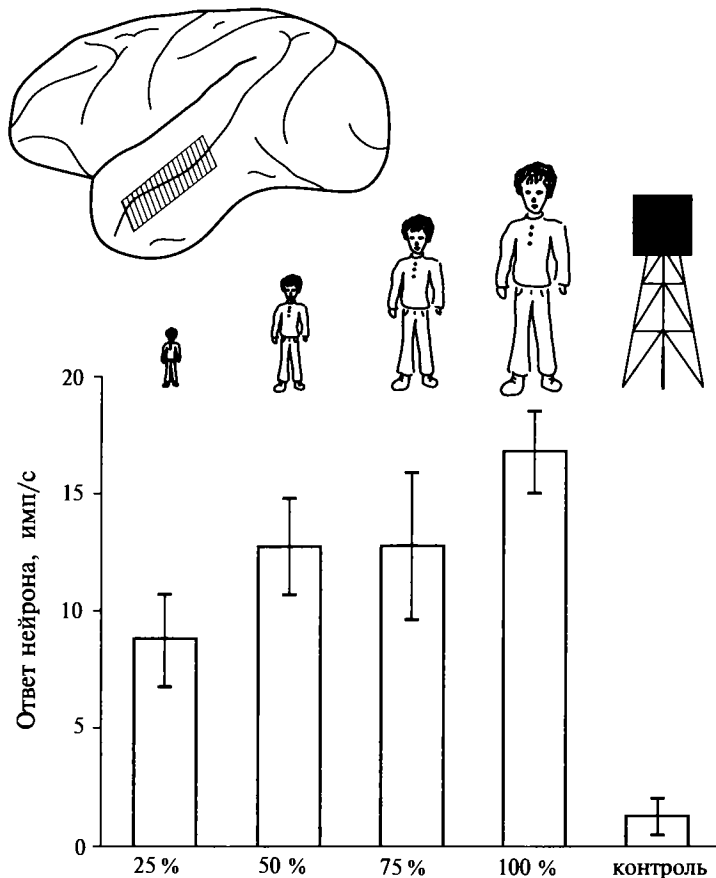


Рис. 14.15. Ответы нейрона из нижневисочной коры макаки на предъявление изображения фигур человека разного размера (по К. Ашбридж и др., 2000). По оси абсцисс — размеры предъявляемых изображений: 100 % — 1,73 м; 75 % — 1,3 м; 50 % — 0,87 м; 25 % — 0,43 м и контрольный стимул

основе социальных функций коммуникации, определения принадлежности к группе и т. д.

Наблюдения за эффектами разрушений нижневисочных областей коры приводят исследователей к выводу, что в этом случае не страдают базисные свойства восприятия, такие как острота зрения и восприятие цвета, но выходят из строя механизмы высшего уровня анализа. Одно из предположений, например, состоит в том, что нарушается выделение зрительных объектов какой-то одной категории. Например, страдает различение лиц в категории, которую можно обозначить как «лица обезьян». Предполагают, что животное не способно удерживать в памяти объект в течение 30—60 с

после его предъявления, т. е. каждое предъявление для этой обезьяны будет «новым объектом». По мнению некоторых ученых, функция зрительной памяти нижневисочной коры существенно усиливается влияниями со стороны миндалины и гиппокампа.

По другому каналу (дорсальному) формируется *механизм пространственного зрения*. Канал также начинается от поля VI (слой IYb) и далее проходит через средневисочную кору. В этих областях коры ретинопия довольно грубая. Нейроны высокоселективны к диспаратности, скорости и направлению движения объектов зрительного мира. К общей характеристике нейронов средневисочной коры относится тенденция возрастания размеров рецептивных полей в 60—100 раз в зависимости от расстояния от fovea. Нейроны хорошо реагируют на движение объектов на текстурированном фоне. Локальное разрушение этих зон не влияет на контрастную чувствительность и способность глазного яблока совершать саккады<sup>1</sup>, но резко ухудшает способность обезьяны реагировать на движущиеся объекты в зрительном поле. Однако спустя некоторое время после операции эта способность в значительной степени восстанавливается, свидетельствуя о том, что область средневисочной коры, по-видимому, не является единственной зоной, где производится анализ движущихся объектов в зрительном поле.

## **Роль верхних двухолмий в анализе зрительных стимулов и движений глаз у млекопитающих**

Ориентация головы с находящимися в ней телерецепторами на зрительные стимулы, которые появляются в поле зрения, играет большую роль в поведении позвоночных животных. Особенно сильную ориентировочную реакцию вызывают движущиеся объекты. Одной из ведущих структур, обеспечивающей ориентировочное поведение у млекопитающих, является верхнее двухолмие. У обезьяны верхние слои содержат нейроны, реагирующие на появление небольших зрительных стимулов. Подавляющее число нейронов этой области реагируют на движение зрительных стимулов в любом направлении и лишь около 10 % нейронов — на движение в одном, предпочтительном направлении (*дирекционно селективные нейроны*). Ответы обоих классов нейронов уменьшаются при раздражении стимулами больших размеров. Это свидетельствует о наличии тормозной зоны, окружающей центральную возбуждательную зону рецептивного поля.

На поверхности двухолмия имеется упорядоченная проекция сетчатки (*ретинопия*). Например, нейроны ростральной части

<sup>1</sup> *Саккады* — скачкообразные содружественные перемещения глазного яблока при рассматривании объектов.

двухолмия имеют зрительные рецептивные поля, локализованные в районе вертикального меридиана<sup>1</sup>. В каудальной части находятся нейроны с рецептивными полями в латеральной области зрительного поля. При погружении микроэлектрода вертикально поверхности двухолмия местоположение зрительных рецептивных полей не изменяется (*колончатая организация*), но рецептивные поля нейронов, расположенных более глубоко, имеют, как правило, большие размеры. Чем ближе рецептивные поля нейронов к fovea, тем меньше их угловые размеры, и наоборот, чем дальше от fovea, тем размеры больше (до 20°).

В нижних слоях серого вещества двухолмия находятся нейроны, которые не реагируют на зрительные стимулы, но имеют так называемые *моторные поля*, т.е. нейрон максимально активируется при саккаде глаза в определенном направлении. Активация нейронов этого слоя всегда опережает на десятки миллисекунд саккады глаза. Это безусловно свидетельствует, что их активация «запускает» саккаду. При этом реакция нейрона не зависит от способа вызова движения глаза (предъявление зрительного стимула в определенной части зрительного поля, спонтанном движении глаза в темноте или нистагме, вызванном стимуляцией вестибулярного аппарата). Локальная электрическая стимуляция двухолмия в зоне нахождения таких нейронов вызывает саккады глаза соответствующего направления.

Таким образом, на нейронах верхних слоев двухолмия имеется полная упорядоченная сенсорная проекция сетчатки. Нейроны нижних слоев также ретинотопически упорядочены, и их моторные поля совпадают с соответствующими зрительными полями нейронов верхних слоев. Нейроны промежуточных слоев имеют упорядоченные соматические проекции передней части животного (головы, верхних конечностей), а также упорядоченные проекции слухового пространства. Все это указывает на большую роль зрительного двухолмия в механизме ориентировочного поведения.

## ИССЛЕДОВАНИЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА

Психофизиология зрения человека исследуется уже более двух веков, однако только современные нейрофизиологические данные, полученные преимущественно во второй половине XX в., позволили адекватно оценить феноменологию зрения человека, а также объяснить клинические феномены поражения различных частей зрительного анализатора человека. Перечислим некоторые проблемы, которые уже больше двух веков решает психофизиология зрения.

---

<sup>1</sup> *Вертикальный меридиан* — это условная вертикальная линия, проходящая через центральную ямку. Она разделяет сетчатку на назальную и темпоральную половины.

Механизм *слияния изображений*. полученных каждой из сетчаток в одно изображение («два глаза — один мир»), основан на свойствах так называемых диспаратных нейронов, которые описаны выше.

Проблема *константности* зрительного мира была сформулирована в XIX столетии Г. Гельмгольцем. Действительно, мы видим зрительный мир вокруг нас постоянным, независимо от того, что изображение на сетчатке постоянно смещается: мы ходим, вращаем головой, активно рассматриваем окружающий нас мир. Гельмгольц предлагал провести простой эксперимент, надавливая на глазное яблоко, сместить глаз и пронаблюдать изменение зрительного восприятия. Оказалось, что при этом мир моментально теряет свойство постоянства — он смещается.

Современная клиника знает ряд заболеваний мозга, при которых константность восприятия нарушается, например синдром Миньера (воспаление VIII нерва и распространение инфекции в область *area acustica* продолговатого мозга). Во время приступов болезни возникает ощущение, что окружающий мир «падает», «крутится» и т. п. Подобные иллюзии часто испытывают космонавты при приступах «космической формы болезни движения».

Константность зрительного восприятия проявляется также в том, что мозг «знает», каков реальный размер рассматриваемых объектов. Это «знание» извлекается из сопутствующих признаков и требует обучения. Каждый может проделать простой опыт. Если пристально, в течение нескольких десятков секунд смотреть на ярко освещенное окно, а затем перевести взор на лист белой бумаги размером А4, то глаз увидит негатив оконного переплета (так называемый *последовательный образ*), уместающийся в этот лист. Однако если посмотреть на белую стену комнаты, то последовательный образ займет всю стену. Таким образом, линейные размеры изображения на сетчатке одинаковые, но «интерпретация» мозгом зависит от размеров экрана, на котором рассматривают изображение.

Многочисленные этнографические исследования также показывают, что воспринимаемый размер объекта зависит от предшествующего зрительного опыта. Например, когда пигмей (житель густых тропических лесов) впервые в своей жизни увидел пасущихся в поле коров, он спросил: «Как называются эти насекомые?»

Для зрительного восприятия чрезвычайно важны глазодвигательные реакции. Например, расстройство вестибулоокулярного рефлекса, которое наблюдается при некоторых неврологических заболеваниях или у космонавтов в условиях невесомости, приводит к неспособности стабилизировать изображение на сетчатке и вследствие этого — к потере рассматриваемого объекта из поля зрения.

В эволюции зрения высших млекопитающих четко прослеживается совершенствование зрения в направлении «видеть → рассматривать». В последнем случае зрительная система исследует окружа-

ющий мир *активно*. У приматов, в том числе у человека, сетчатка дифференцируется: выделяется область зрительной ямки (fovea) с высокой плотностью колбочек (фоторецепторов дневного зрения). Размер fovea у человека достигает приблизительно  $2^\circ$ . Для рассматривания деталей зрительных объектов необходимо, чтобы они фокусировались на область fovea (при рассматривании лица, например, такими деталями являются глаза, губы, общий овал лица) (рис. 14.16). Для этой цели у приматов, в том числе у человека, развиваются активные движения глаз — *саккады*. Благодаря саккадам глаза активно рассматривают (*сканируют*) окружающий мир. Саккадические движения двух глаз производятся содружественно и при встрече «интересных» зрительных объектов включаются движения вергенции, следствием которых является не только помещение изображения этого объекта на сетчатку, но также осуществляется процесс слияния (совмещения) двух изображений в одно и включается механизм объемного зрения (напомним, что изображение на каждой из сетчаток плоское).

Задача мозга — вычленить *инвариантные признаки объектов* из непрерывно меняющегося потока информации. Современная наука пришла к выводу, что *мозг активно конструирует зрительный мир*. Важная роль в этом процессе принадлежит зрительному вниманию. Мы будем придерживаться «трехуровневой гипотезы саккадной системы» (рис. 14.17), которая предполагает три этапа в программировании саккады: 1) процессы внимания; 2) «принятие решения» о производстве саккады и 3) определение характеристики саккады (направление, начальная скорость и др.). Эта идея получила название «*премоторной гипотезы*» внимания, согласно которой зрительное пространственное внимание «вмонтировано» в

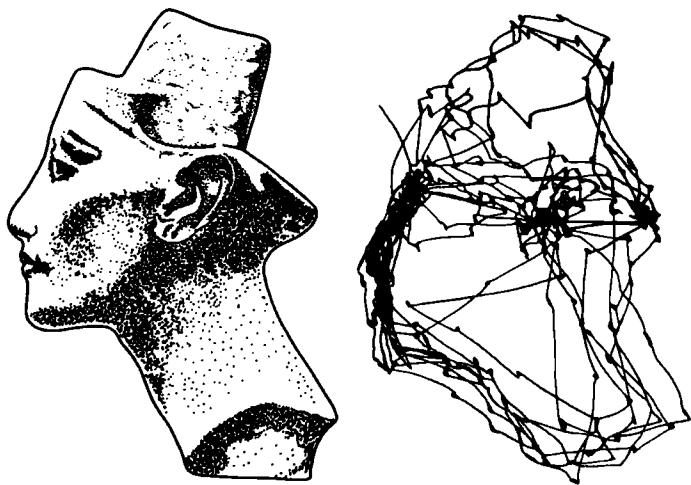
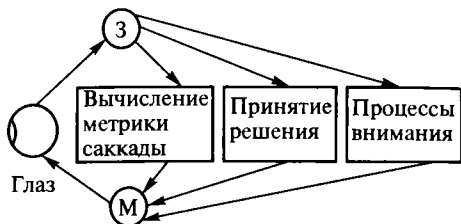


Рис. 14.16. Рассматривание лица человека (по А. Л. Ярбусу, 1960)

Рис. 14.17. Трехуровневая модель саккадной системы:

З — зрительная система; М — моторная (глазодвигательная) система. Стрелки показывают направление перемещения информации в мозге



сам перцептивный акт. Согласно этой гипотезе, механизм внимания можно разделить на этапы — включение внимания, что может закончиться фовеацией (изображение проецируется на fovea), и сброс внимания. В результате последнего процесса информация поступает в систему локализации зрительной цели и происходит выбор нового объекта периферийным зрением. Сброс внимания может происходить в отсутствие зрительного восприятия. Кроме перцептивного механизма внимания, «встроенного» в соответствующую сенсорную систему, в данном случае в зрительную, существует также механизм, который можно обозначить как «*общее внимание*». Механизм «общего внимания» обеспечивается ретикулярной формацией мозгового ствола и некоторыми структурами лимбической системы головного мозга (см. также гл. 10).

## МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ ЦЕЛОСТНОЙ КАРТИНЫ ЗРИТЕЛЬНОГО МИРА

Современная физиология высшей нервной деятельности позволяет ответить (не полностью) на вопрос: «Как мозг приобретает знания о внешнем мире?» В общем виде ответ состоит в том, что зрительная система многоканальна и между отдельными каналами существует довольно сложное разделение функций (см. рис. 14.14). Этот принцип проявляется анатомически в существовании особых корковых зон, специализированных на выполнение зрительных функций. Другими словами, каждый канал обработки определенной стороны зрительного образа заканчивается в коре соответствующей проекцией. В здоровом мозге отдельная обработка по каждому каналу не контролируется, и мы воспринимаем зрительный мир как единый. При изучении зрительной функции перед нами встает непростая задача: попытаться понять, как взаимодействуют ее компоненты, формируя целостную картину зрительного мира без всяких признаков разделения по отдельным каналам.

С конца XIX в. до середины 70-х годов XX в. основная гипотеза функционирования зрительной системы состояла в том, что изображение объектов зрительного мира «отпечатывается» на сетчатке

в виде мозаики возбужденных фоторецепторов. Затем этот «отпечаток» передается в зрительную кору, где происходит его расшифровка — «отпечатку» придается смысл. Различение в нем тех или иных свойств считалось особым процессом, требующим ассоциации новых впечатлений со сходными, но полученными ранее. Подтверждение своей точки зрения неврологи видели в том, что сетчатка связана с ограниченной областью коры (VI). Поражение участка приводило к скотоме (слепоте).

В 1909 г. венгерский невролог Г. Балинт, исследуя больных с поражением передних отделов затылочной области (на границе с нижнетеменной), обнаружил сужение объема зрительного восприятия. При этом острота зрения сохранялась высокой, но больные не воспринимали одновременно несколько предметов в поле зрения. Например, они не способны были обвести контур предмета, по-видимому, потому, что, глядя на контур, теряли из виду кончик карандаша. Этот симптом получил название *атаксии зрения*. У больных была нарушена ориентация на местности даже в пределах больничной палаты. Они переставали ориентироваться по географической карте. Тест «рисование» показал, что они не рисуют части предметов только в контралатеральном полуполе зрения. Этот пример уже обсуждался в гл. 13, так как описанный синдром поднимает другую важную проблему физиологии высшей нервной деятельности — проблему асимметрии функций полушарий головного мозга человека.

Современная неврология накопила обширный клинический материал результатов локальных поражений коры полушарий мозга человека. Так, локальная деструкция поля V5 приводит к *акинопии*: больные не видят или скорее не осознают (игнорируют) движения во внешнем мире, движущиеся объекты как бы исчезают из их поля зрения. Другие аспекты зрения при этом не страдают. В клинике описаны поражения претриарной коры, при которых у больных страдает восприятие формы зрительных объектов. Таким больным трудно идентифицировать неподвижные объекты. Они, например, предпочитают смотреть телевизор потому, что при монтаже телевизионных программ режиссеры отдают предпочтение динамичным, а не статичным кадрам. При рассматривании неподвижных объектов пациенты часто двигают головой, чтобы создать искусственное движение изображения по сетчатке. Локальная деструкция поля V4 приводит к *ахроматопсии* — больной видит окружающий мир лишь в оттенках серого. Этот синдром отличается от цветовой слепоты (дальтонизма): больные не только не воспринимают цвета, но и не могут вспомнить, какими они их видели до развития заболевания. Такое избирательное поражение поля V4 часто наблюдают при отравлении угарным газом. Клинические данные в последнее время подтверждаются исследованиями на здоровых людях методом позитронной эмиссионной томографии. Например, было показано, что демонстрация движущихся черно-белых объек-

тов активирует зону коры V5, демонстрация неподвижных цветных объектов — зону V4 и т.д.

Другим характерным симптомом при поражении теменно-затылочной области правого полушария является своеобразное нарушение зрительного узнавания предметов, которое характеризуется утратой чувства их знакомости. Один из симптомов такого нарушения — нарушение восприятия лиц (*прозопагнозия*), которое наблюдается, как правило, при поражении задних отделов правого полушария. Оно выражается в неспособности распознавать не только знакомые лица (родственников, друзей), но и даже собственное лицо в зеркале. Прозопагнозия часто не ограничивается только человеческими лицами. Такие больные часто не способны узнать свой собственный автомобиль, птиц разных видов и т.д. Другими словами, больные не способны дифференцировать отдельные стимулы в группе близких стимулов. Поэтому прозопагнозию часто рассматривают как нарушение «зрительной памяти контекста», в котором предъявляют данный зрительный стимул. Хотя в ранних наблюдениях прозопагнозию считали результатом поражения правого полушария, исследования последних лет (с применением техники томографии) показали, что у этих больных поражения, как правило, билатеральные. Поражалась обычно затылочно-височная область коры мозга, которая, по последним данным, имеет отношение к предметному зрению. Физиологическая интерпретация описанного выше феномена «неузнавания» знакомых лиц может состоять в гипотезе «формирования в коре мозга так называемых гностических нейронов» (эта гипотеза была рассмотрена в гл. 5). Существенным в механизме формирования реакций гностических нейронов является ассоциативное обучение. Простой пример: европейцы, впервые столкнувшиеся с людьми азиатской внешности, крайне трудно распознают лица отдельных людей, однако проходит некоторое время, необходимое для обучения, и узнавание становится все лучше и лучше. Физиолог скажет в связи с этим: «Произошло формирование соответствующих гностических нейронов!»

В 60-х годах XX в. немецкий невролог Э. Поппель описал феномен «слепозрения». Суть феномена состояла в следующем. При достаточно локальной деструкции поля VI (поле 17, по Бродману) больные оценивают себя ослепшими. Вместе с тем специальное исследование показало, что они были способны правильно называть направление движения руки перед глазами или окраску показываемой им поверхности и даже сделать рисунок (рис. 14.18). При этом больные продолжали утверждать, что они ничего не видят, удивляясь своим правильным ответам и действиям. Вывод, который напрашивался, состоит в следующем: страдающий *слепозрением* видит, но не осознает этого. Другими словами, это видение для него бесполезно.





Рис. 14.18. Рисунок слепозрячего человека (по С.Зекки, 1985).

У больного в результате кровоизлияния поражена престриарная область коры, из-за чего нарушено восприятие формы. Он может скопировать рисунок, но не способен понять, что отдельные линии образуют изображение собора

Попытка объяснить описанные выше феномены ставит на повестку дня современной физиологии зрения вопрос: *как происходит объединение информации, проходящей по разным каналам, в единый зрительный образ?* Одна из гипотез дает такой ответ. Чтобы пространственно организовать интегрируемую информацию, мозг должен каким-то образом соотнести ее с некоторой зоной, содержащей более точную топографическую карту сетчатки (поля зрения). Среди всех зон этим требованиям отвечает первичная зона зрительной коры (V1 и V2). Следовательно, специализированные зоны коры, которыми заканчивается каждый из каналов обработки зрительного образа, должны отсылать информацию назад, к зонам V1 и V2, чтобы результаты сравнения стимулов снова нанесли на карту поля зрения. Специализированные корковые зоны должны быть связаны обратными связями, которые необходимы для разрешения конфликтов между нейронами и предотвращения зрительных иллюзий. Например, нейроны поля V1 не реагируют на иллюзии линий треугольника Каниша, а нейроны V2 поля реагируют. Можно предположить, от нейронов поля V2 эта информация должна направляться к нейронам поля V1.

Из экспериментальных исследований на животных известно, что нейроны, реагирующие на один и тот же зрительный объект, могут быть разбросаны по всему полю V1. Для объединения активности таких нейронов в нервной системе может использоваться способ синхронизации этой активности на частоте гамма-ритма. Академик М. Н. Ливанов еще в конце 40-х годов XX столетия предлагал рассматривать *синхронизацию биоэлектрических процессов го-*

ловного мозга как механизм содружественной работы областей головного мозга (см. также гл. 2).

Вывод, к которому приходит современная наука и который основан на экспериментах на животных и данных психофизиологических исследований на людях, включая клинические наблюдения, можно сформулировать следующим образом. Интеграция информации от всех корковых полей, связанных с обработкой зрительных сигналов, откладывается до тех пор, пока все зрительные зоны не завершат свои специфические реакции, т.е. обработку по соответствующим каналам. Например, если зона V5 получает сигналы только от определенных нейронов в слое 4В зоны V1, то сама она стимулирует все клетки этого слоя, включая и те, что передают информацию в зону V3. Следовательно, такая система обратной связи выполняет одновременно три функции: объединяет и синхронизирует сигналы о форме и движении, приходящие по двум различным зрительным путям, передает информацию о движении в зону с точной топографической картой и интегрирует информацию о движении, поступающую из зоны V5, с информацией о форме, направляемой от поля V3, и цвете — от поля V4 сигналы идут к полям V1 и V2.

Однако, чтобы возникло восприятие (осознание) зрительной сцены по гипотезе профессора А.М.Иваницкого, необходимо, чтобы результаты обработки по отдельным зрительным каналам, а также информация от фронтальных зон коры (система памяти) и лимбических структур (мотивационно-эмоциональные компоненты) повторно поступили в зрительную кору V1. Эта гипотеза в отечественной научной литературе получила название «гипотеза *повторного входа*», а в англоязычной литературе — «reentering». В общем, для формирования восприятия зрительной сцены в нервной системе затрачивается 150—200 мс. Это минимальное время для такого восприятия.

Становится все более очевидным, что для получения головным мозгом полной информации об окружающем мире необходимо функционирование всей сети взаимосвязей внутри зрительной коры, включая нисходящие (обратные) пути к зонам V1 и V2. Однако примеры слепозрячих больных показывают, что такая информация недоступна без ее осознания, являющегося, по-видимому, важнейшим атрибутом правильной работы зрительной системы.

## **Движения глаз и сенсомоторная интеграция при зрительном восприятии**

**Содружественные движения глаз (конвергенция и дивергенция).** У млекопитающих с нормальным бинокулярным зрением при рассмотрении окружающих предметов движения глаз очень хорошо скоординированы. Эти движения называются *содружественными*. Как правило, различают *две программы движений глаз*. Во-первых, оба

глаза движутся в одном направлении по отношению к координатам головы. Во-вторых, если животное попеременно смотрит на близкие и далекие предметы, то каждое из глазных яблок совершает приблизительно симметричные движения относительно координат головы. При этих движениях угол между зрительными осями обоих глаз меняется: при фиксации далекой точки зрительные оси почти параллельны, а когда фиксируется близкая точка, они сходятся. Такие движения глаз называются *конвергентными*.

**Движения бинокулярной фиксации.** При разглядывании разноудаленных предметов происходят конвергентные и дивергентные движения глаз. Если нейронная система не может привести зрительные оси обоих глаз к одной точке пространства, то возникает косоглазие.

**Движения глаз и зрительное восприятие.** При рассматривании различных объектов внешнего мира глаза совершают *быстрые саккады* и *медленные следящие* движения. Благодаря медленным следящим движениям изображение движущихся объектов удерживается на *fovea*.

При рассматривании хорошо структурированного изображения глаза совершают саккады, перемежающиеся с фиксацией взора. Если человек рассматривает изображение в течение некоторого времени, то запись перемещений глаза воспроизводит достаточно грубо контур и наиболее информативные детали рассматриваемого объекта. Например, при рассматривании лица особенно часто фиксируются рот и глаза (см. рис. 14.16). Специальные эксперименты показали, что во время саккады зрительное восприятие блокируется. Можно предложить несколько механизмов этого феномена. Предполагают, что во время саккады по сильно структурированному фону флуктуации интенсивности в каждой точке превышают частоту слияния мельканий. Другой механизм, блокирующий зрительное восприятие во время саккады, — центральное торможение. Когда движущийся объект появляется на периферии зрительного поля, он вызывает рефлекторную саккаду, которая может сопровождаться движением головы. Основу нейрофизиологического механизма этого рефлекса составляют детекторы движения в зрительной системе. Биологически рефлекторные саккады оправданы тем, что благодаря им внимание переключается на новый объект, появившийся в поле зрения.

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА ПОЗВОНОЧНЫХ

### Рыбы

Долгое время считали, что рыбы не обладают слухом, да и сами они безмолвны. Однако в XX столетии специальные исследования

показали, что это не так. У рыб выделяются два типа слухового аппарата: связанного с плавательным пузырем и не связанного с ним. Плавательный пузырь у ряда рыб в восприятии звука играет роль, аналогичную среднему уху позвоночных животных других классов. С акустической точки зрения, плавательный пузырь представляет собой камеру-резонатор, заполненную газом. В связи с большим различием акустических сопротивлений воды и газовой среды такая камера является весьма совершенным резонатором и рефлектором (отражателем) звуковых волн. Плавательный пузырь не только повышает общую чувствительность, но и расширяет частотный диапазон воспринимаемых колебаний, трансформируя звуковые волны высокой частоты в колебания низких частот.

Эту роль плавательный пузырь выполняет благодаря тому, что он связан у ряда рыб через систему косточек *веберова аппарата*, который образовался из видоизмененных частей передних позвонков, с внутренним ухом. Таким образом, органом восприятия звуков у рыб являются плавательный пузырь, веберов аппарат и внутреннее ухо; вместе они и составляют у рыб орган восприятия звукового давления. Для ориентации в токе воды у рыб есть специальные рецепторы, объединенные в органы боковой линии. По морфологическим признакам и эмбриологическому развитию слуховые клетки перепончатого лабиринта наземных позвоночных и рецепторы боковой линии рыб относят к системе акустико-латеральных органов. Кроме того, органы боковой линии рыб представлены ампулярными (на голове) и канальными (по бокам тела от головы до хвоста) органами. У некоторых видов рыб ампуляроподобные органы выполняют роль электрорецепторов (ампулы Лоренцини). Органы боковой линии воспринимают низкие частоты (до 500—600 Гц) и работают как рецепторы смещения в ближнем акустическом поле.

Таким образом, рыбы имеют рецепторы давления (находятся в области внутреннего уха; саккулус и лагена), соединенные веберовым аппаратом с плавательным пузырем, и рецепторы смещения (органы боковой линии), которые воспринимают вибрации, перепады давления и т. д.

Воспринимаемый частотный диапазон и чувствительность слуха в значительной степени определяются наличием плавательного пузыря и веберова аппарата. Рыбы, имеющие оба эти органа, обладают более низким слуховым порогом и воспринимают более высокие частоты, чем те виды рыб, у которых эти органы отсутствуют.

Рыбы способны воспринимать довольно широкий диапазон звуков, который соответствует диапазону издаваемых ими звуков при движении в токе воды, а также стридуляционным звукам, которые рыбы издают при движении, например жаберными крышками, и т. д.

У рыб органы слуха и боковой линии имеют единый акустико-латеральный центр, находящийся в продолговатом мозгу.

## Амфибии и рептилии

У амфибий формируется среднее ухо. Звуковые колебания, воспринятые барабанной перепонкой, передаются к внутреннему уху через *колумеллярную систему* среднего уха. Барабанная перепонка бесхвостых амфибий располагается косо относительно плоскости расположения слуховых косточек.

Перепончатый лабиринт внутреннего уха амфибий подвешен внутри хрящевой (у головастиков) или костной (взрослые амфибии) слуховой капсулы. Перепончатый лабиринт вместе с заключенными в нем рецепторными клетками заполнен эндолимфой, а окружающее его пространство — перилимфой. Перилимфатическая полость окружает круглый мешочек перепончатого лабиринта и отделяет его от стенки слуховой капсулы. От стенок капсулы к круглому мешочку со всех сторон подходят тонкие тяжи соединительной ткани.

Слуховые рецепторные зоны лабиринта у амфибий иннервируются задней ветвью слухового нерва. Характерная особенность лабиринта амфибий — наличие двух рецепторных зон: *papilla basilaris* и *papilla amphibiorum*. Количество клеток в *papilla basilaris* у некоторых видов может быть примерно в 10 раз меньше, чем клеток в *papilla amphibiorum*. Базилярный сосочек располагается на стенке круглого мешочка, амфибиальный — на границе между круглым и овальным мешочками. Непосредственно в местах их расположения особенно заметно тесное взаимодействие рецепторов с перилимфатической полостью, что выражается в образовании специальной контактной мембраны, тонкого слоя уплощенных клеток, разделяющего эндолимфу и перилимфу, которая считается аналогом рейснеровой мембраны млекопитающих. Воспринимающие, или волосковые, клетки чувствительных сосочков сверху покрыты текториальной (кроющей) мембраной, структура и форма которой варьирует у разных видов амфибий.

Внутреннее ухо рептилий по строению и расположению рецепторных органов близко к тому, что имеют у амфибии, но есть и существенные особенности. Во-первых, роль слухового рецептора играют *papilla basilaris* и, возможно, лишь в небольшой степени *lagena*. Во-вторых, оба эти рецептора располагаются в общем выросте круглого мешочка — кохлеарном канале. Как и у амфибий, весь саккулярный комплекс находится в тесном взаимодействии с перилимфатическим мешком. Существенная отличительная черта *papilla basilaris* рептилий состоит в расположении волосковых клеток на структурно дифференцированной базилярной мембране,

что создает, по-видимому, возможность для гармонического анализа звуков на уровне рецептора.

У различных групп рептилий наблюдаются широкие вариации всех элементов рецепторов и слухового канала. От рецепторных отделов внутреннего уха амфибий и рептилий берет начало слуховой нерв. На всем протяжении он анатомически отчетливо разделяется на переднюю и заднюю половины. При этом передний корешок объединяет волокна от *ampulla externa*, *ampulla anterior* и *utricleus*, а задний — волокна от *ampulla posterior*, *papilla lagena*, *papilla basilaris*, *papilla amphibioium* (последнее только у земноводных). Слуховой нерв направляется к дорсальной поверхности продолговатого мозга, где и оканчивается в дорсальном крупноклеточном слуховом ядре, занимающем дорсолатеральную часть *area statica*. У некоторых рептилий несколько медиальнее этого ядра обособляется еще одно слуховое ядро — *nucleus angularis*, а между ними — *nucleus laminaris*.

От дорсального крупноклеточного ядра начинается лемнисковая система. Она отдает коллатерали к оливарным ядрам ипсилатерально и контралатерально. По пути к задним буграм четверохолмий лемниски отдают волокна к *ganglion isthmi* и мозжечку, а от четверохолмий начинается система эфферентных текто-спинальных путей. Появляющиеся у рептилий ламинарное и ангулярное ядра существенно не изменяют изложенную схему, так как первое наряду с дорсальным крупноклеточным ядром дает начало *fimbriae acusticae*, а второе входит в систему трапецевидного тела.

Электрофизиологические исследования (регистрация от сакулярного нерва и дорсальной стороны продолговатого мозга) показали, что звуки лягушки различных видов воспринимают, но пороги восприятия у них выше, чем у других низших позвоночных. Методом регистрации микрофонного потенциала было показано, что, например, лягушка-бык воспринимает звуковые частоты от нескольких герц до 3—4 кГц; самый низкий порог был в зоне 1800 Гц. У леопардовой и крикливой лягушек диапазон воспринимаемых звуков простирался до 15 000 Гц, с максимальной чувствительностью в зоне 400—2000 Гц.

Применение микроэлектродных методов позволило расширить исследования звуковой чувствительности разных видов амфибий. Оказалось, что даже амфибии, лишенные среднего уха (например, обыкновенная чесночница), воспринимают звуки в диапазоне от 200 до 3000 Гц; зона с низким порогом — 800 Гц. Методом вызванных потенциалов показано, что у некоторых видов бесхвостых амфибий слуховая чувствительность простирается до 5000 Гц. При этом частотно-пороговая кривая имела две низкочастотные зоны: одна в области высоких частот, другая в области низких частот. Интересно, что доминирующие частоты в брачных криках изученных видов амфибий совпадали с зонами повышенной чувствительности каждого вида на частотно-пороговых кривых.

Рептилии, так же как и амфибии, проявляют поведенческие реакции на звук. Слуховая чувствительность рептилий изучена недостаточно. Однако не вызывает сомнений, что рептилии воспринимают колебания звукового диапазона. Наибольшее количество исследований проведено на слуховой системе черепах, хотя данные отдельных исследователей весьма противоречивы. Применение электрофизиологических методов показало, что слуховая система черепах весьма чувствительна, но преимущественно к низким частотам; максимальная чувствительность в диапазоне 50—60 Гц. Регистрация микрофонного потенциала от круглого окна показала, что слуховая система черепах воспринимает звуки до 500 Гц. У прыткой ящерицы чувствительность распространяется до 800 Гц.

У видов с плохим слухом базилярная мембрана на всем протяжении имеет одинаковую толщину. Тогда как у видов с хорошей слуховой чувствительностью отмечается разная толщина отдельных участков базилярной мембраны, что связано, как предполагают, с дифференцированной стимуляцией волосковых клеток.

Функциональные характеристики отдельных нейронов из слуховой зоны продолговатого мозга некоторых рептилий также указывают на возможность анализа основных параметров звуковых сигналов. Таким образом, у ряда видов ящериц слуховой аппарат достиг в своем развитии уровня, достаточного для различения звуковых сигналов по частоте и интенсивности.

Из современных рептилий наиболее совершенным слуховым аппаратом обладают крокодилы (по данным морфологии), но их слуховая система не исследовалась физиологическими методами. Известно только, что они воспринимают звуки до 4000 Гц, а наименьший порог в зоне 500—800 Гц; в этом диапазоне порог слуховой чувствительности даже ниже, чем у человека.

## Птицы

Частотный диапазон голосов большинства птиц составляет 200—12 000 Гц. Однако есть птицы, которые издаю звуки в ультразвуковой части спектра, не слышимого человеком. Ширина спектра коррелирует с линейными размерами тела: крупные птицы обладают, как правило, более низким голосом (500—1000 Гц), тогда как у мелких птиц диапазон смещен в высокочастотную область (до 7000 Гц и выше). Эта особенность связана с размерами голосового аппарата. В эволюции птиц наблюдается тенденция к расширению спектра в более высокочастотную область. Зависимость между спектром голоса и размерами тела не имеет строго однозначного характера, адаптация птиц к местам обитания вносит в эту зависимость существенные коррективы.

Слуховой аппарат птиц устроен достаточно сложно. Наружное ухо птиц представлено коротким наружным слуховым проходом. Он обычно шире слухового прохода млекопитающих подобного размера, а также имеет больший объем и сложный рельеф. Периферическая часть слухового прохода образует расширение (внутреннюю раковину), которое затем суживается в узкую шелевидную шейку, отделяющую обширную предтимпанальную полость с барабанной перепонкой. Кожные образования, формирующие наружную раковину, представлены у сов, луней и других видов птиц складками и валиками разной высоты, у воробьиных — нависающим над задней частью слухового отверстия оперкулумом. Вообще, у птиц выделяют три типа строения наружной части слухового прохода: рефракторное ухо (наружное слуховое отверстие имеет свод из перьев), рупорное ухо (в основном у ночных лоцирующих птиц) и водозащитное ухо (у водоплавающих птиц).

Среднее ухо птиц представлено обширной барабанной полостью, со стороны наружного уха ограничено выпуклой барабанной перепонкой, а с противоположной стороны — дивертикулами, в одном из которых располагаются овальное и круглое окна, контактирующие с жидкой средой внутреннего уха.

Звукопередающий аппарат среднего уха состоит из хрящевой экстраколумеллы с тремя фиксированными на барабанной перепонке отростками и одним отростком, переходящим в костный *stapes*, противоположный конец которого в виде диска (*clipeolus*) упирается в овальное окно. От вершины наружного отростка к латеральной стенке евстахиевой трубы идет связка *ligamentum ascendens*, срастающаяся с перепонкой. В области сращенных оснований наружного и внутреннего отростков прикрепляется платнерова связка, идущая далее перпендикулярно к *stapes* поперек барабанной полости. Платнерова связка противодействует единственной мышце среднего уха — тимпанальной мышце. Последняя берет начало от боковой поверхности затылочной кости вблизи мышцелка. Затем сухожилие этой мышцы вступает в барабанную полость через специальное отверстие, фиксируясь далее на наружном и внутреннем отростках экстраколумеллы, в то время как другие ее волокна распространяются на нижний край внутренней поверхности барабанной перепонки.

Долгое время считали, что поршневой способ передачи звука в среднем ухе птиц является несовершенным и не может обеспечить хорошее звуковосприятие. Однако биомеханические и биоэлектрические исследования последних лет показали, что возможности среднего уха у птиц не уступают по ряду параметров уху млекопитающих. Среднее ухо птиц имеет специфическое устройство. Барабанная перепонка увеличена, если сравнивать птицу и млекопитающего одинакового размера. Например, у пеночки площадь барабанной перепонки около 8 мм<sup>2</sup>, тогда как у домового мыши схожего размера — всего 2,7 мм<sup>2</sup>. У птиц барабанная перепонка среднего



уха выпуклая (представляет собой остроконечный шатер), а у млекопитающих она вогнута в область среднего уха. Одна из стенок барабанной перепонки поддерживается гибкими отростками экстраколумеллы, другая свободна от них и, что особенно важно, обращена к фронту падающего звукового потока, тогда как первая (экстраколумеллярная) сторона перепонки прикрыта ушными крыльями затылочной кости и располагается под значительным углом к оси слухового прохода, а следовательно, к падающему звуку. Такое строение барабанной перепонки, ее дифференцировка на две неравнозначные части, одна из которых выполняет преимущественно звукопоглощающую функцию, а другая — шарнирную, создают за счет сочетания поступательных и рычажных движений экстраколумеллы и слуховой косточки при использовании среднеушной мышцы и связки возможность оптимально регулировать передачу звукового сигнала.

Внутреннее ухо птиц представляет собой короткую, немного изогнутую и слепо заканчивающуюся трубку. Заполненный эндолимфой кохлеарный проток ограничивается сверху сосудистой крышкой *tegmentum vasculosum*, снизу — основной, или базилярной, мембраной. Две заполненные перилимфой камеры — вестибулярная лестница сверху и тимпанальная лестница снизу, между ними находится кохлеарный проток. Кохлеарный проток велик относительно всего объема улитки и занимает большую ее часть. Вестибулярная и тимпанальная лестницы сообщаются между собой расположенным около слепого (дистального) конца улитки специальным протоком — *геликотремой*. В проксимальном конце вестибулярной лестницы имеется расширение, в котором вдоль длинной оси улитки располагаются овальное окно и подошва слуховой косточки. Под углом к плоскости овального окна, располагается круглое окно, которое занимает проксимальную часть тимпанальной лестницы и затянута специальной перепонкой. Окна (овальное и круглое) отделены друг от друга костным мостиком, плоскости окон располагаются под углом друг к другу.

Дистальную часть улитки занимает *лагена*, которая выполняет слуховую функцию. Проксимальная часть (большая часть улитки) занята волосковыми рецепторами, которые составляют *базилярную папиллу*. Она напоминает по форме каплю, длина которой у курицы достигает 2,7 мм, а максимальная ширина (на уровне овального окна) — 0,4 мм. Суммарное количество рецепторов в улитке у птиц больше, чем у млекопитающих. Характерная особенность улитки птиц — ее уменьшенные в 5—6 раз по сравнению с улиткой млекопитающих размеры. Наиболее длинной улиткой обладают совы (до 9 мм). Размер лагенарного отдела улитки колеблется у разных птиц от нескольких процентов до значения 18%. Базилярная мембрана ночных птиц, обладающих развитым слухом и хорошо лоцирующих (например, совы), имеет увеличенные размеры.

Текториальная мембрана состоит из электронноплотного аморфного вещества, образующего уплотнения в виде перекладин, к которым цементирующим веществом прикрепляются стереоцилии рецепторных клеток.

Ветвь слухового нерва, иннервирующего базилярную папиллу и лагену, образует в переднем проводящем хряще кохлеарный ганглий. Число волокон слухового нерва колеблется от 600 (мелкие воробьиные) до 16 000 (совы).

Слуховые области продолговатого мозга птиц представлены *nucleus angularis*, *nucleus magnocellularis*, *nucleus laminaris* и *nucleus olivarius superior*. Кохлеарная ветвь слухового нерва после вхождения в продолговатый мозг делится на две ветви: восходящую — латеральную, оканчивающуюся в ангулярном ядре (*n. angularis*), и медиальную, оканчивающуюся в крупноклеточном ядре (*n. magnocellularis*). Слуховые волокна от базальной части улитки оканчиваются в каудальной и дорсальной частях ангулярного ядра, тогда как волокна от апикальной части улитки — в роstralной и вентральной частях ядра. В крупноклеточном ядре волокна от базальной части улитки оканчиваются в роstralной и медиальной частях, апикальные волокна — в каудальной и латеральной частях. Считают, что это связано с тонотопической проекцией улитки на эти ядра. В области продолговатого мозга на уровне слуховых ядер начинается восходящий тракт — латеральный лемниск, по которому слуховые импульсы направляются в средний мозг. Изучение латентных периодов вызванной активности свидетельствует о пользе существования у птиц нескольких восходящих путей, направляющихся к нескольким слуховым зонам больших полушарий мозга.

## Млекопитающие

Слуховая система млекопитающих подразделяется на наружное, среднее и внутреннее ухо, слуховой нерв и центральные пути и центры. Главные отделы уха показаны на рис. 14.19. Наружное ухо состоит из ушной раковины и наружного слухового прохода. Барабанная перепонка разделяет наружное и среднее ухо. Среднее ухо включает барабанную полость (собственно среднее ухо), цепь из слуховых косточек с соответствующими мышцами и сухожилиями и слуховую трубу (евстахиева труба), соединяющую ротовую полость со средним ухом. Внутреннее ухо начинается с окна преддверия. Оно включает органы слуха (улитку) и органы равновесия (перепончатый лабиринт).

Внутреннее ухо, располагаясь за окном преддверия, состоит из преддверия и вестибулярного аппарата. Перепончатый лабиринт находится в костном лабиринте. В состав перепончатого лабиринта входят наполненные перилимфой лестница преддверия и барабан-

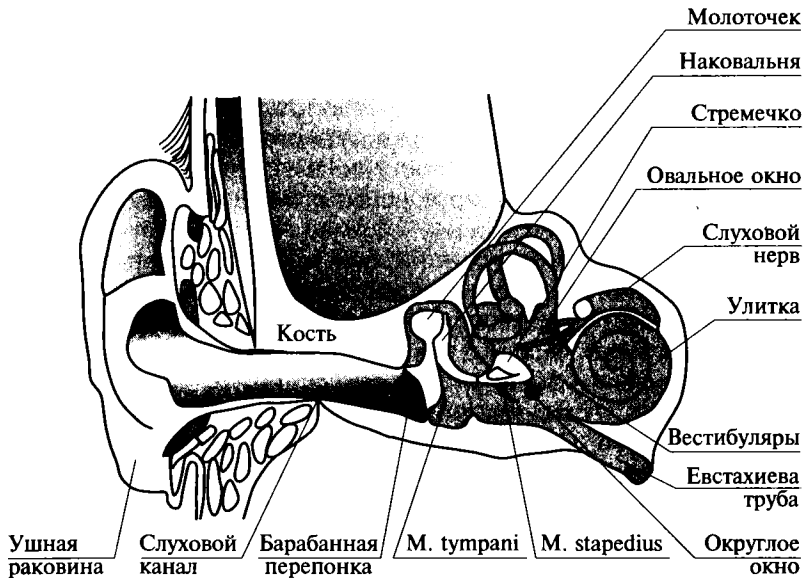


Рис. 14.19. Строение уха человека

ная лестница, расположенная выше и ниже наполненной эндолимфой срединной лестницы. В срединной лестнице находится кортиев орган с волосковыми клетками, которые служат слуховыми рецепторами. Они образуют синапсы с волокнами слухового нерва. Слуховой нерв, выходя из внутреннего уха через внутренний слуховой проход, входит в мозг в области мозжечкового угла и заканчивается в стволе мозга в улитковых (кохлеарных) ядрах.

Среднее ухо содержит две мышцы: *напрягающую барабанную перепонку* (иннервируется ветвью V черепного нерва, n. trigeminus) и *стременную мышцу* (иннервируется ветвью VII черепного нерва, n. facialis). Стременная мышца оттягивает цепочку слуховых косточек назад, а барабанная — кпереди и внутрь. Поэтому может показаться, что эти две мышцы являются антагонистами. Однако их действие заключается в том, чтобы уменьшить потери энергии, проводимой цепью косточек, и в этом отношении их функции синергичны.

Сама улитка располагается кпереди и несколько книзу от предверия и имеет вид конусообразной спирали. Сердцевину этого конуса составляет стержень, образующий ось спирали. Через него проходят кровеносные сосуды и слуховые нервы. Высота улитки у человека порядка 5 мм, диаметр у основания — 9 мм, если ее развернуть, то длина составит около 35 мм. Кзади от предверия находятся полукружные каналы, лежащие по отношению друг к другу под прямым углом; диаметр каждого канала у человека около 1 мм.

На рис. 14.20 показан поперечный разрез улитки, на котором видны три камеры: срединная лестница *scala media*, лестница предверия *scala vestibuli* и барабанная лестница *scala tympani*. Лестница предверия и барабанная лестница соединены между собой у верхушки улитки с помощью *геликотремы*. Срединная лестница отделена сверху мембраной Рейснера, а снизу (от барабанной лестницы) базилярной (основной) мембраной. Базилярная мембрана у человека длиной около 32 мм суживается по направлению от верхушки к стремени с 0,5 мм до 0,1 мм. У основания она толще, чем у верхушки.

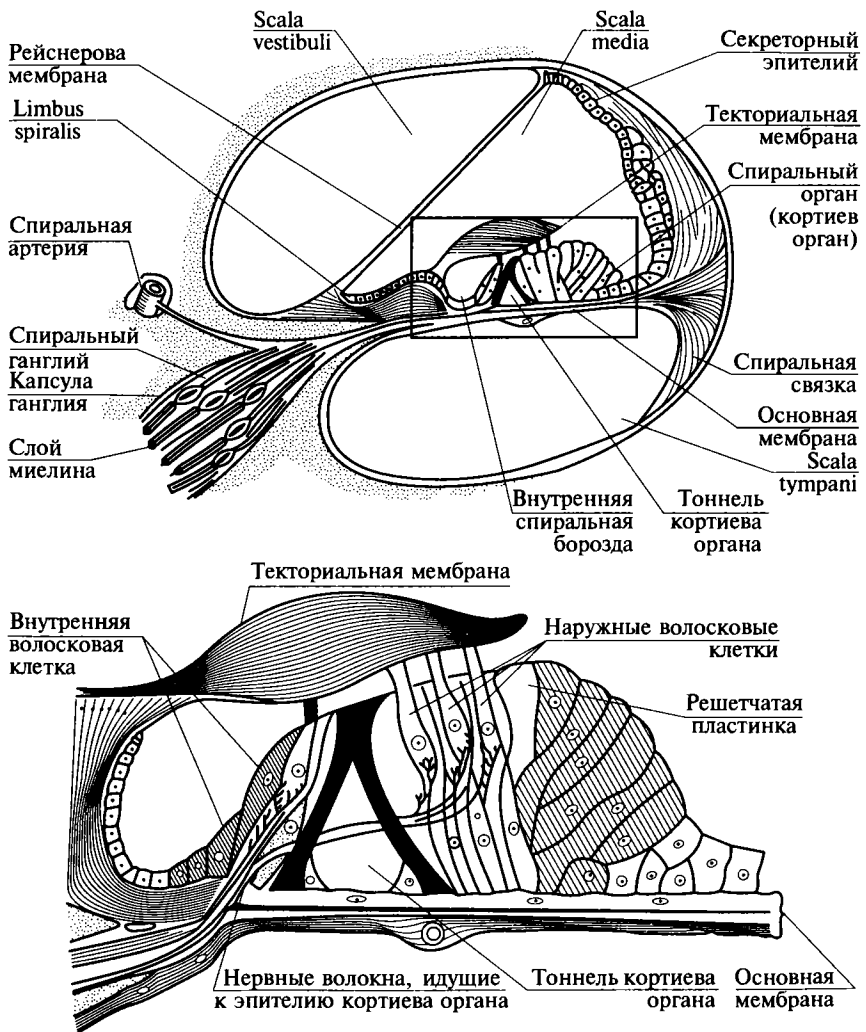


Рис. 14.20. Схема кортиева органа (по Г.Л. Расмуссену, 1943)

Общая форма костного лабиринта совпадает с формой заключенного в нем перепончатого лабиринта, содержащего рецепторы слуха и равновесия. Пространство между стенками костного и перепончатого лабиринтов заполнено перилимфой, перепончатый лабиринт заполнен эндолимфой. Волосковые клетки улитки омываются третьей жидкостью — кортилимфой. Жидкости, заполняющие внутреннее ухо, выполняют, по крайней мере, три функции: 1) доставляют питательные вещества к структурам внутреннего уха; 2) поддерживают ионный состав жидкостей, который необходим для трансформации энергии звука в биоэлектрический сигнал; 3) служат средой для распространения механических колебаний, вызванных звуком.

Ионный состав перилимфы сходен с составом спинномозговой жидкости (высокое содержание натрия и низкое калия). В эндолимфе, напротив, высокая концентрация калия и низкая натрия. Считают, что перилимфа представляет собой фильтрат, образованный под действием капиллярного давления из сосудов спиральной связки в лестнице предверия над местом прикрепления Рейснеровой мембраны, а эндолимфа резорбируется, вероятно, спиральной связкой внутри мембранной лестницы вблизи базилярной пластинки.

Тоннель кортиева органа и другие пространства органа заполнены кортилимфой, богатой натрием и надежно изолированной от эндолимфы ретикулярной пластинкой. Источником кортилимфы, по-видимому, служат кровеносные сосуды, расположенные под базилярной пластинкой. Несмотря на то что перилимфа и кортилимфа богаты ионами натрия, они не идентичны, так как перилимфа токсична для волосковых клеток. Источники этих жидкостей также разные.

Водопровод улитки идет от барабанной лестницы (вблизи окна улитки) до субарахноидального пространства (кнутри от твердой мозговой оболочки). Эндолимфатический проток простирается от перепончатого лабиринта до эндолимфатического мешка. Последний располагается частично между слоями твердой мозговой оболочки в области задней черепной ямки и частично на задней поверхности каменистой части височной кости. Водопровод улитки, как и эндолимфатический проток с мешками, принимает участие в регуляции гидравлического давления во внутреннем ухе.

Собственно кортиев орган располагается на базилярной мембране продольно. В поперечном направлении он состоит из одного ряда внутренних волосковых клеток (ВВК), трех рядов (до пяти рядов в верхушечном завитке) наружных волосковых клеток (НВК), а также столбовидных клеток, образующих тоннель кортиева органа. Этот тоннель отделяет ВВК от НВК. Каждая ВВК поддерживается фаланговой клеткой, которая, как в чаше, удерживает основание ВВК. Аналогичную функцию для НВК выполняют клетки

Дейтерса. Непосредственно кнаружи от клеток Дейтерса располагаются несколько рядов высоких опорных клеток Гензена. Кнаружи от них располагаются клетки цилиндрической формы, клетки Клаузиуса, которые продолжаются далее до спиральной связки и сосудистой полоски. На каждой ВВК имеется около 50—70 стереоцилий, а на каждой НВК — 40—150 стереоцилий, выстроенных в виде буквы «W». Основание «W» обращено к наружной стенке улиткового протока, т.е. в направлении от стержня к сосудистой полоске. Верхняя поверхность каждой волосковой клетки имеет кутикулярную пластинку с выступающими стереоцилиями и свободный от кутикулы участок. Под этим участком мембраны сконцентрированы митохондрии и аппарат Гольджи, что может свидетельствовать о высоком метаболизме этой части цитоплазмы. Здесь также находится базальное тело рудиментарной киноцили.

Сетчатая пластинка надежно изолирует структуры и пространство кортиева органа от перилимфатического пространства и создает прочное структурное соединение между сетчатой пластинкой сверху и базилярной снизу. Таким образом, сетчатая пластинка служит для удержания наружной поверхности волосковых клеток.

*Покровная мембрана* идет от верхней губы края пластинки, простирается над волосковыми клетками и связывается с помощью окаймляющей сети с клетками Гензена, расположенными снаружи от НВК. Связь с краем пластинки дает возможность покровной мембране совершать движения относительно базилярной пластинки, но тем не менее она представляет собой плотное соединение. Покровная мембрана похожа по своему виду на ленту, а по консистенции она желеобразная. Электронные микрофотографии, полученные на сканирующем микроскопе, показали, что стереоцилии НВК образуют на покровной мембране отпечатки, тогда как ВВК их не образуют (см. рис. 14.22).

Волокна VIII нерва пересекают кортиев тоннель и контактируют с НВК. В слуховом нерве человека содержится около 31,5 тыс. нервных волокон. Клеточные тела сенсорных биполярных нейронов находятся в спиральном ганглии, который расположен в канале Розенталя костного центрального стержня. Дендриты этих нейронов проходят через перфорированную пластинку и входят в кортиев орган.

ВВК иннервируются преимущественно радиальными волокнами и в меньшей степени продольными (спиральными) волокнами. Для НВК продольные (спиральные) волокна являются основными, а радиальные играют меньшую роль. Радиальные волокна подходят непосредственно к волосковым клеткам, тогда как продольные (спиральные) сначала радиально расходятся, а затем следуют за спиральным поворотом улитковых завитков. Около 95 % афферентных волокон (главным образом, радиальных) подходят к ВВК,

и только 5 % волокон пересекают кортиев тоннель и иннервируют НВК через наружный спиральный пучок. Соотношение нейронов спирального ганглия и НВК составляет 1 : 10, что можно рассматривать как конвергентную иннервацию. Соотношение нейронов спирального ганглия и ВВК составляет 20 : 1; имеет место деконвергентная (расходящаяся) иннервация. Функциональный смысл данной иннервации не ясен, хотя эти данные используют при обсуждении некоторых механизмов слуха.

## **Механизм звукопроведения через среднее ухо**

Ушная раковина разных представителей млекопитающих устроена весьма разнообразно, но выполняет роль собирателя звука. Специальные исследования на людях показали, что собирание звука не единственная функция ушных раковин. Они участвуют также в определении источника звука в пространстве. Выемки и гребни ушной раковины способствуют локализации звука, находящегося в срединной плоскости. Например, если заполнить выемки ушной раковины человека каким-либо материалом (воском, ватой и пр.), то возрастает количество ошибок при определении локализации звука.

Согласно исследованиям, структура ушной раковины играет роль избирательного фильтра, ослабляющего или пропускающего звуки различной частоты в зависимости от его направления. Было показано, что звук, отраженный от структур ушной раковины, запаздывает относительно прямого звука примерно на 300 мкс. Такое запаздывание дает возможность определять локализацию источника звука при моноауральном слухе или при расположении источника в срединной плоскости. Для выполнения этой функции особенно важны звуки, частота которых превышает 4000 Гц.

Барабанная перепонка находится в конце *наружного слухового прохода*. Следовательно, на звуки, достигающие барабанной перепонки, оказывают влияние акустические характеристики не только ушной раковины, но и слухового прохода. Влияет также и азимут уха по отношению к источнику звука. Влияние азимута обусловлено несколькими факторами. Прежде всего, влияют отражение и преломление звука от головы и других частей тела, а также акустическая тень от головы. Акустическая тень появляется в тех случаях, когда голова находится между источником звука и обследуемым ухом. Особенно большое значение этот эффект имеет для звука выше 1500—2000 Гц, так как длина волны в этом случае меньше диаметра головы.

Слуховой проход можно представить в виде трубки, которая открыта на одном конце и закрыта на другом. Такая трубка резонирует на частоте с длиной волны, превышающей примерно в 4 раза длину трубки. У человека длина слухового прохода составляет

около 2,3 см, тогда звуковой резонанс должен быть для длины волны 9,2 см, т.е. около 8800 Гц. Это предположение можно проверить, если измерить звуковое давление у барабанной перепонки испытуемого, находящегося в звуковом поле. Действительно, было установлено, что имеет место широкий резонансный пик в области 4000 Гц (от 2000 до 5000 Гц). Такое «расплывание» резонансного пика связано с тем, что наружный слуховой проход не является идеальной трубкой, а его стенки и барабанная перепонка скорее поглощают, чем отражают звуковые волны. Резонансные свойства наружного слухового прохода повышают уровень звукового давления на частоте 4000 Гц около барабанной перепонки примерно на 15 дБ. Выраженность этого эффекта зависит от азимута (направления) на источник звука.

Кортиев орган находится в жидкой среде, тогда как звук достигает уха через воздух. Воздух имеет меньший импеданс, чем жидкость, окружающая кортиев орган (соотношение примерно 1 : 4000). Другими словами, на границе раздела «воздух — жидкость» звук встречает сильное сопротивление. Только 0,1 % энергии звука должно передаваться улитке, а 99,9 % отражаться. Это соответствует уменьшению энергии на 30 дБ при переходе звука из воздушной среды к улитке. Для того чтобы сгладить столь сильные различия в импедансах у позвоночных, включая млекопитающих, появился специальный аппарат среднего уха. Рассмотрим те факторы, которые играют роль в преобразующей функции среднего уха. Они сводятся к соотношению площадей барабанной перепонки и окна предверия, кривизне барабанной перепонки и рычагу из слуховых косточек. Роль наружного слухового прохода как резонатора рассмотрена выше.

Из физики известно, что давление ( $P$ ) есть сила ( $F$ ), приложенная на единицу площади ( $A$ ), т.е.  $P = F/A$ . Площадь барабанной перепонки у человека около 64 мм<sup>2</sup>, тогда как площадь окна предверия около 3 мм<sup>2</sup>. Таким образом, соотношение площадей барабанной перепонки и окна предверия составляет примерно 20 : 1. Если предположить, что цепь косточек действует как простая жесткая связь между барабанной перепонкой и окном предверия, то давление на мембрану окна предверия увеличивается в 20 раз.

Преобразование звуковых колебаний происходит благодаря слуховым косточкам. Цепочка из косточек точно сбалансирована вокруг своего центра тяжести, так что инерция минимальна. Косточки действуют подобно рычагу относительно их оси. Коэффициент рычага составляет около 1,3 у человека и 2,2 у кошки. Однако действительный коэффициент рычага меньше вследствие взаимного влияния кривизны барабанной перепонки и длины рычага из косточек.

Учитывая все это, получим общий коэффициент передачи примерно 100 : 1, что соответствует 40 дБ. Действительно, экспери-



ментально установлено, что разрушение среднего уха у кошки ухудшает передачу звука примерно на 40 дБ.

Кроме механических свойств среднего уха, существует также и рефлекторный механизм, который оптимизирует передачу звуковой энергии через среднее ухо. Это *акустический рефлекс* — ответ внутрибарабанных мышц на раздражение интенсивными звуками. Порог акустического рефлекса на чистые тоны от 250 до 4000 Гц находится в пределах 85 — 100 дБ уровня звукового давления. Порог рефлекса примерно на 20 дБ ниже при стимуляции широкополосным звуком. С биомеханической точки зрения, акустический рефлекс делает систему внутреннего уха более жесткой.

Афферентная часть дуги акустического рефлекса представлена слуховым нервом, заканчивающимся в вентральном слуховом (улитковом) ядре, которое связано билатеральными связями с комплексом верхней оливы (через трапецевидное тело). Эти билатеральные связи обеспечивают билатеральность в проявлении самого рефлекса, т. е. он возникает даже при стимуляции только одного уха.

Акустическому рефлексу приписывают по крайней мере две функции: защитную и оптимизирующую проведение звука через среднее ухо. Поскольку акустический рефлекс проявляется при относительно высоком уровне звукового давления, а величина рефлекса растет по мере увеличения уровня стимула, следует ожидать, что его главное назначение — защита улитки от повреждающей стимуляции. Некоторые данные указывают, что модуляция мышечного тонуса внутрибарабанных мышц повышает «слуховое внимание» путем изменения интенсивности и частотных характеристик окружающих звуков. Эта модуляция напоминает работу глазодвигательных мышц, обеспечивающих движения глазных яблок для сканирования окружающего пространства.

Не только громкие неожиданные звуки, но и сокращение некоторых скелетных мышц вызывает акустический рефлекс. Поскольку акустический рефлекс ослабляет главным образом низкую частоту звука (т. е. физиологические шумы), рефлекторный ответ должен способствовать повышению порога восприятия внутреннего шума организма, что может увеличивать соотношение «полезный сигнал/шум» для биологически значимых сигналов. При некоторых поражениях улитки у больных наблюдается патологическое возрастание ощущения громкости звуков от внутренних органов.

### **Механизм внутреннего уха**

Кортиев орган можно рассматривать как преобразователь звуковых колебаний в биоэлектрические сигналы, которые затем поступают в нервную систему. Резонансная теория, предложенная в прошлом веке Гельмгольцем, оказалась несостоятельной. Было установлено, что базилярная мембрана не натянута, а ее эластич-

ность на всей длине примерно одинаковая. В то же время ее ширина увеличивается по направлению от основания к верхушке. Это приводит к тому, что жесткость базилярной мембраны по длине разная: у стремени жесткость примерно в 100 раз больше, чем у геликотремы. По этой причине при стимуляции звуком на базилярной мембране образуется бегущая волна, распространяющаяся от основания к вершине улитки.

Какова причина возникновения бегущей волны? Ответ на этот вопрос дал Д. Бекеши (1953). Длина волны всех слышимых звуков намного превышает длину вытянутой улитки. В результате этого давление, оказываемое на улитковую мембрану, одинаково по всей ее длине. Благодаря градиенту жесткости базилярная мембрана действует подобно серии фильтров, настроенных на разные частоты (рис. 14.21, а). Поэтому более высокие частоты вызывают колебания улиткового хода ближе к основанию, а низкие частоты — ближе к геликотреме (рис. 14.21, б). На рисунке показаны огибающие волны на нескольких частотах. Стоячие волны не возникают, потому что практически отсутствует отражение волны от верхушечного конца улиткового хода.

Стимуляция волосковых клеток улитки обусловлена сцеплением ресничек с покровной мембраной. Возбуждение волосковых рецепторов происходит при относительном движении базилярной и покровной мембран вокруг различных осей благодаря тому, что базилярная мембрана идет от основания костной спиральной пластинки, а покровная мембрана подвешена к верхней губе края (лимб). В результате оси вращения этих двух мембран различны.

Таким образом, смещение улитковой мембраны приводит к тому, что ретикулярная и покровная мембраны двигаются относительно друг друга так, что между ресничками возникает сила сцепления. Это и вызывает стимуляцию слуховых рецепторов. Наружные волосковые клетки (НВК) стимулируются силами сцепления в радиальном направлении, в то время как внутренние волосковые клетки (ВВК) стимулируются силами в продольном направлении (рис. 14.22). Важность этого обстоятельства рассмотрена далее.

Базилярная мембрана не является свободно колеблющейся полоской. Она натянута на обеих сторонах своими связями со стенками улитки. В результате этого смещение мембраны происходит так, как показано на рис. 14.23. В условиях краевых натяжений колебание индуцирует главным образом радиальные силы на стороне стремени (высокая частота) от пика бегущей волны, а продольные силы на стороне геликотремы (низкие частоты).

В 1930 г. Е. Вевер и С. Брей сообщили, что, если электрические потенциалы слухового нерва усилить и подать на динамик, воспроизведется звуковой сигнал, подаваемый на ухо животного. Первое предположение исследователей состояло в том, что это биоэлектрический ответ слухового нерва. Однако вскоре было уста-

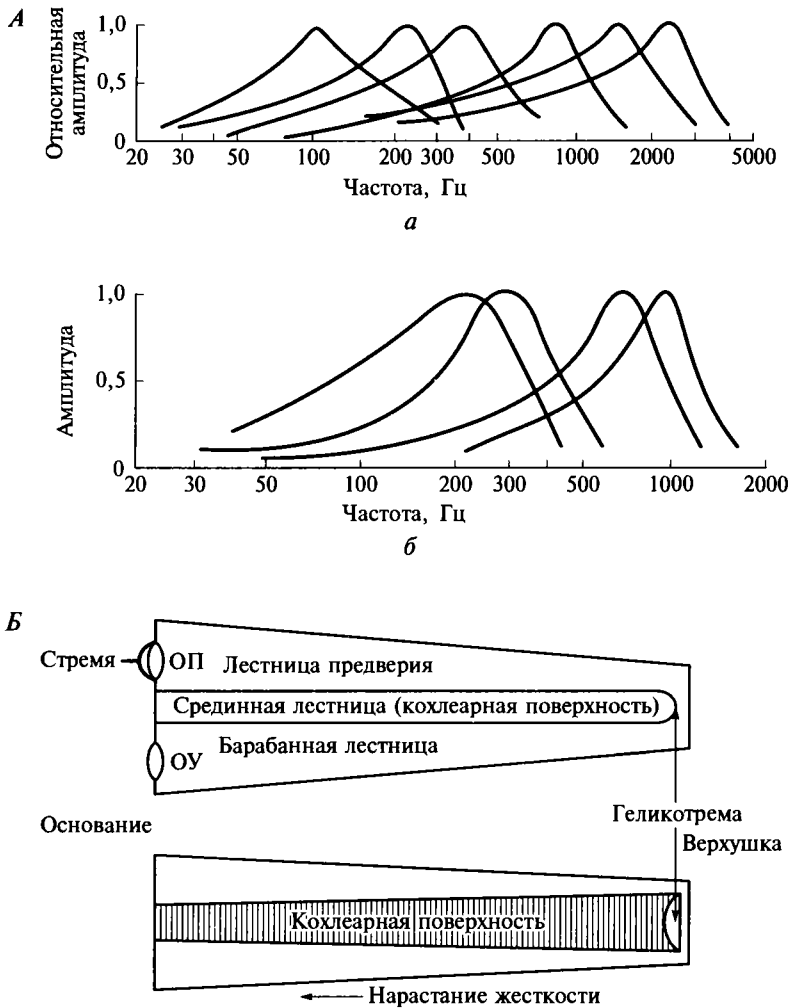


Рис. 14.21. Настроечные кривые (А) базиллярной мембраны у человека (а) и морских свинок (б). Схематическое изображение (Б) развернутой улитки (ОП — окно преддверия; ОУ — окно улитки) (по Г. Бекешу, 1960)

новлено, что данный потенциал лучше регистрируется у окна улитки и продолжает регистрироваться после перерезки слухового нерва. Таким образом, выяснилось, что потенциал возникает в самой улитке и слуховой нерв не имеет к этому отношения. Потенциал назвали *микрофонным потенциалом улитки*. Кроме микрофонного потенциала в улитке, можно также зарегистрировать следующие потенциалы: *потенциал покоя*, *потенциал рецепторов*, *генераторный потенциал* и *потенциал действия нерва*. Собственно улит-

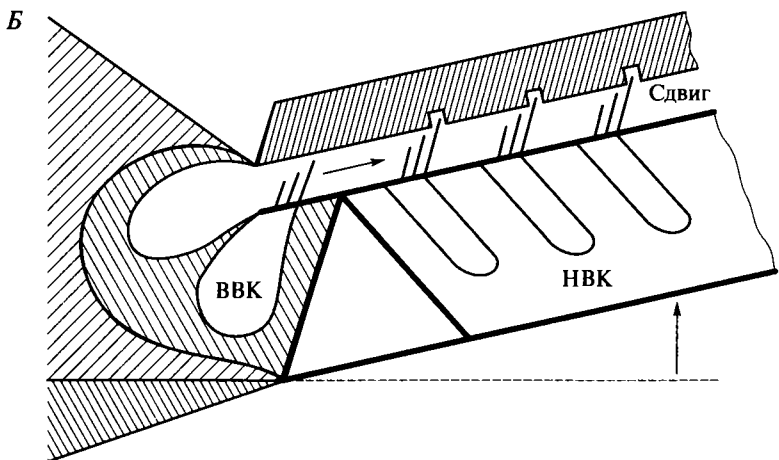
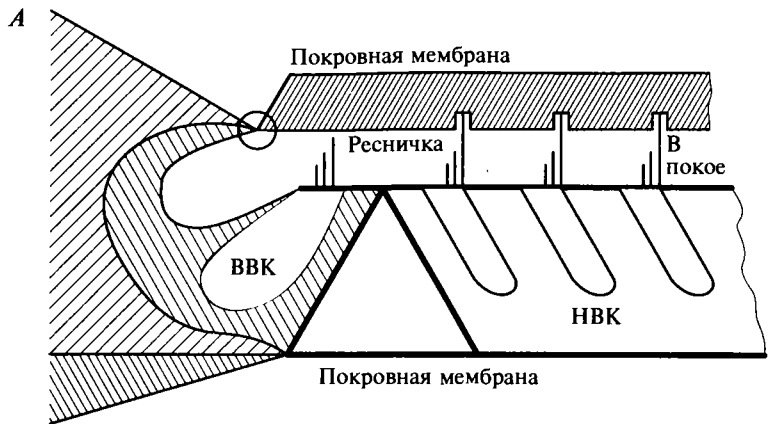


Рис. 14.22. Относительное положение в покое (А) и при движении (Б) базиллярной и покровной мембраны (НВК, ВВК — наружные и внутренние волосковые клетки)

ковыми потенциалами являются потенциал покоя и потенциал рецепторов, тогда как два других потенциала имеют нервное происхождение.

Напомним, что эндолимфа богата калием и поддержание ионных концентраций внутриулитковых жидкостей определяет функционирование кортиева органа. Измерение потенциалов с помощью микроэлектродов показало, что потенциал перилимфы равен 0 мВ, а в срединной лестнице потенциал составляет +100 мВ. Этот положительный потенциал покоя улитки называют *внутри-*

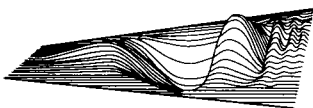


Рис. 14.23. Модель колебаний базилярной мембраны, закрепленной по краям (слева — апикальный конец)

улитковым потенциалом. Максимальное значение потенциала измеряется вблизи сосудистой полоски. Это единственное место, сохраняющее положительный потенциал при разрушении срединной лестницы (эндолимфа при этом вытекает). Оказалось, что внутриулитковый потенциал сохраняется после повреждения или даже удаления волосковых клеток.

При прохождении тонкого микроэлектрода через кортиев канал, заполненный кортилимфой, регистрируются скачки отрицательного потенциала от  $-60$  до  $-70$  мВ. Их считают потенциалами покоя волосковых клеток. Таким образом, суммарная разность потенциалов на ретикулярной пластинке имеет величину порядка  $160 - 170$  мВ.

Существует несколько гипотез о механизме генерации микрофонного потенциала, но наибольшее признание получила «модель переменного сопротивления». Представим себе источник потенциалов покоя в виде батарей, генерирующих ток, проходящий через срединную лестницу, базилярную мембрану и барабанную лестницу, при этом один полюс этой батареи находится у сосудистой полоски (рис. 14.24). Звуковой сигнал будет преобразован в

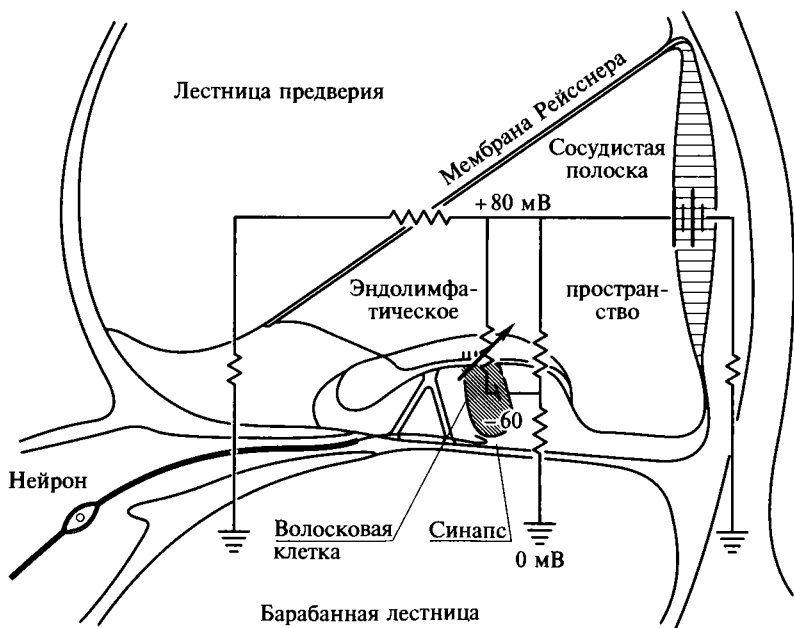


Рис. 14.24. Модель переменного сопротивления К. Дэвиса

электрический (микрофонный потенциал улитки), если вызовет изменение сопротивления току в соответствии с формой звукового стимула. Предположили, что изменение сопротивления обусловлено движением ресничек волосковых клеток в ответ на смещение базилярной мембраны. Этот переменный потенциал измеряется как микрофонный потенциал улитки. Амплитуда микрофонного потенциала определяется амплитудой звукового стимула, т.е. смещением соответствующих стереоцилий (рис. 14.25).

Если регистрировать микрофонный потенциал микроэлектродом, перемещая его по длине улитки, то обнаруживается его пространственно-временное распределение, обусловленное прохождением бегущей волны по средам улитки. Низкочастотные звуки вызывали большие по амплитуде микрофонные потенциалы в верхушечном завитке и минимальные у основания. При высоких частотах звука регистрировались у основания максимальные величины микрофонных потенциалов и отсутствовали ответы от вершины.

*Суммационный потенциал* был впервые описан в 1950 г. В отличие от микрофонного потенциала, который является потенциалом переменного тока, суммационный потенциал представляет со-

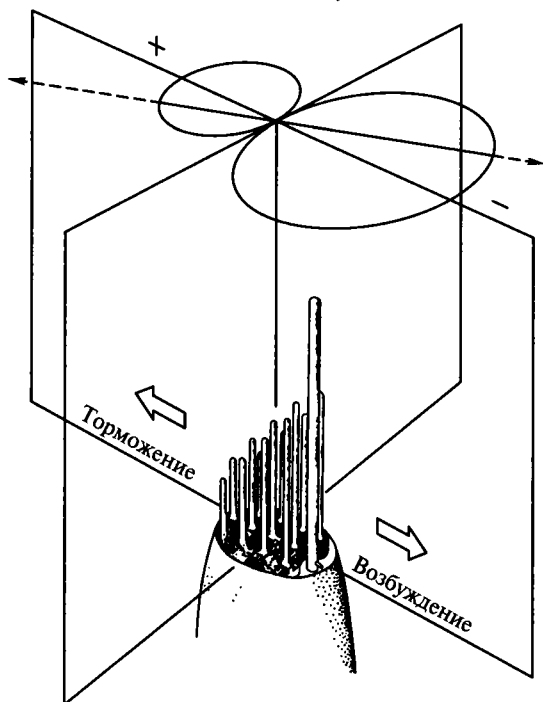


Рис. 14.25. Направленная чувствительность сенсорных волосковых клеток (по К. Флоку, 1971)

бой смещения нулевой линии в ответ на действие звука. Знак суммационного потенциала может быть положительным или отрицательным. Было установлено, что полярность суммационного потенциала связана с огибающей бегущей волны. При этом в отличие от микрофонного потенциала суммационный потенциал отражает мгновенное смещение улитковой поверхности. Подобно микрофонному потенциалу, суммационный потенциал нарастает по мере повышения звукового давления.

Установлено, что настройка слуховых афферентов значительно точнее, чем настройка базилярной мембраны. Области ответов отдельных слуховых афферентов показаны как функции частоты — так называемые *настроечные кривые*. Видно, что настроечные кривые имеют V-образную форму. Частота тона, при которой достигается самый низкий порог реакции, называется *характеристической частотой*. Настройка базилярной мембраны была существенно более грубой, чем настройка нейронных ответов, и этому нет удовлетворительного объяснения.

### **Нейрофизиология слуховой системы**

Конечный этап преобразования звуковых колебаний улиткой в биоэлектрические сигналы — появление импульсной активности в слуховых афферентах. Собственно, только здесь мы впервые в слуховой системе сталкиваемся с проблемой кодирования. Животные, включая человека, выделяют временные, частотные и силовые характеристики звуков, локализацию источника звуковых сигналов в окружающей среде (азимут и расстояние до источника). Кроме того, слуховая система должна обеспечить достаточную надежность приема «полезного» сигнала на фоне посторонних сигналов (шумов). Слуховая система также специально адаптирована к восприятию биологически значимых сигналов, например видовых голосовых реакций. У некоторых групп высших позвоночных животных (млекопитающие и птицы) появилась эхолокация (пассивная и активная), которая позволяет этим животным ориентироваться в окружающей среде с помощью звуков.

Прежде чем перейти к тому, как в реакциях отдельных нейронов закодированы параметры звуков, рассмотрим кратко нейроанатомию слухового анализатора млекопитающих (рис. 14.26). Нейроны 1-го порядка представлены биполярными нейронами спирального ганглия, который идет параллельно кортиеvu органу. Отростки этих нейронов заканчиваются на слуховых рецепторах. Нейроны 2-го порядка образуют комплекс слуховых (кохлеарных) ядер (*nucl. cochlearis*). Согласно упрощенной нейроанатомической схеме, комплекс слуховых ядер делят на дорсальное и вентральное ядра. Аксоны слухового нерва входят в вентральное кохлеарное ядро и разветвляются на восходящую и нисходящую веточки. Зона, где

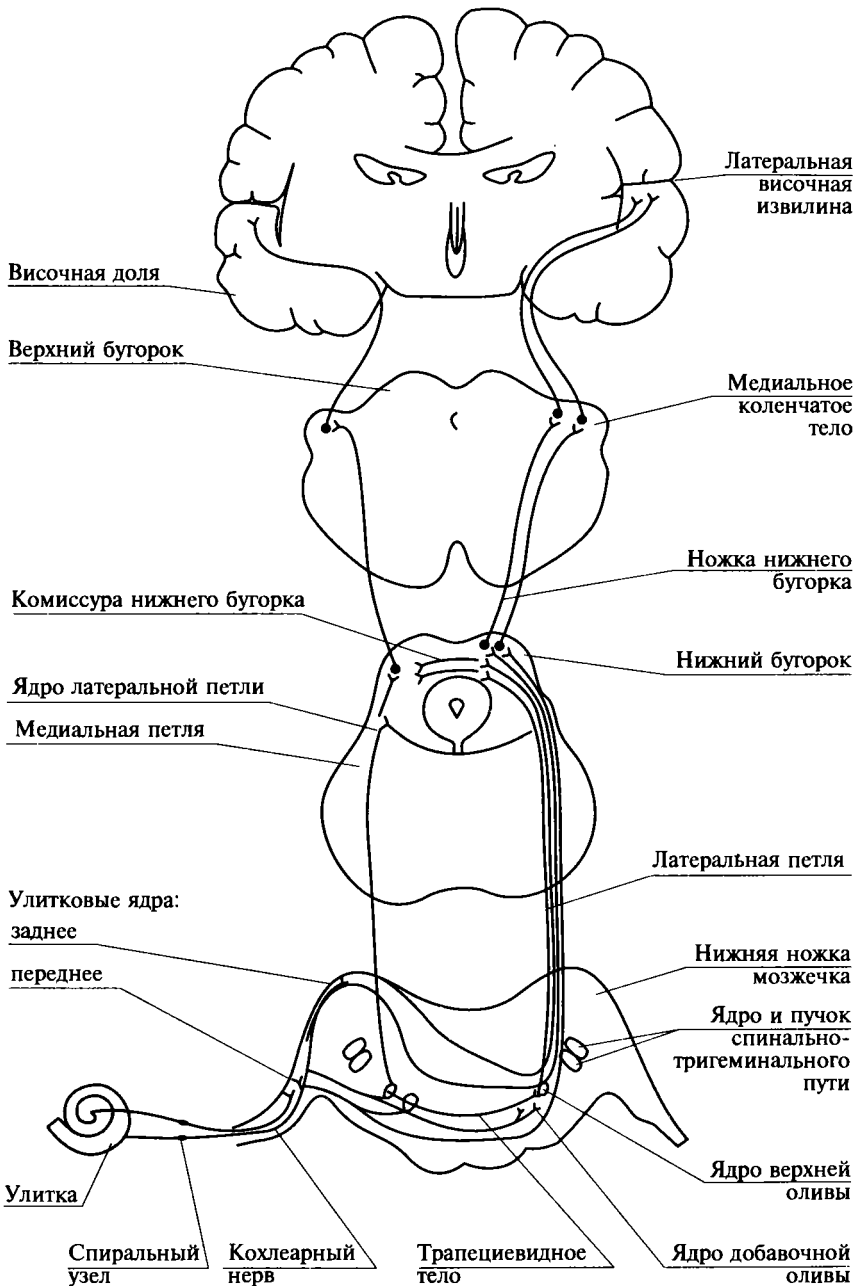


Рис. 14.26. Схема слухового анализатора млекопитающих



аксоны образуют бифуркацию, делит вентральное кохлеарное ядро на переднюю и заднюю части, которые иннервируются соответственно восходящими и нисходящими веточками. В настоящее время известно, что имеется тройное представительство кортиева органа в каждом из трех главных подразделений слухового комплекса ядер: дорсальном, передневентральном и задневентральном. Аксоны нейронов слуховых ядер поднимаются в вышележащие уровни слухового анализатора как контра-, так и ипсилатерально.

Следующим уровнем слуховой системы является комплекс *ядер верхней оливы* — медиальное (*oliva superior medialis*) и латеральное (*oliva superior lateralis*) ядра и трапециевидное тело (*corpus trapezoideus*). Главную афферентную проекцию к медиальному ядру верхней оливы образуют нейроны передневентрального слухового ядра. Проекции организованы тонотопически (нейроны дорсальной части имеют низкие характеристические частоты, а вентральной — высокие). Большинство нейронов этого ядра возбуждаются бинаурально.

Аксоны клеток слуховых ядер в мозговом стволе идут в составе *латеральной петли* (*lemniscus lateralis*). Часть волокон латерального лемниска переключается в нижнем двухолмии, а часть идет в таламус и заканчивается на нейронах *медиального коленчатого тела*. Кроме того, часть волокон латеральной петли иннервирует контралатеральный холмик двухолмия, образуя *комиссуру Пробста*. Основная часть клеточных элементов заднего холма расположена в центре и составляет его *центральное ядро*. Аксоны клеток заднего холма направляются в составе его ручки к медиальному коленчатому телу. Часть выходящих аксонов направляется к противоположному холму, образуя *интерколликкулярную комиссуру*.

Медиальное коленчатое тело является таламическим центром слуховой системы. В нем различают крупноклеточную и мелкоклеточную (основную) части. Аксоны нейронов мелкоклеточной части образуют *акустическую радиацию* (*radiatio acustica*) и направляются в слуховые области коры больших полушарий. Крупноклеточная часть медиального коленчатого тела получает обширные проекции от нижнего двухолмия.

Слуховая кора — это высший центр слуховой системы и располагается в слуховой доле. У человека в состав слуховой коры входят поля 41, 42 и частично 43 (по Бродману). У кошки в слуховой коре различают зоны AI, AII, AIII и Ep и ins T. Самую мощную проекцию получает зона AI (рис. 14.27). Помимо восходящего афферентного пути имеется также нисходящий эфферентный путь, начинающийся от инсуло-темпоральной (*ins T*) зоны слуховой коры. Эфферентный путь переключается через медиальное коленчатое тело. Из коры идут прямые волокна к заднему холму и верхней оливе. От внутреннего коленчатого тела нисходящий путь направ-

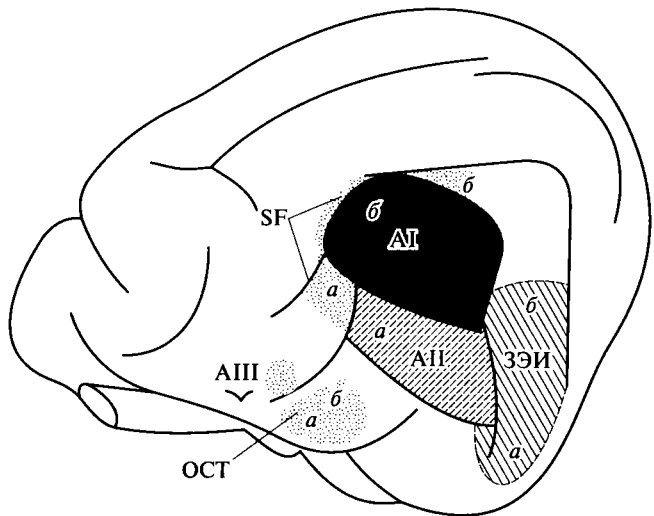


Рис. 14.27. Представительство улитки в четырех слуховых зонах коры кошки (по С. Вулси, 1960):

*a* — проекция верхушечного отдела (низкие частоты) на коре; *б* — базальная проекция (высокие частоты); ЗЭИ — задняя эктосильвиева извилина; ОСТ — островок; AI, AII, AIII — первичная, вторичная и третичная слуховые зоны соответственно; SF — супрасильвиева борозда

ляется к задним холмам и верхней оливе, как ипси-, так и контралатерально, а также в кохлеарные ядра. От роstralной группы нейронов оливы начинается оливокохлеарный пучок Расмуссена, который оканчивается на волосковых клетках своей и противоположной стороны.

Нейрофизиологическими методами из перечисленных нисходящих путей слуховой системы исследован только пучок Расмуссена. Электрическая стимуляция этого пути тормозит спонтанный разряд волокон слухового нерва. Перерезка данного пути не влияет на абсолютный слуховой порог, но ухудшается дифференцирование близких тонов. Функциональная роль оливокохлеарного пути не ясна.

### Ответы нейронов на звуковую стимуляцию

**Кодирование интенсивности звука.** Кодирование интенсивности звука происходит уже на уровне волосковых рецепторов. Предполагают, что различие между внутренними (ВВК) и наружными (НВК) волосковыми клетками используется для кодирования интенсивности звука. Известно, что ВВК находятся близко к подвешенной части базилярной мембраны, а НВК — более дистально.

В результате в ответ на смещение базилярной мембраны бóльшая сила прикладывается к НВК по сравнению с ВВК. Этому предположению соответствует то, что ВВК реагируют на скорость смещения базилярной мембраны, тогда как НВК реагируют на амплитуду ее смещения.

Из морфологических данных известно, что 95 % афферентов иннервирует ВВК и только 5 % — НВК. Важно и то, что на НВК слуховые волокна оканчиваются конвергентно (1 : 10), а на ВВК — дивергентно (20 : 1). Конвергентные отношения между афферентными волокнами и НВК говорят в пользу того, что по соответствующим афферентам может происходить кодирование звуков, возрастающих по интенсивности (таких афферентных волокон всего 5 %). Это предположение подтверждается некоторыми экспериментальными данными. Изучение реакций отдельных слуховых афферентов на звуковые щелчки позволило выделить две категории ответов. Ответы афферентов 1-го типа (93 %) были нечувствительны к изменениям уровня сигнала, а ответы афферентов 2-го типа (7 %) реагировали пропорционально интенсивности звука, что напоминает соотношения в иннервации ВВК и НВК по данным морфологии.

Вместе с тем известные экспериментальные данные не позволяют объяснить все только пространственной суммацией. Например, уничтожение всех НВК приводит к потере слуха примерно на 50 дБ, тогда как весь диапазон интенсивностей, воспринимаемый ухом, около 120 дБ. Другими словами, предположение, что НВК кодируют интенсивность звука может объяснить только часть кодируемого динамического диапазона слышимых звуков.

**Слуховой нерв.** Отдельное слуховое волокно обычно имеет динамический диапазон не больше 20—40 дБ. Таким образом, одно волокно не кодирует все 120 дБ — диапазон, воспринимаемый человеком. Можно предположить, что весь диапазон интенсивностей кодируется набором афферентных волокон, каждое из которых кодирует только часть этого диапазона.

В слуховом нерве встречаются волокна как с узкой, так и широкой настройкой (рис. 14.28). Частота, на которой волокно реагирует с наименьшим порогом, называется *характеристической*. Обратите внимание, что настроечные кривые ассиметричны: «хвост» в области низких частот значительно более выражен, чем в области высоких частот. В общем, это соответствует кривым механической настройки базилярной мембраны.

Как кодируются параметры звука в ответах волокон слухового нерва? В исследованиях аналитического характера применяют два типа стимулов: щелчки для исследования временных характеристик ответов и чистые тоны для исследования частотных характеристик. Используют также тональные посылки (П-импульс, заполненный определенной частотой), что представляет собой компромисс между дискретным щелчком и непрерывным тоном.

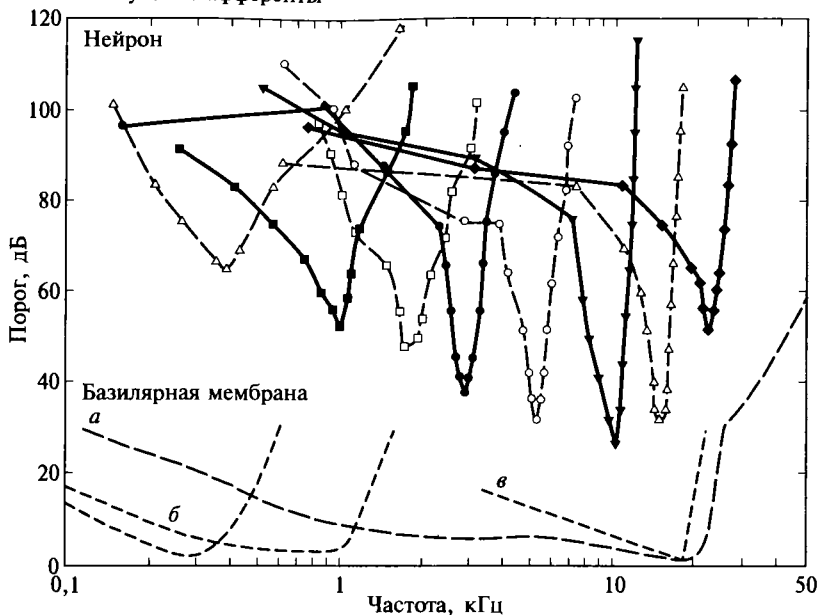


Рис. 14.28. Настраивочные кривые слуховых волокон слухового нерва (вверху) и механическая настройка базилярной мембраны (а, б, в) (по Дж. Вилсону, Дж. Джонстону, 1972)

**Ответы на щелчки.** На рис. 14.29 показаны примеры постстимульных гистограмм слуховых волокон слухового нерва кошки; слева указана характеристическая частота (ХЧ) данного волокна. Видно, что волокна с низкой ХЧ имеют полимодальные постстимульные гистограммы, тогда как волокна с высокой ХЧ имеют мономодальные постстимульные гистограммы.

Описанные свойства нейронных разрядов, по-видимому, отражают процессы в улитке. Бегущая волна в ответ на звуковой щелчок перемещается по улитке: в основании улитки быстро, а затем к верхушке замедляется. В связи с этим следует ожидать, что постстимульная гистограмма отражает синхронные разряды высокочастотных волокон, берущих начало от базальной части улитки. Этот эффект представлен коротким латентным периодом первого пика постстимульной гистограммы для афферентов с высокими ХЧ. Более длинные латентные периоды для афферентов с низкими ХЧ отражают время распространения бегущей волны вверх по улитковой поверхности до того места, от которого начинается данное волокно.

Отдельные пики на постстимульных гистограммах объясняют тем, что смещение базилярной мембраны в одном направлении приводит к увеличению импульсной активности, а при смещении

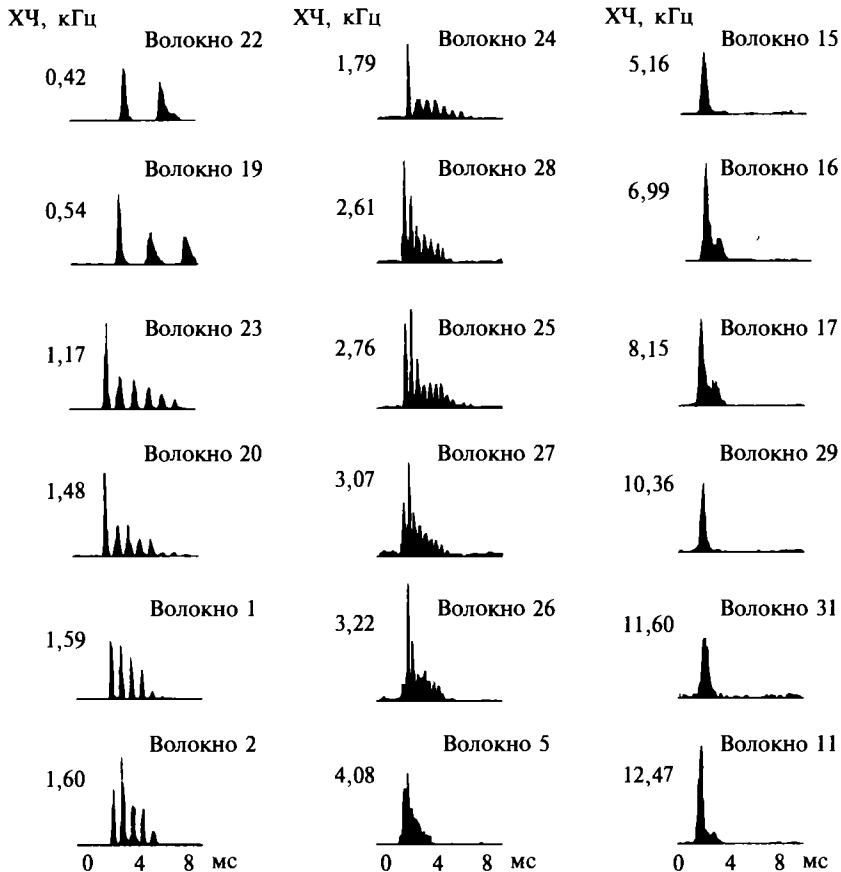


Рис. 14.29. Постстимульные гистограммы для 15 слуховых волокон кошки в ответ на звуковые щелчки (по Н. Киангу, 1965)

в другом направлении активность снижается. Эта интерпретация соответствует тому, что при стимуляции звуковым щелчком противоположной полярности положение пиков и провалов на постстимульной гистограмме сменяется на противоположное.

**Ответы на тональные посылки.** На рис. 14.30 показаны ответы нейронов на тональные посылки. На постстимульных гистограммах можно видеть подъем в начале предъявления звука, за которым следует постепенное снижение ответа до установившегося значения. Амплитуда этого пика пропорциональна интенсивности звука. Ответ на выключение звука резко снижается до уровня ниже спонтанного разряда, а затем спонтанный разряд постепенно восстанавливается. Установлено, что на тоны частотой до 5000 Гц ответ нейрона модулируется частотой звука (на рисунке это плохо видно из-за очень сжатой временной шкалы). При этом импульса-

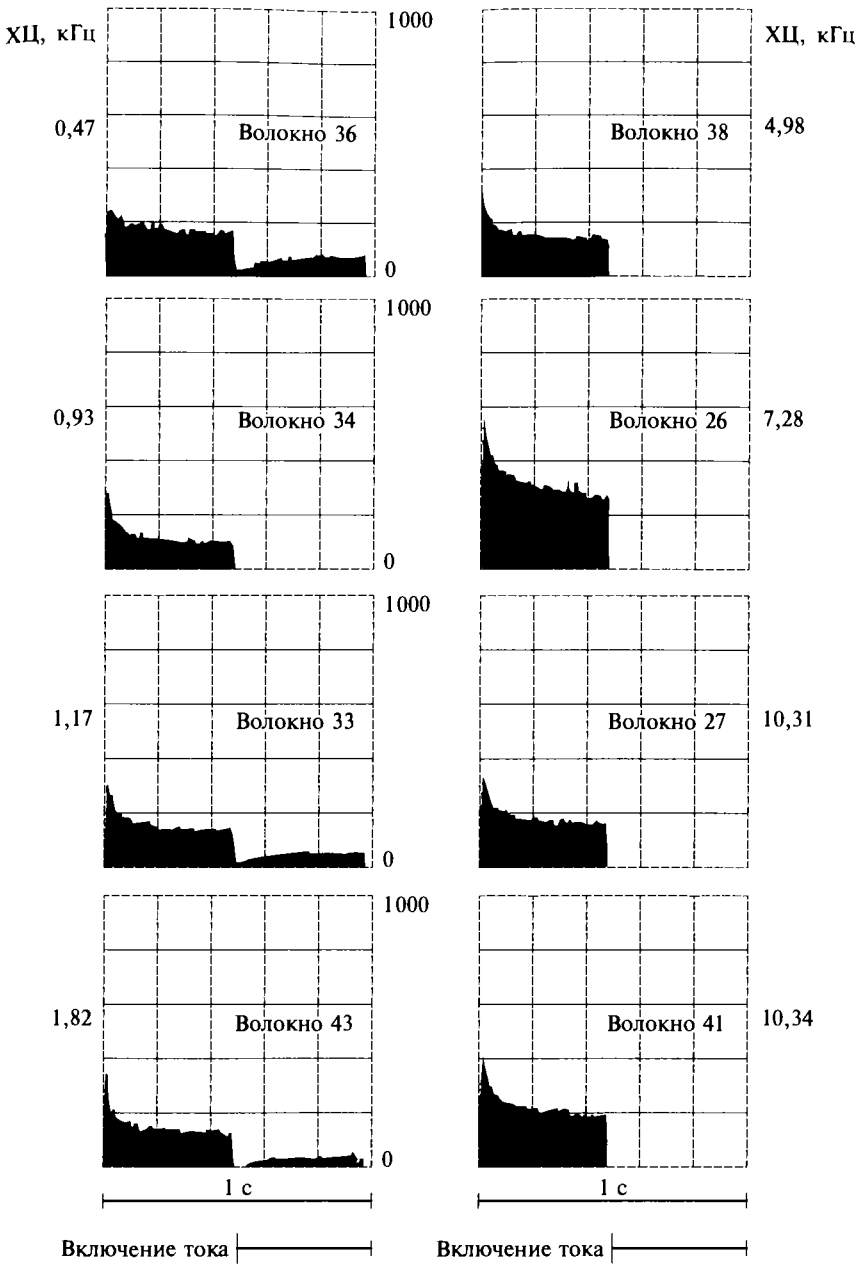


Рис. 14.30. Постстимульные гистограммы на тональные сигналы для слуховых волокон кошки с различными характеристическими частотами (ХЧ) (по Н. Киангу, 1965)

ция в соответствующем афферентном волокне возникает при смещении базилярной мембраны вверх.

Приведенные данные заставляют предположить, что по крайней мере для чистых тонов при передаче информации о частоте по слуховым афферентам используется принцип кодирования «период—время». Предполагают, что правило применимо во всем диапазоне реагирования данного слухового афферента, а не только для его характеристической частоты. Наряду с описанным принципом кодирования частоты имеет место и кодирование «местом», которое соответствует механической настройке участков базилярной мембраны. Считают, что в кодировании частоты звукового сигнала в волокнах слухового нерва принимают участие оба механизма.

**Двухтональное торможение.** Если слуховое волокно возбудить на его характеристической частоте, то второй тон, несколько от-

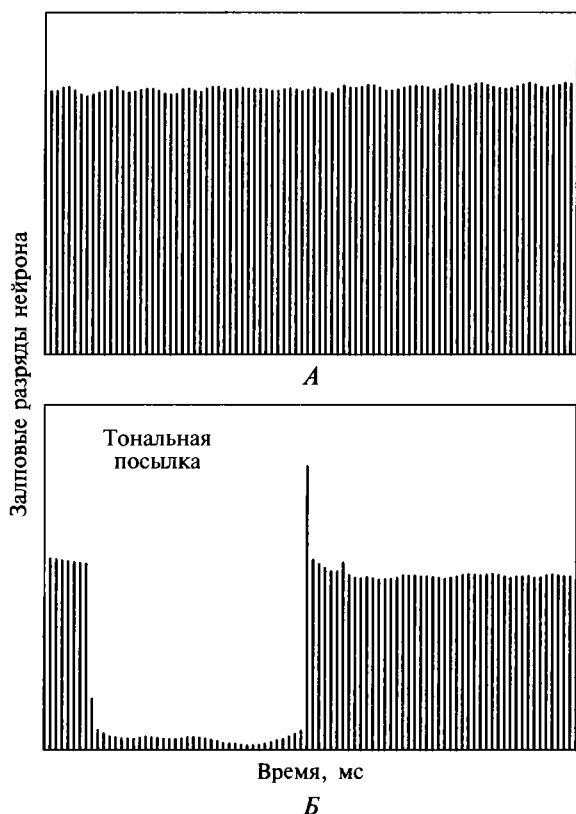


Рис. 14.31. Двухтональное торможение (по С. Гелфанду, 1984):

А — непрерывный тон на характеристической частоте; Б — тональная посылка, добавленная к непрерывному тону

личающийся по частоте (в сторону уменьшения или увеличения частоты), при добавлении к первому тону вызывает снижение частоты разряда (рис. 14.31). Это явление называется *двухтональным торможением*. Показано, что область торможения тоном более высокой частоты и более низкой частоты несимметричны: тон выше характеристического вызывает торможение при более низких интенсивностях, чем низкочастотный тон. Латентный период этого явления слишком короткий, чтобы его можно было связать с центральными процессами. Физиологический механизм данного феномена не ясен, но предполагают, что это связано с нелинейностью улитки. Такое предположение соответствует также тому, что феномен двухтонального торможения можно получить на микрофонном потенциале улитки.

## СЛУХОВЫЕ ЦЕНТРЫ

К настоящему времени достаточно полно изучена тонотопическая организация всех уровней слуховой системы. Согласно имеющимся экспериментальным данным, самая острая настройка имеет место у отдельных слуховых афферентов. На других этапах слухового анализатора дальнейшего обострения настройки не происходит. Более того, встречаются нейроны как с узкой, так и широкой настройкой. Таким образом, если в слуховом нерве происходит обострение настройки, то этого не происходит на более высоких этапах слухового анализатора.

В слуховых ядрах мозгового ствола кошки выделяют пять групп нейронов. «Основные» нейроны реагируют на звуковые стимулы также как слуховые афференты 1-го порядка. Нейроны этого типа обнаруживаются в промежуточном и задневентральном кохлеарных ядрах. Нейроны-«прерыватели» обнаруживаются в промежуточном, задневентральном, а также в дорсальном улитковых ядрах. Постстимульная гистограмма этих нейронов распадается на отдельные сегменты (моды), расположение которых определяется параметрами стимуляции (продолжительностью и высотой тона). При этом наиболее выраженный ответ имеет место в начале стимула, а затем амплитуда его уменьшается. Третью группу нейронов составляют нейроны-«включатели», которые почти исключительно находятся в промежуточных и задневентральных улитковых ядрах. Небольшое количество этих нейронов встречается в передневентральном и дорсальном улитковых ядрах. Четвертую группу нейронов составляют «паузные» нейроны, которые обнаруживаются только в дорсальном улитковом ядре. Нейроны этого типа реагируют на стимулы с большим латентным периодом.

Комплекс ядер верхней оливы является первым уровнем слуховой системы, на котором принимается бинауральная информация



(от обеих ушей). Однако большая часть нейронов верхней оливы реагирует возбуждением лишь на контралатеральные слуховые стимулы. Стимуляция ипсилатерального уха может тормозить активность таких нейронов. Если стимулировать оба уха, то нейрон возбуждается; это так называемые возбуждительно-тормозные нейроны. Если поступающий в ипсилатеральное ухо звуковой щелчок (тормозящий) предшествовал подаче звукового щелчка (возбуждающий) в другое ухо, то ответ такого нейрона был сниженным. Амплитуда реакции также была снижена, если интенсивность щелчка на ипсилатеральной стороне больше, чем на контралатеральной. Таким образом, реакция нейрона могла контролироваться двумя параметрами стимула: стороной нанесения и амплитудой.

При использовании в качестве звукового сигнала тональной посылки, выделено две группы нейронов в верхнем оливном комплексе: возбуждительно-возбуждающие (возбуждались при стимуляции обеих ушей) и возбуждительно-тормозные (при стимуляции одного уха возбуждались, а при стимуляции другого тормозились). При бинауральной стимуляции нейроны первой группы были чувствительны к средней интенсивности, а нейроны второй группы — к различию интенсивностей раздражения левой и правой сторон.

При определенной характеристической задержке по времени подачи звука в каждое из ушей на тоны низкой частоты нейроны возбуждались синхронно с фазой стимулирующего тона. Другими словами, ответы нейрона были максимальными, когда сигналы поступали в фазе. Следовательно, нейронные ответы, связанные с фазой стимула, наблюдаемые в слуховом нерве, сохраняются также и в верхней оливе. Считают, что нейроны с описанными свойствами участвуют как в бинауральном анализе, так и в анализе высоты звукового стимула.

Следующий уровень обработки бинауральной информации происходит в *нижнем двухолмии*. Здесь также обнаружены нейроны, реагирующие на характеристическое запаздывание звука. Другими словами, нейрон максимально возбуждался, когда стимуляция с обеих сторон происходила с определенной задержкой (например, 140 мкс) и реакция не зависела от частоты стимула.

В нижнем двухолмии обнаруживались клетки, которые наряду с чувствительностью к временной задержке звука, поступающего к каждому из ушей, были также чувствительны к интенсивности раздражения. По мнению исследователей, это может свидетельствовать о том, что реакция таких клеток чувствительна к звуку, движущемуся вокруг головы животного.

Несмотря на то что основные усилия исследователей по бинауральному кодированию были сосредоточены на верхнем оливном комплексе и нижнем двухолмии, было показано, что нейроны ядра латеральной петли и медиального коленчатого тела также реагировали на эти признаки.

Микроэлектродной техникой изучены также поля АI (первичная) и АII (вторичная) слуховой коры кошки. Показано, что эти нейроны реагировали на включение и выключение слухового стимула. Большинство нейронов реагировало возбуждением на контралатеральную стимуляцию и подавляло импульсацию на ипсилатеральную стимуляцию. Обнаружены также нейроны, реагирующие на характеристическую временную стимуляцию обеих ушей, и нейроны, реагирующие на перемещение звука в пространстве. Все эти характеристики были сходны с характеристиками, описанными на более низких этажах слуховой системы.

## **Тонотопическая организация слухового анализатора**

Для всех уровней слухового анализатора характерна упорядоченная локализация представительства отдельных звуковых частот. Как уже указывалось, на высокочастотные сигналы реагирует базальная часть улитки, а на низкие частоты отвечает верхушка. Эта топка сохраняется и в слуховом нерве, в котором волокна от апикальной части улитки расположены в центре нерва, а базальные волокна — по периферии и нижнему краю. Далее волокна от основания улитки проецируются преимущественно в дорсальное слуховое ядро, а от апикальной — в вентральное слуховое ядро, но частично также в дорсальное слуховое ядро.

Микроэлектродные исследования комплекса улитковых ядер показали, что в каждом из них имеется тонотопия и кортиев орган представлен полностью. При этом низкие частоты локализованы в этих ядрах вентрально, а высокие — дорсально. Например в S-ядре комплекса верхней оливы кошки, в дорсальной кривизне ядра представлены более низкие частоты, а в вентральной — высокие частоты (рис. 14.32). В верхнем двухолмии кортиев орган представлен дважды: при прохождении микроэлектрода в вентральном направлении через центральное ядро характеристические частоты нейронов повышаются, в наружном ядре — снижаются (рис. 14.33). Тонотопия обнаруживается и в медиальном коленчатом теле: латерально расположенные нейроны имели более низкие характеристические частоты по сравнению с нейронами, расположенными более медиально.

Как известно, в коре больших полушарий улитка представлена многократно, но наиболее полно, например, у кошки в полях АI и АII. На рис. 14.27 показаны проекции улитки в четырех слуховых полях кошки. При этом базальная часть улитки представлена в поле АI рострально, а апикальная — каудально. Поле АII расположено вентральнее поля АI. Частотное представительство в ней менее отчетливое и имеет противоположное направление по сравнению с полем АI. По данным нейроанатомии, к полю АI проецируются в

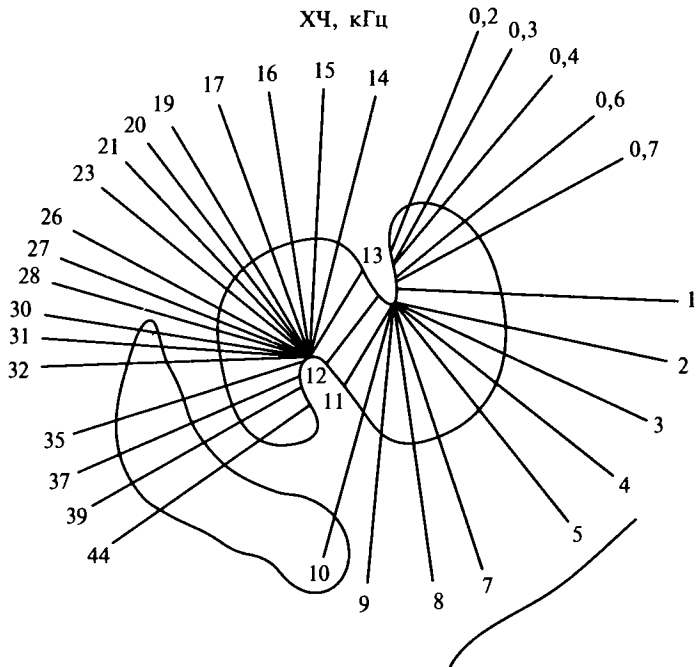


Рис. 14.32. Тонотопическое расположение клеток в верхнем оливном комплексе у кошки (по С. Тсухитани, Дж. Боудрену, 1966).

Характеристическая частота (ХЧ) убывает от высокой (вентромедиально) к низкой (дорсомедиально)

основном волокна от медиального коленчатого тела, тогда как к полю АII и задней эктосильвиевой извилине отходят только коллатеральные проекции. Поле АIII расположено рострально и связано преимущественно с задним медиальным таламическим ядром.

У обезьян первичное слуховое поле АI находится в области надвисочной извилины. Микроэлектродные исследования показали, что высокие частоты представлены каудомедиально, а более низкие — рострально. Вторичная слуховая область представлена полоской вокруг АI. Медиальное коленчатое тело тонотопически проецируется лишь в АI (первичную слуховую область).

Нейроны с близкими характеристическими частотами собраны в коре в вертикальные колонки. При увеличении интенсивности звука размер этих колонок в поперечном направлении увеличивается. Все слуховые зоны коры обоих полушарий связаны через мозолистое тело.

Животные с двусторонними разрушениями слуховой коры достаточно хорошо выполняют частотный анализ звуков, но необратимо утрачивают способность различения последовательных тонов.

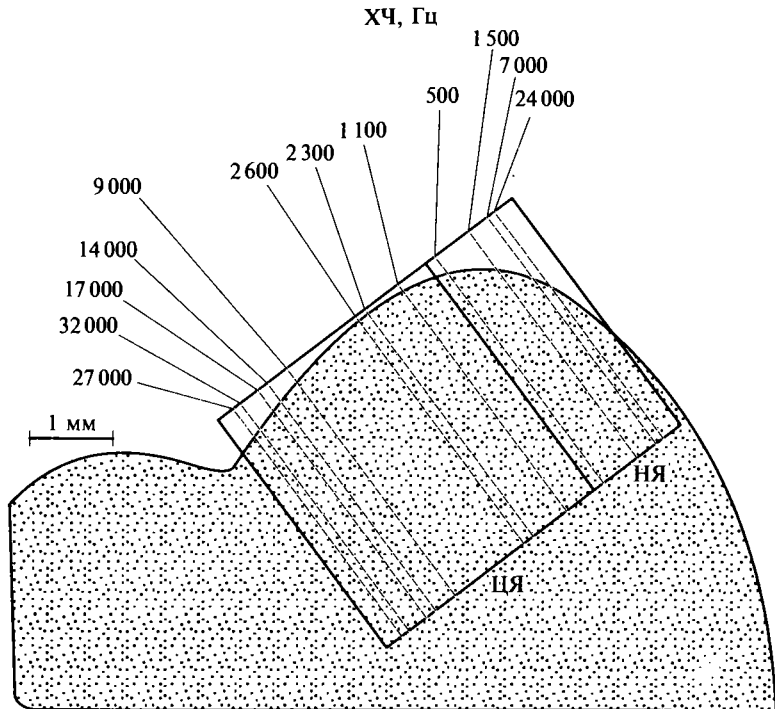


Рис. 14.33. Тонотопическое представительство характеристических частот (ХЧ) в центральном (ЦЯ) и наружном (НЯ) ядрах нижнего двухолмия кошки (по Дж. Розе, 1963)

Например, у интактной кошки легко вырабатывается дифференцировка ряда низкочастотных звуков (Н-Н-Н) от ряда низко- и высокочастотных звуков (Н-В-В). Животные без слуховой коры не вырабатывают этой дифференцировки. Кошки с билатеральным разрушением слуховой коры не различали изменений длительности тонов, их пространственной локализации. Например, кошки с удаленной слуховой корой не различали спаренных щелчков «левый-правый» и «правый-левый». Оперированные кошки вздрагивали на звук (так называемый старт-рефлекс, обеспечивается текстоспинальными путями), но не поворачивались в направлении звука, как интактные кошки; выпадала ориентировочная реакция на звук.

## ЭЛЕМЕНТЫ ПСИХОАКУСТИКИ

Раздел сенсорной физиологии, изучающий восприятие физических стимулов человеком, называется психофизикой, а применительно к слуховым стимулам — психоакустикой.

Слуховой анализатор выполняет тонкий анализ звуков. Ухо человека улавливает звуки от 0 до 140 дБ; уровень выше 120 дБ является повреждающим для уха. Динамический диапазон 140 дБ соответствует перепаду уровня звукового давления порядка  $10^7$ . Диапазон воспринимаемых звуковых частот также чрезвычайно широк: от 2 до 20 000 Гц. Слуховая система человека способна улавливать чрезвычайно незначительные различия между сходными звуками, это относится ко всем трем параметрам звука: интенсивности, частоте и длительности.

**Абсолютная слуховая чувствительность.** Под *минимальным значением слышимого уровня звука* понимают среднее значение, полученное по одному или нескольким испытуемым. В этом случае данные, полученные разными методами, могут заметно различаться. Интенсивность минимально слышимого звука измеряют двумя методами. В одном методе звук подают через наушники, а звуковое давление измеряют специальным зондом в наружном слуховом проходе около барабанной перепонки. Этим методом получают значение *минимально слышимого давления* (МСД). В другом методе у испытуемого, находящегося в звуковом поле, определяют *порог слышимости*. Затем на место испытуемого помещают микрофон и измеряют интенсивность звука, вызвавшего пороговое ощущение. Данным методом измеряют *минимально слышимое поле* (МСП). Эти два метода дают различающиеся значения минимально слышимого уровня звука (рис. 14.34).

По кривым МСД и МСП можно судить о том, что ухо человека наиболее чувствительно к диапазону звуков 2000—5000 Гц, но достаточно высокая чувствительность сохраняется в очень широком диапазоне (от 100 до 10 000 Гц). На рис. 14.34 видно, что кривая МСП располагается ниже кривой МСД; расхождение составляет 6—10 дБ. Причина этих различий до конца не ясна. Одно из объяснений состоит в том, что этот эффект связан с физиологическим шумом. Другое объяснение, которое не исключает первого, состоит в предположении, что наружный слуховой проход усиливает звуковое давление за счет резонанса. Следует учитывать и то, что при бинауральном слухе пороги ниже, чем при моноауральном, это тоже будет приводить к тому, что кривая МСП располагается ниже кривой МСД. При введении всех перечисленных поправок кривые МСД и МСП практически совпадают.

**Уровни слышимости.** Для измерения *уровней слышимости* существуют специальные приборы, называемые аудиометрами. Для калибровки клинических аудиометров предложен международный стандарт (с 1964 г.), который известен как «Рекомендация R389 международной организации по стандартизации (ISO)». Этот стандарт обычно обозначают ISO-1964 (табл. 14.1). Стандарт основан на методе баланса громкости.

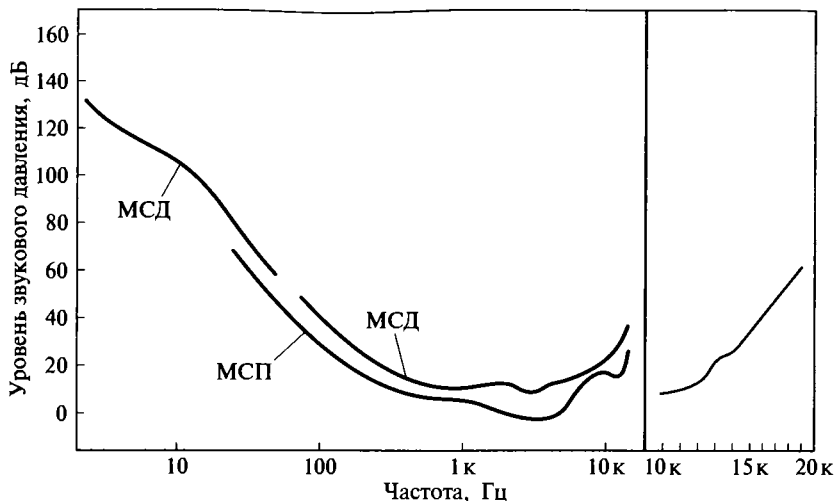


Рис. 14.34. Моноауральное минимально слышимое давление (МСД) и минимально слышимое поле (МСП)

В таблице каждый уровень звукового давления соответствует минимальному уровню слышимости. Каждый эталонный уровень звукового давления можно определить как 0 дБ уровня слуха для соответствующей частоты. Например, эталонный нулевой уровень порога слышимости для тона 1000 Гц (наушник TDH-39) соответствует 7 дБ уровня звукового давления. Для тона 250 Гц требуется большее звуковое давление (25,5 дБ) для достижения эталонного нулевого уровня порога слышимости.

На рис. 14.35 показаны аудиограммы здорового человека и больного. Аудиограмма прокалибрована в децибелах уровня слуховой

Таблица 14.1

**Стандартные референтные уровни слуховой чувствительности для наушников WE705A и TDH-39**

Частота, Гц	Референтный уровень звукового давления, дБ		Частота, Гц	Референтный уровень звукового давления, дБ	
	WE705A	TDH-39		WE705A	TDH-39
125	45,5	45	2000	8,5	9
250	24,5	25,5	3000	7,5	10
500	11	11,5	4000	9	9,5
1000	6,5	7	6000	8	15
1500	6,5	6,5	8000	9,5	13

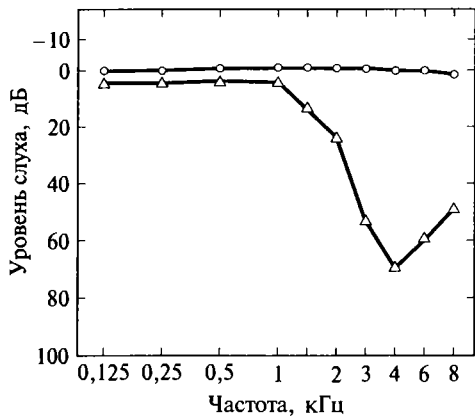


Рис. 14.35. Аудиограмма нормального слуха человека (крестики) и потери слуха на высоких частотах (треугольники). Интенсивность звука нарастает сверху вниз

чувствительности путем измерения выхода наушников в децибелах уровня звукового давления и последующего перевода в величины уровня слуховой чувствительности вычитанием эталонного уровня по табл. 14.1.

### Влияние длительности воздействия звука

Короткие звуки человек воспринимает как щелчки, но при увеличении времени звучания чистого тона, испытуемый способен различать тональное качество. Например, тон 1000 Гц воспринимается при длительности не менее 10 мс, а тон 50 Гц — не менее 60 мс. При длительности звука свыше 1 с можно считать, что звук длится бесконечно долго. Таким образом, для слухового анализатора необходимо минимальное время суммации (для каждой частоты оно разное) для восприятия высоты тона. Это, по-видимому, свидетельствует о том, что слуховой анализатор работает как детектор энергии, который должен накапливать энергию звука в течение определенного временного «окна». При этом необходимое количество энергии, можно накопить или расширением «окна», или при той же величине «окна» увеличением интенсивности звука.

### Дифференциальная чувствительность слухового анализатора

**Дифференциальная чувствительность по интенсивности.** Согласно закону Вебера, график зависимости разностного порога интенсивности от высоты звука ( $\Delta I/I$  — частота) должен быть прямой линией, параллельной оси абсцисс. Однако измерения показали, что при средних и высоких интенсивностях звука отношение  $\Delta I/I = 0,3$ .

**Дифференциальная чувствительность по частоте.** Чтобы определить эту чувствительность, на ухо подается пульсирующий тон и испытуемый указывает на наименьшее изменение частоты, т.е. определяет дифференциальный порог по частоте  $\Delta f$ . Исследования по различению частоты тонов от 200 до 8000 Гц на уровнях ощущения от 5 до 80 дБ показали, что при увеличении частоты увеличивается дифференциальный порог по частоте  $\Delta f$ . Наименьшая величина  $\Delta f$  порядка 1 Гц обнаружена при уровне сигнала выше 40 дБ. При увеличении частоты выше 1000 Гц увеличивается и  $\Delta f$  и при частоте 8000  $\Delta f$  достигает 68 Гц.

**Различение приращения длительности звука.** Каково минимальное время, в течение которого ухо способно различить сигналы? Это время можно измерить, предложив испытуемому различить два сигнала, одинаковые во всех отношениях, кроме фазы. Этот интервал связывают с временной остротой слуха или минимальным временем интеграции энергии звукового сигнала. Обычно в таких экспериментах применяют звуковые щелчки или тональные посылки. Ухо человека способно различать временные различия в 2 мс, и эта величина существенно не зависит от частоты (на частотах выше 1000 Гц различение временного интервала даже обостряется).

Однако при определении этого параметра большое значение имеет методика измерений. Допустим, испытуемому предъявляют последовательность высокочастотного и низкочастотного сигналов и в этом случае испытуемый обнаруживает разницу между началом сигналов в 2 мс. Однако, если испытуемый должен определить, какой из сигналов поступает первым, в данном случае ему потребуется 20 мс.

Факторы, влияющие на остроту временного различения, следующие: число сигналов в ряду, каждый из которых должен быть обнаружен; способ подачи сигналов (раздельно или слитно); тип задачи, которую должен выполнить испытуемый; степень тренированности испытуемого. Изучение дифференциальной чувствительности временного различения ( $\Delta T/T$ ), привело исследователей к выводу, что дифференциальный порог уменьшается при увеличении длительности сигнала.

**Маскировка звука.** Схема эксперимента сводится к следующему. Определяют немаскированный порог тестового звука. Затем подают *маскер* (звук другой частоты) и на его уровне регулируют интенсивность тестового звука до уровня его слышимости. Полученный уровень звукового давления и будет маскированным порогом.

**Моноауральная маскировка звука.** При изучении маскировки следует обращать внимание не только на интенсивность, но и на частоту изучаемых звуков. На рис. 14.36 показаны так называемые аудиограммы маскировки. Каждый из графиков отражает степень



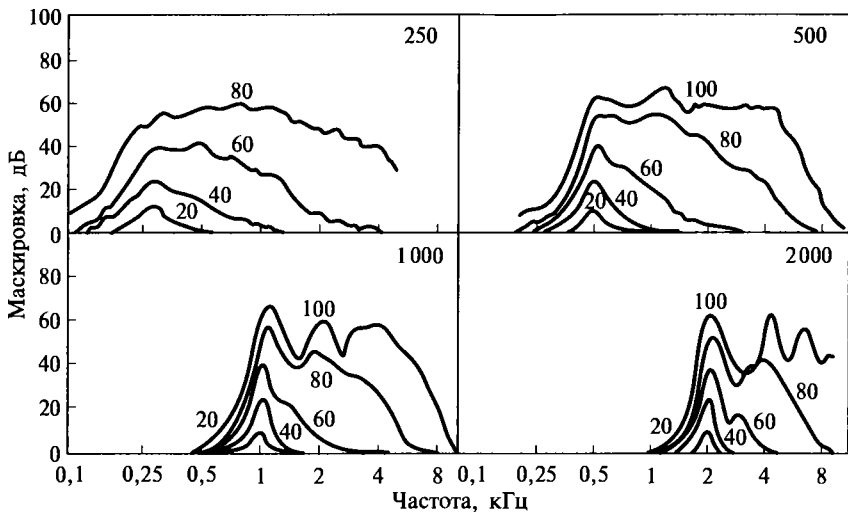


Рис. 14.36. Паттерны маскировки, вызванные разными маскерами чистого тона (в каждой рамке обозначена частота маскера); цифры под кривыми обозначают уровень маскера (по С.Гельфанду, 1984)

маскировки, производимой маскером определенной частоты. Из приведенных графиков можно заключить: 1) самая сильная маскировка наблюдается, если частота маскера близка к частоте маскируемого звука; 2) степень маскировки увеличивается при нарастании интенсивности маскера. Обращает на себя внимание также то, что низкочастотные маскеры маскируют тестовые звуки в более широком частотном диапазоне, чем высокочастотные маскеры. Предполагают, что маскировка отражает возбуждение вдоль базилярной мембраны. Вспомним, что бегущая волна имеет постепенно нарастающую амплитуду по ее высокочастотному склону (в направлении к базальной части улитки), а затем круто затухает в низкочастотной области (в направлении к апикальной части улитки). Таким образом, высокочастотный маскер не распространяется за пределы базального завитка улитки, тогда как огибающая волны низкочастотного маскера производит сдвиг мембраны на значительно большей части базилярной мембраны. Этим и можно объяснить то, что низкочастотный маскер по сравнению с высокочастотным маскером вызывает маскирование в более широком частотном диапазоне.

Степень маскировки линейно зависит от интенсивности маскера, т. е. увеличение интенсивности маскера на 10 дБ повышает порог маскировки тестового стимула также на 10 дБ. При этом специальными исследованиями показано, что линейная зависимость маскировки и уровня интенсивности маскера не зависит от частоты

ты предъявляемого звука. Это применимо как к чистым тонам, так и речевым звукам.

**Временная маскировка.** Можно создать несколько временных соотношений между предъявлением сигнала и маскера:

Сигнал → Маскер	Обратная маскировка
Маскер → Сигнал	Предшествующая маскировка
Маскер → Сигнал → Маскер	Составная обратная и предшествующая маскировки

В этих схемах можно варьировать следующими параметрами: интервалом между подачей сигнала и подачей маскера, уровнем интенсивности маскера, длительностью маскера. На рис. 14.37 показаны результаты эксперимента по временной маскировке. Эксперимент проводился следующим образом. В качестве маскера применяли белый шум длительностью 50 мс при уровне звукового давления 70 дБ, а сигналом был звук частотой 1000 Гц и длительностью 10 мс. На графике по оси ординат отложена степень маскировки, а по оси абсцисс — временной интервал между поступлением маскера и поступлением исследуемого сигнала (при обратной и предшествующей маскировках). Из приведенных результатов можно сделать следующие выводы: обратная маскировка более аффективна, чем прямая; маскировка более выражена при моно-

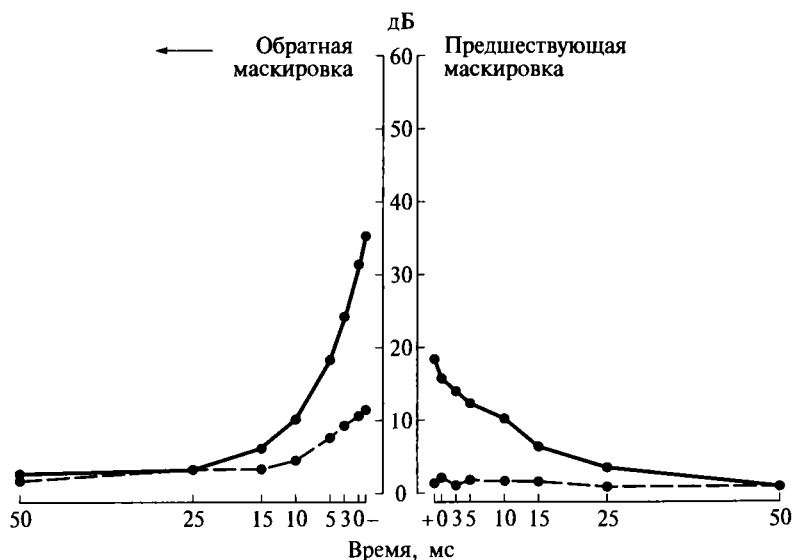


Рис. 14.37. Временная маскировка как функция интервала между сигналом и маскером (по Л. Элиоту, 1962).

Сигнал: 10 мс, тон 1000 Гц; маскер: 50 мс, широкополосный шум при уровне звукового сигнала 70 дБ

ауральной, чем при дихотической подаче сигнала и маскера: чем меньше интервал между сигналом и маскером, тем сильнее эффект маскировки. Крутой и пологий сегменты графиков (рис. 14.37) в интервале 0—15 мс позволяют предполагать действие двух механизмов: в интервале 0—15 мс происходит перекрывание бегущих волн, вызванных маскером и сигналом, тогда как сегмент, идущий параллельно абсциссе, обусловлен, по-видимому, процессами в слуховых центрах. Возможно, дихотическая маскировка является полностью центральным процессом. Показано, что длительность действия маскера влияет на степень предшествующей маскировки, но не влияет на обратную маскировку. Степень маскировки больше при сочетании обратной и прямой маскировок, чем суммарная степень маскировки при их раздельном применении. Это позволяет предположить, что механизмы обратной и предшествующей маскировок различаются.

**Постстимуляционное утомление.** При действии звуков высокой интенсивности (выше 70—75 дБ) слуховая чувствительность у человека снижается на длительный период (до 16 часов). Высокочастотные сигналы (4000 Гц) вызывают более длительное постстимуляционное утомление, чем низкочастотные. Скорость, с которой увеличивается постстимуляционное утомление пропорциональна логарифму времени действия звука.

**Громкость.** Субъективно воспринимаемая интенсивность звука называется *громкостью*. Будут ли одинаково громко звучать, например, тон частотой 100 Гц и тон частотой 1000 Гц при звуковом давлении 60 дБ? Ответ: нет, не будут. Поставим этот вопрос по другому: какая интенсивность звука необходима, чтобы тоны разной частоты звучали одинаково громко?

Уровни одинаковой громкости обычно получают методом сравнения эталонной громкости с тестовым тоном и регулируют (экспериментатор или испытуемый) интенсивность тестируемого звука до тех пор, пока она не сравняется с эталоном. Обычно в качестве эталона используют тон 1000 Гц. В этом случае звук любой частоты, равный по громкости тону 1000 Гц при уровне звукового давления 40 дБ, имеет уровень громкости 40 фон (фон — психофизическая единица *уровня громкости*). Тон, у которого такая же громкость, как у тона 1000 Гц при уровне звукового давления 50 дБ, имеет уровень громкости 50 фон и т.д. На низких уровнях громкости кривые фонов в основном совпадают с кривой минимально слышимого поля. Для достижения одинаковой громкости требуется бóльшая интенсивность звука на низких частотах, чем на высоких (рис. 14.38).

При измерениях уровня шума на производстве, транспорте целесообразно уровень звукового давления измерять таким образом, чтобы он приближался к разным кривым фонов. Для этого на входе измерительного прибора устанавливают соответствующую схе-

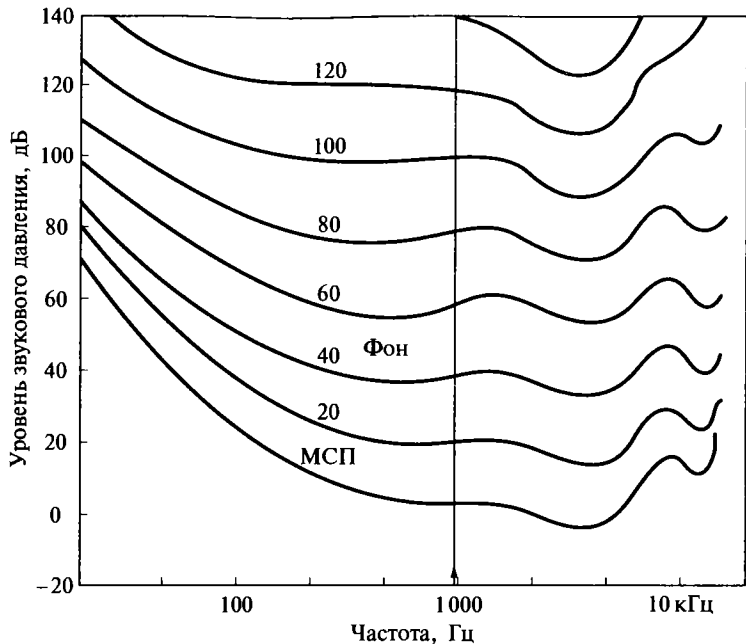


Рис. 14.38. Горизонтالي равной громкости (кривые фонов) (по Дж. Робинсону, 1956)

му. Например, А-нагрузочная схема соответствует кривой 40 фон, В-нагрузочная схема — кривой 70 фон и т. д. Однако введение фона в качестве единицы уровня громкости еще не позволяет измерить громкость в чистом виде.

**Шкалирование громкости.** Благодаря шкале громкости можно сопоставить восприятие субъективно воспринимаемой громкости с интенсивностью звукового стимула. Единицей громкости служит сон. Один сон равен громкости тона 1000 Гц при уровне звукового давления 40 дБ, т. е. 40 фонам. В связи с этим громкость, выраженную в сонгах, можно принять за функцию уровня ее в фонах, а также как функцию интенсивности звука. На рис. 14.39 показана шкала сонгов. При определенной величине, выраженной как 1 сон по отношению к эталонному звуку, звук громкостью 2 сонга имеет интенсивность, в два раза превышающую громкость эталонного тона, и т. д. Громкость, выраженная в сонгах и изображенная как функция громкости в логарифмических координатах, представляет собой прямую линию. Это значит, что громкость  $L$  может быть выражена как мощность  $e$  уровня стимула  $I$ :  $L = k \cdot I^e$ , где  $k$  — константа, которая зависит от единиц, используемых для выражения измеряемых величин. Согласно этому уравнению, ощущение громкости звука нарастает как мощность уровня звука. Уточнен-

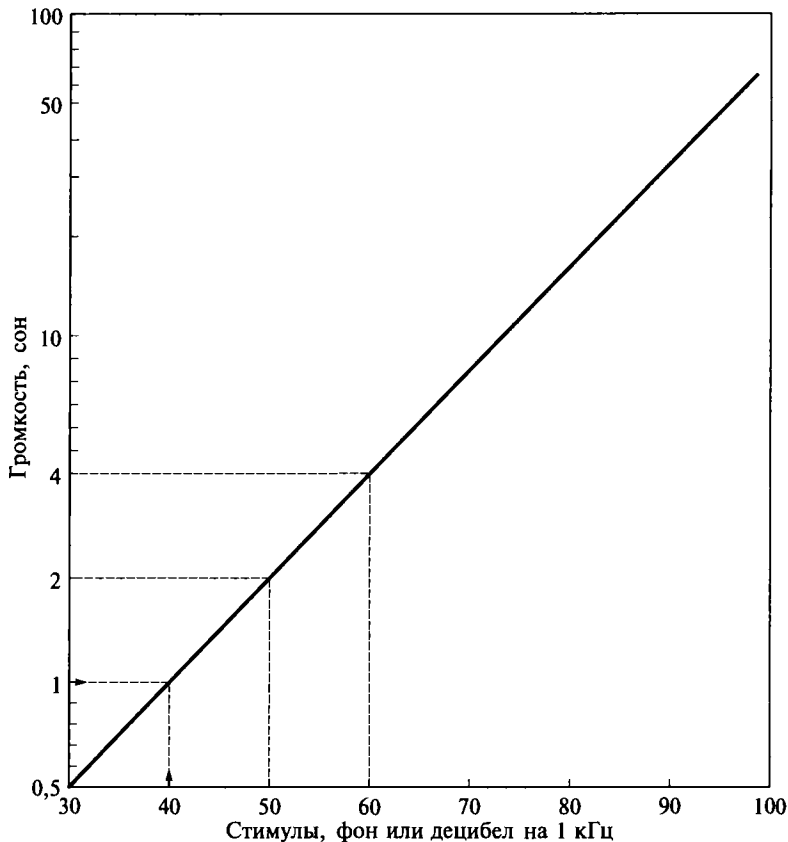


Рис. 14.39. Идеализированная шкала сонов, показывающая удвоение громкости при увеличении стимула на 10 дБ (фон) (по С. Гельфанду, 1984)

ный по данным разных исследователей, показатель  $e$  равен 0,67. Такой наклон графика определяется у двух третей испытуемых.

**Временная интеграция громкости.** Ранее была описана временная суммация на пороговом уровне интенсивности. Это проявляется в повышении слуховой чувствительности при увеличении длительности сигнала до 200 мс; для звуков большей длительности порог не изменяется. При исследовании временной суммации громкости применяют два метода. По одному методу перед испытуемым ставят задачу уравнивать громкость звука с громкостью эталонного звука. Эталонный звук имеет бесконечную длительность (свыше 1 с), а тестовый звук представляет собой короткую тональную посылку (10, 20, 30 мс и т.д.). В результате получают горизонтали равной громкости как функцию длительности тестового сигнала. Другой метод состоит в непосредственном шкалировании величин громкости, при котором получают кривые равной громкости.

На рис. 14.40 показаны типичные кривые временной интеграции громкости. Испытуемые уравнивали по громкости исследуемые тона разной длительности с тоном эталонной громкости длительностью 500 мс при уровне звукового давления 20, 50 и 80 дБ. По оси ординат отложена интенсивность исследуемого тона, которую необходимо установить, чтобы достичь эталонной громкости. Видно, что увеличение громкости происходит до длительности 80 мс, после чего наступает медленное снижение громкости.

**Адаптация к громкости.** Под адаптацией к громкости понимают снижение громкости, когда звук звучит достаточно долго. Схема эксперимента может быть следующей: на одно ухо подают эталонный звук, а на другое, например, звук 1000 Гц при уровне звукового давления 80 дБ. Испытуемый специальной регулировкой должен добиться одинаковой громкости. Первые измерения характеризуют громкость звука до наступления адаптации. Затем эталон-

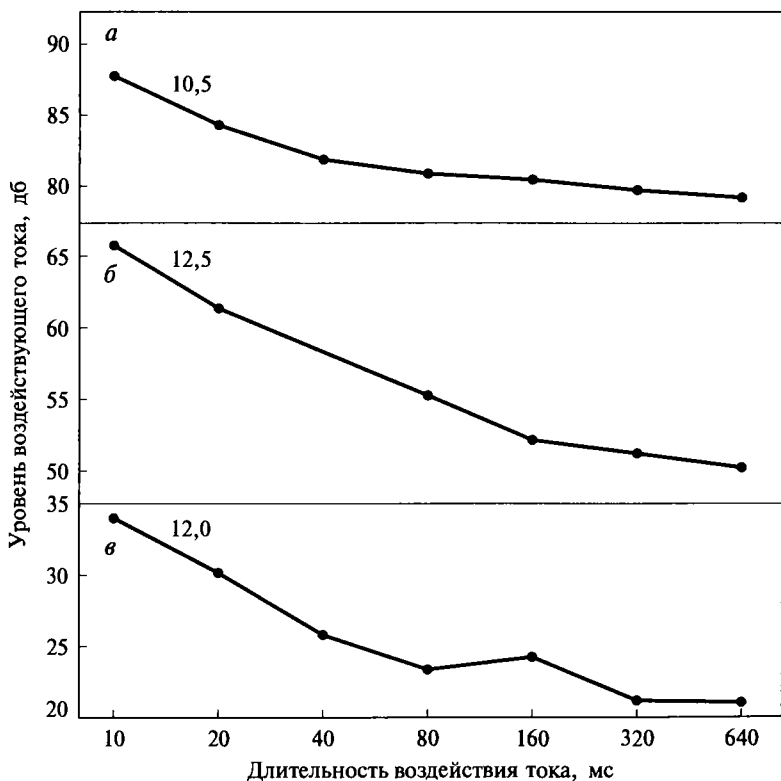


Рис. 14.40. Временная интеграция громкости при 1000 Гц, основанная на балансе громкости к тону 500 мс при уровне звука 20 дБ (а), 50 дБ (б) и 80 дБ (в) (по С. Гельфанду, 1984)

ный тон выключают, тогда как адаптирующий тон продолжает поступать в ухо (период адаптации). После нескольких минут адаптации вновь включают эталон и испытуемый регулирует его интенсивность, уравнивая громкость с тоном, к которому происходит адаптация. Было установлено, что механизм адаптации связан с процессами в слуховых центрах; адаптация может составить величину до 30 дБ. Этот феномен не имеет отношения к вышеописанному постстимульному утомлению.

**Восприятие высоты звука.** Ранее уже указывалось, что частота звука в слуховом анализаторе кодируется по двум признакам: частота, согласно теории места, кодируется возбуждением определенного места базилярной мембраны и примерно до 5000 Гц отмечается привязка разряда нейрона к фазе стимулирующего тона. Вместе с тем восприятие звука человеком само по себе многогранно. Например, на равных правах в настоящее время существуют, по крайней мере две шкалы высоты звука: одна психофизическая, другая музыкальная. Эти шкалы не совпадают, но каждая из них проверена опытом.

**Психофизическая и музыкальная шкалы высоты звука.** Под высотой звука понимают субъективное восприятие частоты. Для разрешения вопроса о соответствии воспринимаемой высоты и частоты звука используют метод фракционирования. Испытуемым предлагают в пределах определенного диапазона подстроить частоты пяти тонов, чтобы они были разделены равными интервалами высоты. Вообще в зависимости от метода получают разные шкалы высоты. На рис. 14.41 показана одна из таких шкал, *психофизическая шкала*. Высота выражается в *мелах* (единица высоты звука); принято считать, что 1000 мел соответствует высоте тона 1000 Гц на уровне громкости 40 фон. Частота тона, в два раза превышающая по высоте 1000 мел, имеет высоту 2000 мел и т. д. На графике видно, что при увеличении частоты в три раза (от 1000 до 3000 Гц) высота повышается только в два раза — от 1000 до 2000 мел. Весь слышимый диапазон до 20 000 Гц по высоте составляет только 3500 мел. Как видно на приведенном графике, самая низкая воспринимаемая высота звука соответствует частоте 20 Гц.

Кроме описанной психофизической шкалы существует и широко применяется *музыкальная шкала* высоты звука. Музыкальная шкала делит весь диапазон частот в субъективных интервалах, таких, как *октава* (отношение 1 : 2), *квинта* (отношение 2 : 3) и т. д. Например, интервал музыкальной шкалы между 100 и 200 Гц, а также интервал 1000 — 2000 Гц соответствуют одной октаве. Вместе с тем интервал, измеряемый в мелах, для этих двух частотных диапазонов не одинаков. Таким образом, психофизическая и музыкальная шкалы построены на разных принципах и естественно, что они не совпадают. Но нет оснований предпочитать одну шкалу и отвергать другую; обе шкалы существуют равноправно.

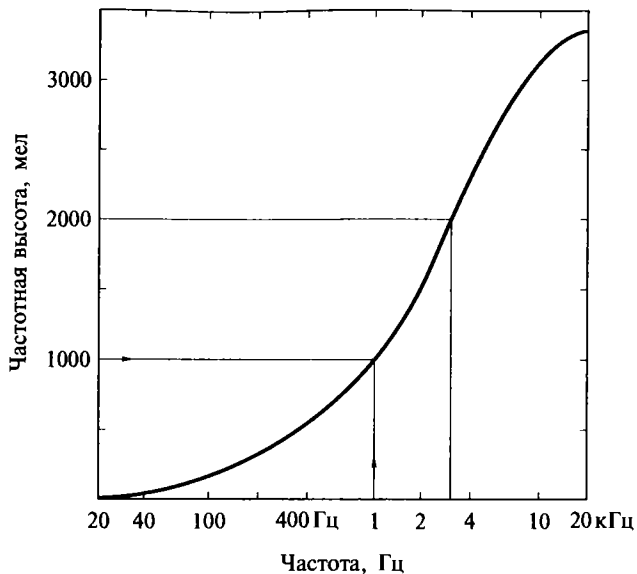


Рис. 14.41. Шкалы высоты звука (по С. Стивенсу, Дж. Волкману, 1940)

Для восприятия высоты звука большое значение имеет предшествующий опыт слушателя. Фактическое ощущение высоты возникает вне частотного анализа и состоит в восприятии предварительно заученного слухового образа. Процесс предварительного обучения играет ведущую роль в восприятии музыкальных мелодий и речи. Решающее значение в этих механизмах играют процессы, протекающие в мозговых центрах.

Например, представим себе, что испытуемому подается два тона, различающихся на несколько герц  $f_1 = 1000$  Гц и  $f_2 = 1003$  Гц. Согласно «теории места», мы имеем два смещения на базилярной мембране, которые будут перекрываться. Небольшое различие по частоте между этими тонами приведет к тому, что они будут периодически совпадать по фазе в темпе, равном  $(f_1 - f_2)$ . В результате эта комбинация тонов 1000—1003 Гц будет слышна как тон 1000 Гц, качественно характеризующийся «тусклостью», и будут прослушиваться биения в темпе 3 в 1 с. Этот феномен, в общем, характеризует ограничение уха воспринимать небольшие различия по частоте. При увеличении частотной разницы между тонами  $f_1$  и  $f_2$  темп биений начинает убыстряться, но быстрые колебания интенсивности звука воспринимаются как «шероховатость» звука. Еще большее увеличение разницы тонов  $f_1$  и  $f_2$  приводит к восприятию двух разных частот, в дополнение к которым будут прослушиваться комбинационные тоны. Последние, также как и биения, возникают в результате нелинейных искажений в улитке.



**Бинауральное слияние звуков.** Как правило, несмотря на то что в оба уха поступают звуки, различающиеся по фазе и интенсивности, мы воспринимаем единый слуховой образ. По этому поводу образно говорят, что мы слышим двумя ушами один мир. Это явление называется *бинауральное слияние*.

Для изучения бинаурального слияния звуки подают через наушники. Бинауральное слияние для сходных звуков имеет место в течение всего времени подачи звуков. Для получения эффекта бинаурального слияния наиболее важным является низкочастотный диапазон (до 1500 Гц). Одно из важных свойств бинаурального слуха можно продемонстрировать на следующем примере. При подаче в каждое ухо разных высокочастотных звуков они воспринимаются как отдельные звуки; но если эти звуки промодулировать одним низкочастотным звуком, то испытуемый сообщает о бинауральном слиянии. Считают, что слуховая система использует низкочастотную составляющую звука (т. е. макроструктуру звука) для получения единого звукового образа. Бинауральное слияние звуков речи происходит, даже если в одно ухо подается низкочастотная, а в другое высокочастотная составляющая. Когда в одно ухо подают звук одной частоты, а в другое несколько отличный по частоте звук, в едином звуковом образе прослушиваются биения. Считают, что феномен бинауральных биений имеет чисто центральное происхождение.

Бинауральные биения отличаются от моноуральных рядом особенностей. Моноуральные биения прослушиваются во всем звуковом диапазоне, тогда как бинауральные биения воспроизводятся только в диапазоне 300—600 Гц, даже при довольно большом различии в частотах звуков, подаваемых в каждое ухо. При разнице в частотах 2—10 Гц испытуемый сообщает о колебаниях громкости, а если разница достигает 20 Гц, начинает восприниматься «шероховатость» звука. При дальнейшем увеличении частотной разницы слуховой образ расщепляется на два и восприятие каждого из них перемещается в соответствующее для каждого тона ухо. Бинауральные биения прослушиваются при довольно большой разнице в интенсивностях звуков, подаваемых на каждое ухо, даже в том случае, если на одно ухо подается подпороговая интенсивность звука.

**Суммация звуков при бинауральном слухе.** При бинауральном слухе порог слухового восприятия примерно на 3 дБ ниже, чем при моноуральном слухе. Явление повышения уровня слухового ощущения при бинауральном слухе называют *бинауральной суммацией*. Суммация особенно хорошо проявляется для речи и вообще шумовых сигналов.

Громкость также увеличивается примерно в два раза при бинауральном слухе по отношению к моноуральному слуху при оди-

наковом уровне звукового давления. При высоких уровнях звукового давления (выше 35 дБ) улучшение уровня ощущения составляет уже около 6 дБ.

**Направленный звук.** Звуки, воспринимаемые через наушники, локализованы в плоскости, проходящей между ушами испытуемого, тогда как звуки в звуковом поле кажутся локализованными в окружающей среде. Для низких частот длина волны сравнима с размерами головы, поэтому они огибают голову, для того чтобы достичь дальнего уха. В отличие от этого звуки высокой частоты с длиной волны, сравнимой с диаметром головы, образуют акустическую тень. Отсюда можно заключить, что для локализации звуков высокой частоты мозговые центры учитывают фазовый сдвиг между звуками, достигшими каждое ухо. Для локализации звуков высокой частоты учитывается разница интенсивностей звуков. Путь вокруг головы человека составляет 22—23 см, при частоте 1500 Гц время распространения, например, от левого уха к правому составит примерно 600 мкс. При уменьшении частоты разница в фазе растет, а при ее увеличении — снижается. При высокой частоте звука фазовая разница становится очень маленькой, локализация звука в пространстве затрудняется, что приводит к увеличению числа ошибок локализации.

Один из методов изучения механизма локализации звука в пространстве — определение наименьшего различия в местоположении двух источников звука. В психоакустике этот феномен называют *минимально слышимым углом*. Показано, что наилучшее различение азимута на источник звука было для звуков ниже 1600 и выше 2000 Гц. Наибольшая точность (1—2 угл. град) различения была при расположении источника звука непосредственно перед испытуемым. При смещении источника точность сильно уменьшалась и наименьшая точность была, когда источник находился напротив одного уха, это так называемый *конус путаницы*. Благодаря движениям головы конус путаницы уменьшается. Возможно, в этом состоит участие движений головы в локализации звука в пространстве.

Для локализации звука в пространстве используются разница во времени поступления звуков к ушам и разница их интенсивностей. Могут ли эти параметры быть взаимозаменяемыми? Например, испытуемым предлагали регулировать разницу между интенсивностями звука на каждом ухе или, наоборот, регулировать время поступления звуков к каждому уху до получения восприятия слухового слитного образа. Результаты по взаимозаменяемости этих двух параметров имеют большой разброс. В экспериментах со звуковыми щелчками определили отношение 25 мкс/дБ для звуковых щелчков, содержащих энергию частот ниже 1500 Гц, и 90 мкс/дБ для щелчков, содержащих энергию частот выше 1500 Гц.

Специальные исследования показали, что у испытуемых могут создаваться не один, а разные слуховые образы. Одни слуховые

образы завясят преимущественно от разницы во времени поступления звука в оба уха (особенно для частот ниже 1500 Гц), а разница в интенсивностях звука существенно не влияет на этот образ («временной» образ). Другой слуховой образ возникает преимущественно от разницы интенсивностей, поступающих к каждому уху («интенсивный» образ). Взаимозаменяемое отношение для «временного» образа составляет 2—35 мкс/дБ, а для «интенсивного» образа — 85—150 мкс/дБ. Возможно, что большой разброс экспериментальных данных, полученных для разных испытуемых, связан с тем, что одни испытуемые преимущественно отвечают на «интенсивный» образ, а другие — на «временной».

Одно из объяснений латерализации восприятия звука предполагает, что «временной» образ возникает, когда слуховой центр сравнивает период звука, поступившего в одно ухо с периодом звука, поступившего в другое ухо. Другими словами, происходит сравнение тонкой структуры сигнала. «Интенсивный» образ возникает при сравнении огибающих звука (т. е. крупных структур) в обоих ушах.

**Реверберация и локализация звуков.** Реально встречаются две типичные ситуации:

1. При прослушивании разговора в небольшой комнате, в которой происходит реверберация звука, источник звука локализуется в направлении прямого звука, но отраженный звук окрашивает этот слышимый звук. Отраженные звуки воспринимаются как реверберация, а при определенном интервале отраженный звук воспринимается как эхо.

2. Прослушивается монозапись через два отдельных динамика стереоустановки. При нахождении слушателя на равном расстоянии от динамиков прослушивается фантомный источник звука. Однако, если приблизиться к одному из динамиков, то возникает впечатление, что звук исходит только из одного динамика.

Рассмотрим подробнее эффект *предшествования*. Он состоит в том, что в пределах небольшого интервала прослушивается ранее поступивший звук. При увеличении интервала между этими двумя звуками воспринимается эхо. Схема эксперимента, которая позволяет количественно изучить данный феномен, приведена на рис. 14.42. Два звуковых щелчка (А и Б) подаются в левое ухо, а два других

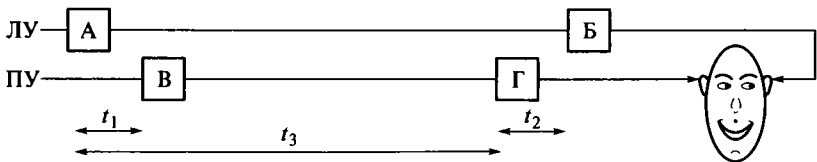


Рис. 14.42. Эффект предшествования:

ЛУ — левое ухо; ПУ — правое ухо

(В и Г) в правое. Все звуки следуют в интервале 2 мс и воспринимаются как слившийся звуковой образ. При этом звук А (в левое ухо) опережает В (в правое ухо) на время  $t_1$ . Вторые звуки Б и Г сдвинуты относительно друг друга так, что Г (в правое ухо) опережает звук Б (в левое ухо). Таким образом, восприятие первой пары звуков должно латерализоваться в левом ухе, а второй — в правом. Если оба интервала  $t_1$  и  $t_2$  играют одинаковую роль в латерализации звука, то при  $t_1 = t_2$ , слуховой образ должен восприниматься в центре головы. Однако прямые измерения показали, что это далеко не так. При равенстве  $t_1 = t_2$  слуховой образ будет латерализован по времени  $t_1$ . Для того чтобы слуховой образ воспринимался в центре головы, при времени  $t_1$ , равном 50 мкс, время  $t_2$  должно быть увеличено до 400 мкс. Все это, несомненно, указывает на ведущую роль в локализации источника звуков, сигнал которого поступает по времени первым. Эффект предшествования сохраняется даже в том случае, если вторая пара звуков больше по интенсивности первой пары на 15 дБ.

Временной интервал  $t_3$  может изменяться в интервале от 2 до 40 мс, и это не нарушает бинаурального слияния слухового образа. При дальнейшем увеличении времени  $t_3$  слушатель воспринимает два отдельных сигнала, по одному в каждом ухе.

Если звуки подавать через два динамика и сделать между ними задержку порядка 35 мс, звук воспринимается только из одного динамика. При увеличении задержки слушатель начинает воспринимать звук второго (задержанного) динамика, несмотря на то что звук все еще воспринимается как исходящий из первого динамика. Когда задержка достигает 50 мс, от второго динамика прослушивается эхо. В общем, это соответствует величине времени  $t_3$  в вышеприведенном примере. Таким образом, отраженный звук, поступивший с определенной задержкой (не более 30 мс) после прямого звука, сливается с предшествующим звуком в единый слуховой образ. Для восприятия разборчивой речи отраженный звук, поступивший через 30 мс, приводит к уменьшению разборчивости речи; если этот интервал не превышает 20 мс, слушатель воспринимает разборчивую речь.

## Восприятие речи

Изложенные ранее результаты по особенностям восприятия чистых тонов, тональных посылок и щелчков являются основой для понимания работы слухового анализатора. Вместе с тем восприятие звуков и их производство тесно связаны между собой. В такой же степени это относится к восприятию и воспроизведению речевых звуков.

Под *фонематическим слухом* понимают способность человека воспринимать речь. Потеря способности воспринимать речь (сен-

сорная афазия, подробнее см. гл. 17) при локальной травме области коры (зоны Вернике) больших полушарий может не сказаться на способности воспринимать чистые тоны. Звуки человеческой речи обычно описываются терминами голосовых и артикуляционных действий, воспроизводящих эти звуки. Речеобразование прежде всего связано с фонемами.

**Фонема** — это группа звуков, отождествляемая с различными признаками данного языка. Понятие «отождествление» можно объяснить на примере фонемы /д/ в начале и в конце слова <дед>. Начальная фонема /д/ произносится с придыханием (аспирация), а конечная /д/ — без придыхания. Другими словами, звуки фактически различны (являются различными фонетическими элементами). Несмотря на это, мы будем классифицировать оба звука как принадлежащие к семейству, обозначенному фонемой /д/.

Суммарные частотные области, в которых концентрируется энергия речевых звуков, называются *формантами* и обозначаются  $F_1, F_2, F_3$  и т.д. (в направлении от низких частот к высоким). Например, в распознавании гласных участвуют в основном форманты  $F_1, F_2$  и частично  $F_3$ .

**Разборчивость речи.** Разборчивость речи оценивается по тому, насколько слушатель понимает поступивший к нему речевой сигнал. Для этого параметра можно построить соответствующую психометрическую функцию. На рис 14.43 приведен пример такой психометрической функции; по ординате отложен процент правиль-

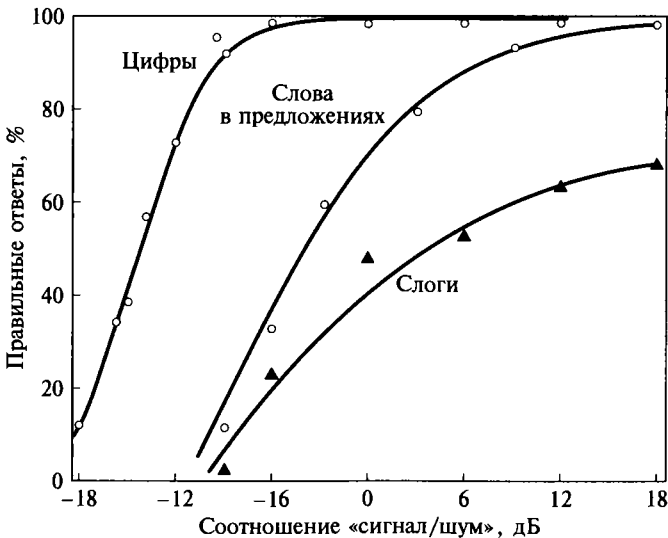


Рис. 14.43. Психометрические функции, свидетельствующие о влиянии тестовых материалов (по К. Миллеру, Л. Личтену, 1951)

ных ответов, а по абсциссе — соотношению «сигнал/шум» (с/ш). Можно сделать вывод, что разборчивость речи зависит от используемого речевого материала (цифры, отдельные слоги или слова в предложениях). Из рис. 14.43 видно, что лучше всего распознаются цифры, хуже — отдельные слоги. Например, если взять 50%-й уровень правильных ответов, то соотношение «сигнал/шум» для цифр составит  $-14$  дБ, для слов в предложениях —  $-3$  дБ, а для слогов  $-6$  дБ. Эти различия, безусловно, связаны с информационной избыточностью тестируемых сигналов, чем она больше, тем выше их разборчивость.

На разборчивость речи влияет также частотная характеристика звука. На рис. 14.44 показано, как изменяется разборчивость речи (% правильных ответов) при срезании высоких или низких частот. Видно, что точка пересечения этих графиков приходится на частоту около  $1900$  Гц, что соответствует  $68\%$  правильных ответов. Показанную на рисунке зависимость нужно рассматривать как качественную, поскольку ее характер может меняться в зависимости от женского или мужского голоса, а также от разборчивости исследуемых звуков речи (согласные, гласные, фрикативные и т. д., т. е. в зависимости от места артикуляции и пр.).

Слух в классе млекопитающих используется не только для обмена информацией между отдельными особями. В некоторых группах позвоночных животных слуховой анализатор выполняет свои обычные функции, а также выступает как приемник звуковых сигналов, издаваемых самими животными, для определения место-

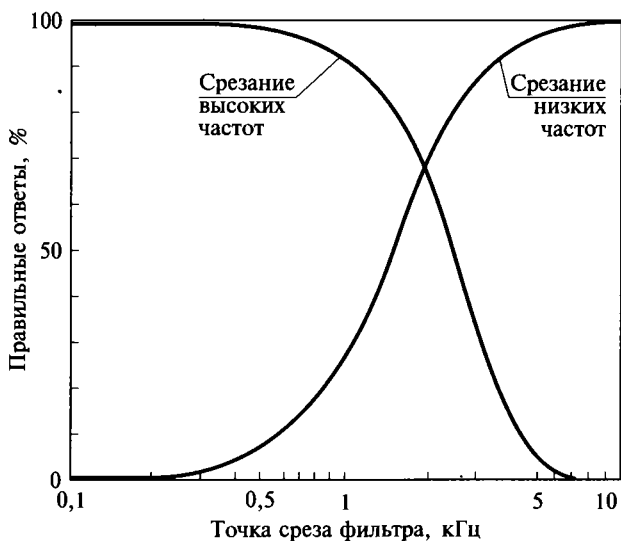


Рис. 14.44. Различение слогов как функция высоко- и низкочастотной фильтрации (по Н. Френчу, Г. Стеинбергу, 1947)

положения отдельных объектов внешней среды. Таким образом, под *локацией* понимают определение координат предметов в пространстве, а также параметров их движения. Животные используют разнообразные формы и способы локации. У высших животных локация предметов окружающей среды производится преимущественно с помощью зрения и слуха.

## ЭХОЛОКАЦИЯ В ПРИРОДЕ

Акустическая локация распространена у некоторых видов млекопитающих и птиц. Наряду с пассивной локацией у них с помощью отраженных звуковых волн, развились механизмы активной локации, так называемая *активная локация*, или *эхолокация* (термин введен Griffin в 1944 г.). При эхолокации используются ультразвуки (звуковые колебания частотой от 20 кГц до 1 ГГц, обладающие рядом благоприятных особенностей). Ультразвуки широко распространены в природе. Например, ультразвуковой фон лесов, морей и других ландшафтов имеет уровень порядка 55 дБ; самцы некоторых прямокрылых (цикада, сверчки) излучают ультразвуки интенсивностью 90 дБ (при измерении на расстоянии 30 см).

Преимущество ультразвука состоит в короткой длине волны. Благодаря этому ультразвуки хорошо отражаются от предметов и образуется эхо. Другая особенность ультразвука состоит в том, что он может излучаться почти параллельным пучком. Это дает возможность концентрировать энергию в нужном направлении. Интенсивность ультразвука возрастает при повышении частоты колебаний пропорционально квадрату амплитуды. Другое важное свойство ультразвука заключается в его быстром затухании из-за больших потерь в окружающей среде.

Открытие эхолокации у летучих мышей связывают с именем итальянского исследователя Л. Спалланцани, который в 1793 г. сделал важное наблюдение: летучие мыши свободно летают в темной комнате, даже если их лишали зрения. В 1794 г. швейцарский ученый Р. Джурин сделал еще одно открытие: если ушные ходы животных залепить воском или другим материалом, то животные утрачивали способность ориентироваться в темноте. К сожалению, результаты этих исследований оказались забытыми из-за непрекращаемого авторитета знаменитого Ж. Кювье, который полагал, что летучие мыши ориентируются благодаря осязанию (по этой гипотезе рецепторы располагались в перепонках крыльев). «Осязательная» теория Кювье просуществовала столетие, и только в начале XX в. вновь вернулись к гипотезе слуховой локации. Однако поставить эту проблему на научную основу удалось лишь в 1937 г., когда в одной из лабораторий Гарвардского университета был создан звуковой детектор для улавливания ультразвуков. Однажды студент-

биолог Дональд Гриффин поднес к этому прибору клетку с летучими мышами и обнаружил, что они излучают ультразвук, но это еще не доказывало, что они их слышат. В 1941 г. Роберт Галамбос записал у летучих мышей микрофонный потенциал и впервые показал, что летучие мыши воспринимают диапазон колебаний 30—100 кГц, с максимумом ответов в диапазоне 30—50 кГц.

Вначале считали, что эхолокация присуща только летучим мышам. Однако вскоре это явление открыли и у других животных. Так, звуковая локация была открыта в 1953 г. у ночных птиц гуахаро, которые гнездятся в глубоких пещерах Венесуэлы. В 1959 г. эхолокация описана у стрижей-саланганов и рукокрылых из подотряда крыланов. Sensацию в научном мире вызвало открытие в 1956 г. эхолокации у китообразных.

**Голосовой аппарат летучих мышей и его управление.** Для голосового аппарата рукокрылых характерны относительно большие размеры гортани, частичное слияние и окостенение отдельных его элементов и мощное развитие мускулатуры. Благодаря этому голосовой аппарат представляет собой единое целое. На фронтальном разрезе гортань напоминает форму песочных часов: в среднем отделе сужена, а кверху и книзу расширена. Средний отдел гортани устроен наиболее сложно. Он отграничен сверху и снизу двумя парами складок, идущих по боковым стенкам гортани. Верхняя складка называется предверной, или ложной голосовой складкой (*plica ventricularis*), и представляет собой вырост слизистой. В толще ее, ближе к внутреннему краю, лежит ложная голосовая связка. Нижняя складка — истинная голосовая (*plica vocalis*) — выступает сильнее верхней. Щель между голосовыми складками — голосовая щель (*rima glottadis*) — самая узкая часть гортани. Ближе к свободному краю голосовой складки лежит голосовая связка, более латерально — голосовая мышца (*m. vocalis*). У одних видов летучих мышей хорошо развиты и истинные голосовые связки, и ложные, тогда как у других ложные голосовые связки отсутствуют. Иннервация гортани обеспечивается подразделениями блуждающего нерва. Благодаря этим особенностям гортань летучих мышей хорошо приспособлена для производства звуков в ультразвуковом диапазоне.

Голосовой аппарат летучих мышей требует весьма совершенного управления. Общий план строения их слуховой системы такой же, как и у других млекопитающих, но у летучих мышей сравнительно сильно развиты нижние двуххолмия. Физиологические эксперименты показали, что заднее двуххолмие летучих мышей может полностью регулировать рефлекторную деятельность гортани.

В литературе обсуждаются три гипотезы механизма излучения ультразвука. Одна из них считает, что ультразвук возникает в результате вибрации голосовых связок (по типу вибрации струны). Натяжение голосовых связок производится перстневидно-щито-



видной мышцей. По другой гипотезе, вибрирующими элементами гортани являются не голосовые связки, а черепало-надгортанные складки, натяжение которых определяет образование надгортанной щели. Наконец, третья гипотеза считает, что образование ультразвука происходит по «свистковому» типу: воздушная струя, проходя через узкую щель, образует вихри. Наибольшее признание получила первая гипотеза, вместе с тем надо иметь в виду, что окончательное формирование локационного сигнала происходит в резонаторных полостях, через которые проходит звук перед его выходом наружу. Например, у гладконосых летучих мышей резонатором служит ротовая полость, а у подковоносов — носовая полость. Общим для всех летучих мышей является то, что локационные сигналы излучаются только в момент выдоха и на одном выдохе может излучаться целая серия сигналов. Частота дыхания тесно связана с частотой взмахов крыльев.

### Слуховой анализатор летучих мышей

**Наружное ухо.** У большинства видов летучих мышей ушная раковина относительно больших размеров и довольно сложно устроена (рис. 14.45). Характерной особенностью ушной раковины является козелок — узкий кожистый вырост, поднимающийся от основания ушной раковины. Исключение составляют некоторые представители рукокрылых, у которых козелок отсутствует. Функция козелка до конца не ясна. Наружное слуховое отверстие лежит непосредственно под козелком.

У летучих мышей, в связи с тем что они излучают очень интенсивные ультразвуки, имеются два предохранительных механизма для предотвращения повреждения собственных слуховых рецепторов внутреннего уха. При подаче сильного звука ушные раковины

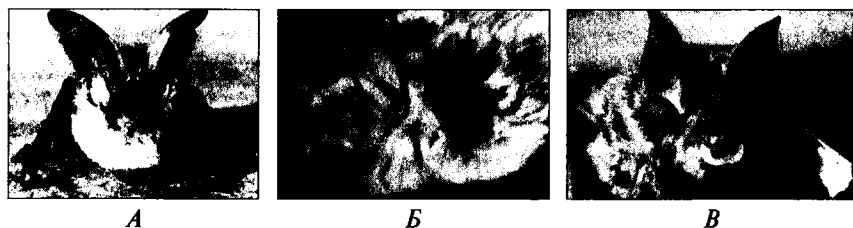


Рис. 14.45. Три вида летучих мышей (по А. И. Константинову, В. Н. Мовчану, 1985):

*А* — голова большого подковоноса; *Б* — голова остроухой ночницы в момент издавания животным локационных импульсов через рот; *В* — ушан обыкновенный. Огромные ушные раковины позволяют зверькам успешно улавливать отраженный локационный сигнал

складываются (животное наклоняет вперед верхние половины ушных раковин). Кроме того, наружный слуховой проход примерно на расстоянии 1,5 мм от барабанной перепонки может закрываться полулунным бугорком, который располагается на боковой стенке прохода.

**Среднее ухо.** Общий план строения среднего уха летучих мышей такой же, как и у других млекопитающих. Вместе с тем есть особенности, которые состоят в следующем: относительно небольшие размеры барабанной перепонки, утонченные слуховые косточки. Кроме того, внутриушные мышцы участвуют в механизме предохранения внутреннего уха от собственных сильных звуков. Так, экспериментально было показано, что стременная мышца активируется за 4—10 мс до излучения локационного импульса, максимум ее сокращения совпадает с моментом излучения, а затем мышца примерно за 10 мс расслабляется. Благодаря этому воспринимаемая интенсивность звука, судя по амплитуде микрофонного потенциала, снижается на 12—22 дБ.

**Внутреннее ухо.** Строение этого отдела также отличается некоторыми особенностями. Например, сильно увеличено основание улитки, а круглое окно открывается примерно на расстоянии 1 мм от начала завитка. Наибольших размеров базальный завиток достигает у летучих мышей, которые используют для эхолокации продолжительные сигналы с постоянной частотой заполнения. Размеры и форма улитки значительно варьируют. Например, размер улитки у представителей сем. крыланов значительно больше, чем у представителей сем. летучих мышей. Имеются также некоторые особенности строения базилярной мембраны — у большинства летучих мышей она расширяется по направлению к верхушке улитки. Но есть исключения. Так, у подковоносов ширина базилярной мембраны у овального окна составляет 100 мкм, во втором завитке она сужается до 80 мкм, затем вновь расширяется, достигая вблизи геликотремы 120 мкм. У некоторых летучих мышей в базальном витке имеются два утолщения базилярной мембраны. Места утолщений соответствуют частотам биологически важных сигналов.

**Пути и центры слухового анализатора рукокрылых.** План строения слухового анализатора летучих мышей такой же, как и у других млекопитающих. Согласно морфофизиологическим данным, заднее двуххолмие является высшим подкорковым центром слуховой системы летучих мышей. Например, относительные размеры нижнего двуххолмия примерно в 100 раз превышают таковые у грызунов, которые имеют примерно такой же размер тела. Новая кора у летучих мышей занимает примерно 1/3 поверхности больших полушарий; борозды и извилины на наружной поверхности полушарий отсутствуют. Слуховая кора у летучих мышей, как и у других млекопитающих, расположена в височной доле. Удаление слуховой коры обоих полушарий заметно не нарушает ориентации

животных в пространстве с помощью эхолокации. Разрушение задних холмов необратимо нарушает это поведение.

**Некоторые характеристики локационной системы летучих мышей.** Локационная система летучих мышей достаточно совершенна. Степень совершенства оценивают чувствительностью и разрешающей способностью локационной системы, а также ее помехоустойчивостью. Предполагают, что направление на источник звука определяют по разности интенсивностей на обоих ушах и точность локализации составляет примерно 1 угл. град. Роль ушных раковин в локализации, по-видимому, в наибольшей степени проявляется у ушанов, что выделяет их среди других представителей гладконосых летучих мышей. Если перфорировать барабанную перепонку одного уха, то животные утрачивают бинауральный слух. При этом подковоносы теряют способность локализовать в пространстве мелких насекомых, тогда как, например, ночницы этой способности не утрачивают.

При оценке точности работы локационной системы нужно иметь в виду два варианта: можно улавливать звуки, издаваемые самими насекомыми, или улавливать отраженные локационные сигналы. Действительно было установлено, что частота посылок ультразвуковых импульсов увеличивается при полете к добыче, но успех охоты улучшается, если насекомое жужжит. Пределы обнаружения можно исследовать в эксперименте по облету натянутых проволок разного диаметра. Когда проволока имела диаметр 0,3—2 мм, то животные не испытывали затруднений. При диаметре проволоки 0,2—0,15 мм у животных наступало заметное нарушение ориентации. Исследования показали, что предел обнаружения коррелирует с длиной волны локационного сигнала, а размер обнаруживаемых объектов составляет всего 1/60 длины излучаемой волны. Расчетным путем можно примерно оценить предельную дальность эхолокационной системы летучих мышей. Она составляет от 8 до 25 м. Дальность обнаружения определяется такими факторами, как мощность излучения, чувствительность приемника, длина волны излучаемого ультразвука и степень его затухания.

Точность определения координат локационной системой летучих мышей составляет по дальности 3—4 см, а по углу — 2—3 угл. град. Оценить помехозащищенность локатора летучих мышей можно экспериментально, подавая в экспериментальном манеже, где летают животные, широкополосный шум. Оказалось, что в момент обнаружения натянутой проволоки отношение энергии отраженного сигнала к мощности шума составило всего 5 дБ. Другими словами, помехоустойчивость локационной системы летучих мышей близка к идеальной.

Особый интерес представляют приемы некоторых видов подковоносов при ловле ночных бабочек, имеющих тимпанальные органы. В отличие от других исследованных видов подковоносы,

приближаясь к насекомому, вначале переходят на импульсы убывающей длительности, а затем, определив координаты добычи, прекращают излучение и скрытно (т. е. молча) сближаются с ней и атакуют. Высокую точность локации добычи животными объясняют тем, что в момент излучения слуховые центры запоминают копию лоцирующего сигнала, которая затем сравнивается с отраженным сигналом, и мозг «вычисляет» кросскорреляционную функцию этих сигналов.

Согласно точке зрения ряда исследователей, измерение дальности основано на эхо-принципе, т. е. расстояние оценивается по времени между моментом излучения звука и его возвращением (эхо). Короткая длительность зондирующих импульсов (1,5—2 мс) гладконосых летучих мышей и изменение частоты следования при сближении с объектом подтверждают эту гипотезу. Вместе с тем трудно объяснить, как животные лоцируют близкие предметы. Поэтому пришлось ввести дополнительное допущение — излучаемый и отраженный сигналы перекрываются. В связи с тем что отраженный ЧМ-сигнал (ЧМ — частотно-модулированный) с начальной частотой  $f_1$  принимается в тот момент, когда излучаемый импульс имеет другую частоту —  $f_2$ , в результате появляется тон биения  $f = f_1 - f_2$ , который является функцией времени, и, следовательно, по этому тону можно оценить расстояние. Однако это предположение встретило возражение со стороны ряда исследователей: довольно искусственно, по их мнению, предполагать существование двух механизмов для локации дальних и ближних целей. Вместе с тем известно, что при подлете к цели гладконосые летучие мыши укорачивают лоцирующие импульсы до 1—0,2 мс и увеличивают темп излучения до 150—200 имп/с. Таким образом, можно думать, что локация происходит по принципу определения интервала времени между излучаемым импульсом и его эхом.

В отличие от гладконосых мышей у подковоносов излучаемый импульс перекрывается с эхом. Это навело исследователей на мысль, что для определения дальности они используют эффект Доплера. Если обозначить через  $v$  скорость животного относительно неподвижного объекта, то частота принятого (отраженного) сигнала изменится по сравнению с частотой излучаемого сигнала на величину  $f' = 2vf/C$ , где  $f$  — частота посылаемого звука;  $C$  — скорость звука в воздухе;  $f'$  — доплеровский сдвиг. Изменения частоты может происходить со знаком «+», если объекты сближаются, и со знаком «-», если расстояние между объектами увеличивается. При средней скорости полета 5 м/с и частоте лоцирующих сигналов 81 кГц  $f'$  составляет 2,38 кГц. Следовательно, при сближении с неподвижным объектом подковонос будет получать отраженный сигнал с частотой 83,38 кГц. В пользу этой гипотезы свидетельствуют некоторые экспериментальные результаты. Установлено, что самые низкие пороги (по частотно-пороговым характеристикам)

имеют место на доплеровской частоте 83 — 83,5 кГц. Известно, что во время полета подкованос снижает частоту лоцирующего сигнала так, чтобы отраженный сигнал имел благодаря доплеровскому сдвигу, частоту в диапазоне 88 кГц. У локатора, построенного на доплеровском принципе, есть очевидные преимущества по сравнению с локатором на принципе временной задержки при выделении движущихся целей на фоне неподвижных объектов.

## **Акустическая локация птиц**

Птицы из отряда сов ориентируются на шорох добычи и обычно охотятся в лунные ночи. Установлено, что точность локации птиц (в данном случае пассивной) близка к точности эхолокации летучих мышей. Однако известны птицы, которые, как и летучие мыши, используют принцип эхолокации. Еще А. Гумбольдт (1799) описал в северо-восточной Венесуэле пещерных птиц размером с цыпленка, которых он назвал *Steatornis caripensis* (жирная птица из Карибе). Местное население называет этих птиц гуахаро (стонущие птицы). Эхолокация у этих птиц была установлена только в 1953 г. Лоцирующие сигналы состояли из тональных щелчков длительностью около 1 мс (от 0,3 до 1,5 мс) и частотой заполнения около 7 кГц; импульсы издавались сериями (2—6), интервал между отдельными импульсами в серии составлял в среднем 2,6 мс (1,7—4,4 мс).

К эхолоцирующим птицам относятся также стрижи-саланганы, обитающие в Юго-Восточной Азии; они гнездятся в темных пещерах. Местное население использует их гнезда в пищу. Лоцирующие сигналы этих птиц состоят из щелчков длительностью 2—6 мс, с частотой заполнения 4—5 кГц. В отличие от гуахаро, которые питаются плодами пальм и вылетают на кормежку в сумерках, стрижи-саланганы — дневные насекомоядные птицы. Следует заметить, что все эти виды обладают отличным зрением и эхолокацию используют как вспомогательное средство ориентации.

## **Эхолокация у китообразных**

Современные китообразные составляют два подотряда: усатые (*Mystacoceti*) и зубатые (*Odontoceti*) киты. Возможность использования эхолокации для обнаружения предметов в воде была показана впервые у дельфинов в 1958 г. Оценку порога сонарной системы дельфина производили в бассейне с натянутыми проволоками. Если у животных выключить зрение (на глаза надевали резиновые присоски), то они, ориентируясь только сонарной системой, в 100 % случаев избегали проволок диаметром 2,8—4 мм и в 90 % —

проволок диаметром 0,5—2,8 мм и только при диаметре 0,2 мм число правильных проходов составило 46 %. Длительность импульса от 3 до 1,2 мс, частота заполнения 2 кГц, частота повторений до нескольких сот в секунду. Спектральный анализ показал, что частотный анализ излучаемых импульсов простирается до 170 кГц, но основная энергия концентрируется в диапазоне до 30 кГц. Интенсивность излучаемого сигнала сонарной системой составила по этим измерениям 70 дБ (фоновый шум в бассейне 35 дБ).

Весь диапазон звуков, излучаемых дельфинами (зубатые киты), разделяют на три категории: 1) эхолоцирующие сигналы (шелчки) — широкополосные высокочастотные импульсы, используемые для ориентации, поиска пищи и пр.; 2) коммуникационные сигналы, издаваемые дельфинами для общения между собой, в основном представлены свистами; 3) сигналы эмоционального и подражательного характера, которые через гидрофон прослушиваются как мяуканье, карканье и т. д.; биологическое значение этих звуков не исследовано. Для определения расстояния дельфины используют принцип временной задержки: измерение времени между излученным и отраженным импульсами.

Сигналы усатых китов впервые зарегистрированы в начале 1960-х годов. Это были низкочастотные сигналы, порядка 20 Гц, длительностью 1 с, которые через гидрофон прослушивались как крики и стоны. Биологическое значение этих звуков изучено недостаточно. Способ излучения акустических сигналов китообразных существенно отличается от того, как это происходит у наземных млекопитающих. У зубатых и усатых китов по-разному устроены дыхательные системы, но и у тех, и у других дыхательное отверстие открывается на темени. У зубатых китов дыхательная система полностью обособлена, тогда как у усатых китов, так же как у других млекопитающих, дыхательная система в глотке пересекается с пищеварительной системой. У зубатых китов имеется сложная система воздухоносных полостей (мешков), которые примыкают к надчерепным носовым ходам. У усатых китов подобные образования отсутствуют, но у них есть своеобразный гортанный мешок. Излучение звуков происходит по свистковому типу. Считают, что локационные сигналы генерируются при прохождении звуков между стенками наружного носового хода и внутренними носовыми пробками (В. М. Белькович, 1971). Кости черепа, вероятно, отражают звук вперед, а жировая подушка, столь характерная для рострума дельфинов, играет роль линзы, которая сужает или расширяет звуковой пучок путем изменения формы лобного выступа (рис. 14.46). Таким образом, предполагают, что дельфин способен фокусировать звуковой пучок. Например, при нахождении рыбы ниже челюстей дельфина, он ее не обнаруживает, но как только рыба перемещается выше челюстей, она сразу обнаруживается.

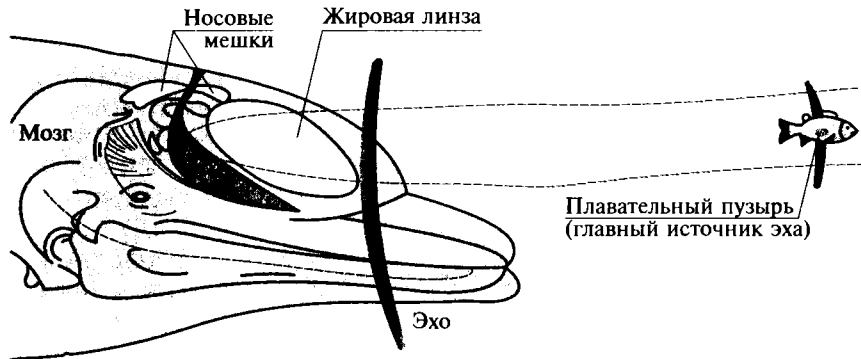


Рис. 14.46. Схема излучающего и звукопроводящего аппаратов дельфина.

Звуки возникают в воздушных мешках носового прохода: вестибулярных, трубчатых и предчелюстных. Роль фокусирующей линзы в звукоизлучающем аппарате дельфина играет жировая лобная подушка, а рефлектора — вогнутый наподобие чаши череп. Нижняя челюсть животного способствует проведению высокочастотных звуков в его ухо. Излучаемые дельфином звуковые волны показаны пунктиром; они направлены на предмет лонирования — рыбу. Отраженные от рыбы звуковые волны показаны сплошными линиями

**Строение органов слуха китообразных.** *Наружное ухо* у китообразных редуцировано до узкого прохода (1,5—2 мм), который открывается наружу сзади глаз. Ушные раковины отсутствуют. Почти сразу за наружным слуховым отверстием слуховой проход резко сужается, а в жировом слое полностью зарастает. Пройдя жировой слой, слуховой проход делает S-образный изгиб, и в нем снова появляется просвет, который заканчивается у видоизмененной барабанной перепонки (она имеет форму сложенного зонтика).

*Среднее ухо* у китообразных массивное по сравнению со средним ухом наземных млекопитающих. Вершина барабанной перепонки соединена под углом с укороченной рукояткой молоточка, который, в свою очередь, связан тонким отростком с барабанной костью. Все три слуховые косточки (молоточек, наковальня, стремечко) плотные, небольшой величины, жестко соединены между собой. Система среднего уха специализирована для передачи звуков широкого частотного диапазона, включая ультразвуки.

*Внутреннее ухо* имеет черты приспособления к восприятию высокочастотных звуков. У китообразных, особенно у зубатых китов, улитка сильно увеличена по сравнению с вестибулярным аппаратом, особенно сильно развит базальный виток. Базилярная мембрана у основания узкая (ширина около 25 мкм), к вершине расширяется до 350 мкм (примерно в 14 раз). Количество волосковых клеток примерно такое же, как у человека. Строение кортиева органа такое же, как у наземных млекопитающих.

Методом регистрации микрофонного потенциала показано, что наружный слуховой проход не участвует в проведении звука. Предполагают, что волноводом служит нижняя челюсть и через нее звуковая волна достигает структур среднего уха. При плавании дельфины совершают маятниковые движения рострумом; считают, что таким образом дельфин как бы сканирует окружающее пространство.

Китообразные ведут водный образ жизни, поэтому их череп не может выполнять роль изолятора между двумя ушами. В связи с этим у китообразных структуры уха не срастаются с черепом, а подвешены на короткой сухожильной связке. Среднее ухо и внутреннее ухо располагаются в одном костном образовании (*os petrotympanicum*). В результате этого орган слуха механически достаточно надежно изолирован от костей черепа. Другая особенность заключается в том, что среднее ухо и внутреннее ухо окружены специальным синусом, заполненным воздухом и пеной из белковой эмульсии, что также способствует изоляции структур уха от черепа.

Строение и физиология слуховых центров изучены недостаточно, но необходимо отметить очень сильное развитие подкорковых слуховых центров.



**ПАТОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

*История исследования невроза. Исследование экспериментальных неврозов в лаборатории И. П. Павлова. Методы получения экспериментальных неврозов. Физиологические механизмы неврозов. Типы высшей нервной деятельности и неврозы. Нарушение высшей нервной деятельности при экспериментальном неврозе. Роль нейромедиаторных систем в развитии невроза.*

Термин «невроз» ввел более 200 лет тому назад шотландский врач У. Куллен. С тех пор представление о неврозе многократно пересматривалось. Вначале к этой группе заболеваний относили большое число болезней без явного патоморфологического дефекта. Определение невроза как «заболевания нервной системы без органических поражений» оказалось неудачным. Современная физиология считает, что *невроз* — это заболевание, обусловленное психической травмой. По представлениям отечественной школы клиницистов, психогенный фактор является обязательным в развитии невроза. Эмоции отрицательного характера, доминируя, могут затормаживать все остальные виды приспособительной деятельности. Иными словами, в патогенезе невроза первостепенную роль играют эмоциональные переживания. В дальнейшем будет дано более развернутое определение, однако главным останется психогенная природа этого заболевания.

Выдающиеся русские терапевты Г. Ф. Ланг и А. Л. Мясников вкладывали в термин «невроз» все нарушения деятельности внутренних органов, включая начальные стадии соматических заболеваний. В школе И. П. Павлова все функциональные нарушения высшей нервной деятельности стали определять как *экспериментальный невроз*, однако такой подход затруднял сопоставление клинических и экспериментальных неврозов.

## **ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ НЕВРОЗОВ**

Проблема экспериментальных неврозов является неотъемлемой частью физиологии высшей нервной деятельности. Собственно это

два направления (норма и патология), которые всегда разрабатывались в школе И. П. Павлова параллельно, взаимно дополняли друг друга.

Интерес к экспериментальным неврозам в павловской лаборатории возник почти случайно. В опытах М. Н. Ерофеевой (1911, 1921), сотрудницы И. П. Павлова, была показана возможность выработки условного пищевого рефлекса на сильное электроболевое раздражение. Другая сотрудница лаборатории, Н. Р. Шенгер-Крестовникова (1921), изучала у собак свойства выработанной тонкой зрительной дифференцировки. Общим для обоих исследований было то, что собаки с трудом справлялись с предъявленными задачами, и часто у них наступало состояние, которое в павловских лабораториях получило название «срыва высшей нервной деятельности». Этот «срыв» проявлялся в том, что собаки стали бояться обстановки эксперимента, вырывались из станка, неадекватно реагировали на условные сигналы.

Эти работы положили начало систематическим исследованиям в павловских лабораториях явлений «срыва высшей нервной деятельности», т. е. *экспериментальных неврозов*. И. П. Разенков для получения экспериментального невроза у собаки применил прием «сшибки», который состоял в экстренной замене дифференцировки на положительный условный раздражитель: дифференцировочный сигнал колочки 12/мин срочно заменяли положительным сигналом — колочка 24/мин. Нарушение высшей нервной деятельности собаки проходило несколько последовательно сменяющих друг друга стадий. Первая стадия — «*тормозная*»: условный рефлекс не проявлялся, был заторможен. На второй стадии — «*парадоксальной*», условный рефлекс на слабый раздражитель был больше, чем на сильный. На третьей стадии — «*уравнительной*», величина условного ответа на слабые и сильные сигналы уравнивалась. На четвертой — «*промежуточной*», исполнение условного рефлекса приближалось к норме.

Стихийное бедствие — наводнение осенью 1924 г. в Ленинграде, затопившее виварий Института экспериментальной медицины, вызвало у многих собак срыв высшей нервной деятельности. Это дало обширный экспериментальный материал по патологии высшей нервной деятельности. Было установлено, что характер невротических состояний зависит от типа высшей нервной деятельности. Так, собаке Август, которая перенесла невроз во время наводнения, после полного восстановления высшей нервной деятельности пустили в клетку струйку воды. Эта собака имела слабый тип высшей нервной деятельности, у нее вновь развился невроз. В этот период в лаборатории И. П. Павлова окончательно установили, что при выработке тонкой дифференцировки происходит срыв высшей нервной деятельности. При этом характер патологии зависит от типа высшей нервной деятельности: у возбудимых собак срыв происходил в сторону возбуждения, у собак уравновешенных — в сторону торможения.

К началу 30-х годов XX столетия в лаборатории И. П. Павлова накопился обширный экспериментальный материал по эксперимен-

тальной патологии высшей нервной деятельности. И. П. Павлов делает попытку использовать этот материал применительно к клинике. Он пишет статью «Пробная экскурсия физиолога в область психиатрии», в которой дает физиологическое объяснение кататонических симптомов шизофрении. По мнению И. П. Павлова, ведущим симптомом шизофрении является кататоническая стадия<sup>1</sup>, которая является физиологическим механизмом «защиты корковых клеток слабой нервной системы». После этой работы И. П. Павлов все чаще обращается в область психиатрии, делает все более смелые попытки физиологического анализа психопатологии. В его лаборатории накапливается большой материал по экспериментальной патологии высшей нервной деятельности. В сентябре 1931 г. он выступает с докладом по экспериментальным неврозам на I Международном неврологическом конгрессе в Берне, в котором указывает на связь невротических нарушений с типом высшей нервной деятельности. Ученый вносит некоторые изменения в названия неврозов. Так, срыв с нарушениями высшей нервной деятельности в сторону возбуждения, обозначаемый ранее как *неврастения*, теперь он предложил называть *гиперстенией*, а срыв в сторону торможения — *неврастенией* вместо *истерии*.

Для углубленного развития исследований неврозов и сближения клиники и эксперимента по инициативе ученого в Институте экспериментальной медицины были организованы нервная (изучение неврозов) и психиатрическая (изучение шизофрении) клиники. В 1932 г. в ответ на статью американского психиатра П. Шильдера «Соматическая основа невроза» появляется статья И. П. Павлова «О неврозах человека и животных», в которой он подвергает критике основное положение клиницистов того времени, что данные, полученные на животных, не могут быть перенесены на «психические механизмы» человека. В этом же году появляется знаменитая статья «Проба физиологического понимания симптомологии истерии» с глубоким физиологическим анализом отдельных симптомов истерии и болезни в целом. В качестве механизма он рассматривает «слабость коры больших полушарий», вследствие чего легко вызывается запредельное торможение. По мнению ученого, тормозное состояние коры влияет на подкорковые структуры мозга (закон положительной индукции), обуславливая повышенную эмоциональность истериков. В свою очередь, возбужденная подкорка отрицательно индуцирует кору больших полушарий, которая у истериков, таким образом, находится под влиянием двух видов торможения — запредельного и индукционного. Вот почему поступки истериков определяются не столько рассудком, сколько чувствами.

В этом же году появляется ряд работ Павлова по экспериментальной патологии высшей нервной деятельности: «К физиологии

---

<sup>1</sup> Кататонический ступор выражается обездвиженностью, мутизмом (невозможностью речи, молчанием) или снижением тонуса мышц.

гипнотического состояния», «Пример экспериментально произведенного невроза и его излечение на слабом типе нервной системы» (доклад на VI Скандинавском неврологическом конгрессе в Копенгагене), «Динамическая стереотипия высшего отдела головного мозга» (доклад на 10-м Международном психологическом конгрессе в Копенгагене).

Результаты многолетних исследований патологии высшей нервной деятельности были обобщены И. П. Павловым в лекции «Экспериментальная патология высшей нервной деятельности», в которой он сформулировал важное положение: функциональные нарушения высшей нервной деятельности у собак в эксперименте могут быть вызваны *перенапряжением возбуждательного или тормозного процессов и (или) их подвижности*.

Ученик И. П. Павлова П. С. Купалов в дальнейшем развил представление о том, что возникновение невроза связано с образованием *патологических временных связей*, которые имеют тот же механизм, что и обычные временные связи, но им свойственна застойность, особенно тем из них, которые возникают при тормозных состояниях или низком тоне коры больших полушарий головного мозга.

В 70-х годах XX столетия М. М. Хананашвили сформулировал комплексный подход к изучению экспериментальных неврозов — одновременный учет большого числа функций и систем организма. Это было связано прежде всего с тем, что возникновение, течение и исход болезни определяются многими факторами, вовлекаются ряд систем организма с различным индивидуальным участием. Благодаря такому подходу удалось впервые получить экспериментальные доказательства того, что в дебютных стадиях невроза исследуемые функции организма могут оставаться в рамках своей физиологической нормы, а болезнь может проявляться лишь в расогласовании нормальных корреляционных отношений между различными функциями. Это положение оказалось важным для ранней диагностики неврозов и выявления скрытых его форм.

## **МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ НЕВРОЗОВ**

В подавляющем числе работ павловской школы экспериментальные неврозы вызывали *перенапряжением основных нервных процессов* — возбуждения и торможения — или их *подвижности*. Перенапряжение возбуждательного процесса обычно достигалось применением сверхсильных раздражителей, одновременным предъявлением сильных раздражителей, продолжительным действием сильного раздражителя и подобными приемами. Перенапряжение тормозного процесса вызывали выработкой тонких и сложных дифференцировок, экстренным продлением дифференцировки, сум-

мацией разных видов внутреннего торможения, применением большого числа дифференцировок в одном стереотипе, острым непрерывным угашением упроченного условного рефлекса и т. п. Перенапряжение подвижности нервных процессов достигалось переделкой сигнального значения условных раздражителей (особенно эффективно это было для однородных рефлексов), различными вариантами нарушения упроченного динамического стереотипа, приемом условно-рефлекторного переключения.

«Сшибка» (по И. П. Разенкову), основанная на перенапряжении подвижности нервных процессов, считается классическим приемом невротизации животного. В настоящее время разработано много вариантов «сшибок». Например, широкое распространение получил прием, суть которого заключается в неожиданной подаче электрического тока на кормушку в момент пищевого подкрепления. Прием невротизации, разработанный П. С. Купаловым и его сотр., представляет одну из форм *нарушения динамического стереотипа*. Прием получения невротизации животного состоял в экстренном изменении способа, количества или качества подкрепления. В качестве невротизирующего фактора можно использовать дизритмию — предъявление нервной системе несогласованных ритмов. Например, вызывали неврозы при длительных раздражениях левого и правого глаза световыми мельканиями разной частоты. Существует много других разновидностей методических приемов вызова экспериментальных неврозов.

В последние годы появились сообщения о типах неврозов, связанных с деятельностью человека в современной информационно перенасыщенной среде. М. М. Хананашвили ввел понятие «*информационные*» неврозы, которыми часто страдает современный человек. Другой тип невроза, характерный для человека со сниженной прогностической деятельностью, получил название *обсессивный* (англ. *obsessive* — навязчивый) невроз (И. М. Фейгенберг). Характерное проявление невроза этого типа — навязчивое состояние, например, вас беспокоит, что, уходя из дома, вы не выключили электроприборы или даже не закрыли дверь.

## ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И НЕВРОЗЫ

По образному выражению И. П. Павлова, основными «поставщиками» неврозов являются представители крайних типов высшей нервной деятельности, преимущественно *слабые типы* (проблема типов высшей нервной деятельности уже обсуждалась в гл. 9). По мнению Б. М. Теплова, свойства нервной системы не представляют никаких форм поведения, они лишь образуют почву, на которой легче формируются одни и труднее — другие формы пове-

дения. Характер течения вегетативных процессов, которые обеспечиваются прежде всего деятельностью лимбической системы головного мозга, в известной мере зависит от типологических особенностей нервной системы. Для животных с сильной уравновешенной и подвижной нервной системой характерна более совершенная форма вегетативного обеспечения функций организма. Так, например, у собак характер деятельности желез внутренней секреции зависит от типа нервной системы.

Типологические особенности нервной системы человека находят свое отражение в частотном спектре ЭЭГ, в электрографическом выражении ориентировочной реакции и особенно ярко — в кожногальванической реакции и ее угашении. Вместе с тем связь электрической активности головного мозга и типа высшей нервной деятельности остается мало исследованной областью.

Интересна гипотеза А. М. Иваницкого (1971) об отражении типологических особенностей высшей нервной деятельности на характере раннего и позднего компонентов вызванного потенциала на зрительные стимулы. Изучая две формы патологии — истерию и шизофрению, он выделил две формы нарушений с избирательным подавлением ранних (при истерических реактивных психозах) или поздних (при шизофрении) компонентов вызванных потенциалов. В основе этого феномена, по мнению Иваницкого, лежит нарушение кортикофугальных регулирующих влияний (от коры на нижележащие мозговые структуры), что приводит к блокированию проведения по одной из систем восходящих проекций сенсорных или ретикулярных путей. В случае истерического реактивного психоза можно говорить о блоке специфической импульсации, проходящей по сенсорным путям, а при шизофрении — о блоке неспецифических проводящих систем. Предложенная интерпретация связана с гипотезой, согласно которой в ранних компонентах вызванного потенциала содержатся данные о физических параметрах раздражителя, а в поздних — сигнальные значения условных сигналов. По мнению А. М. Иваницкого, индивидуальные особенности обусловлены конституциональным преобладанием одной из двух систем восходящих проекций: у одних людей большее значение имеет объективная характеристика раздражителей, у других преобладает эмоциональная оценка действительности.

Из этого примера видно, какие трудности испытывает исследователь при оценке типа высшей нервной деятельности. Они связаны прежде всего с тем, что само понятие «тип высшей нервной деятельности» очень широкое, неоднозначное и касается разных сторон деятельности организма. В связи с тем что тип высшей нервной деятельности представляет собой совокупность врожденных и приобретенных свойств нервной системы, он в значительной степени определяет характер взаимодействия организма с окружающей средой. Соотношение врожденного и приобретенного

(доля каждого из них) может меняться в зависимости от условий взаимодействия организма со средой. В поведении человека доминируют индивидуальный опыт, привычки, приобретенные навыки, но при попадании в экстремальные условия на первый план выступают преимущественно врожденные механизмы высшей нервной деятельности. Прежде всего здесь следует иметь в виду врожденные конституционные особенности нервной системы, формирующиеся во внутриутробном развитии (пренатально). Они возникают при самых различных патогенных воздействиях на организм матери.

## **НАРУШЕНИЕ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ НЕВРОЗЕ**

Характерным признаком экспериментального невроза у животного является *взрывчатость раздражительного процесса*. Это обусловлено тем, что раздражительный процесс, ослабленный при экспериментальном неврозе, не сдерживаемый еще более ослабленным тормозным процессом, проявляется бурно, стремительно и очень быстро, но в силу своей слабости быстро истощается. В экспериментах на собаках в лаборатории И. П. Павлова взрывчатость раздражительного процесса проявлялась весьма демонстративно. В ответ на пищевой условный раздражитель с коротким латентным периодом начиналось условно-рефлекторное слюноотделение, но оно быстро снижалось и прекращалось к моменту подачи пищи. В результате собака отказывалась от еды. Следовательно, при наличии значительного условного пищевого рефлекса безусловный пищевой рефлекс отсутствовал или оказывался заторможенным. Как было показано ранее (см. гл. 5), условно-рефлекторный акт включает в себя ряд компонентов. Для невроза характерно изменение лишь отдельных компонентов, например, может иметь место диссоциация секреторного и двигательного компонентов, собака подбегает к кормушке, но не ест.

Развитие экспериментального невроза проходит несколько стадий (фаз). В самой начальной стадии невроза, на фоне еще нормально протекающей условно-рефлекторной деятельности, может наблюдаться снижение или выпадение условных рефлексов на слабые раздражители при их сохранности на сильные раздражители. Эту фазу невроза обозначают как «*наркотическую*». Далее развивается «*уравнительная*» фаза, когда сила условных реакций на сильные и слабые раздражители выравнивается. Затем следуют «*парадоксальная*» и «*ультрапарадоксальная*» фазы, когда реакции на слабые сигналы превышают амплитуды реакций на сильные сигналы. Перечисленные фазовые состояния высшей нервной деятельности характерны для экспериментальных неврозов, хотя в некоторых случаях они могут наблюдаться в обычных условиях.

Одна из частных форм нарушений высшей нервной деятельности при экспериментальном неврозе — *циркулярность*, которая проявляется в волнообразном протекании условно-рефлекторной деятельности с ее периодическими нарушениями и восстановлениями. Циркулярность обычно рассматривают как проявление саморегуляторных и компенсаторных механизмов мозга. Вместе с тем она является и началом развивающегося невроза.

В целом картина нарушений при неврозах чрезвычайно вариабельна и определяется очень многими факторами, как внешними (например, длительностью действия невротизирующего фактора), так и внутренними (исходный тип высшей нервной деятельности или ослабленное состояние в результате болезней, недоедание и пр.).

Постоянными и наиболее ранними признаками развития невроза считаются *нарушения вегетативных функций*. Под нарушениями понимают такие изменения функций, при которых утрачивается их адаптивная роль и создаются условия для устойчивого сохранения патологических сдвигов. Нарушения вегетативных функций обнаруживаются еще до нарушения условно-рефлекторной деятельности и изменения общего поведения. Вместе с тем вегетативные расстройства наиболее устойчивы и могут удерживаться даже после восстановления условно-рефлекторной деятельности.

В патологии неврозов ведущая роль принадлежит эмоциональным расстройствам. Признаки эмоционального напряжения, как известно, возникают в ситуации неопределенности, которую в эксперименте на животных легко создать в условиях вероятностного подкрепления.

## **РОЛЬ НЕЙРОМЕДИАТОРНЫХ СИСТЕМ В РАЗВИТИИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО НЕВРОЗА**

Литературные источники переполнены материалами о нейрогуморальных сдвигах при неврозах, однако они довольно противоречивы и в основном касаются систем катехоламинов и ацетилхолина и в меньшей степени — взаимодействия этих систем. По-видимому, нужно определить преобладание сдвигов в одной из указанных систем в зависимости от характера, интенсивности или длительности стрессового воздействия, а также индивидуальных особенностей организма, значительно влияющих на формирование ответной реакции.

Исследования М. Г. Айрапетьянца (1982) были направлены на изучение изменений уровней содержания ацетилхолина и катехоламинов (в частности, дофамина) у экспериментальных животных в крови. При получении экспериментального невроза методом однократных «сшибок» в большей степени были выражены изменения со стороны холинергических систем мозга. Преобладание холинергических механизмов в развитии неврозов подтверждается



данными литературы, в частности результатами фармакологических исследований, указывающих на роль холинергических механизмов в эмоциональных пассивно-оборонительных реакциях. Так, выявлена корреляция направленности сдвигов уровня ацетилхолина в крови и изменений высшей нервной деятельности: снижение уровня ацетилхолина при неврозе и его повышение при восстановлении высшей нервной деятельности. Это совпадает также с данными о повышении уровня ацетилхолина в крови при положительных эмоциональных состояниях и его снижении при отрицательных эмоциональных состояниях. При хроническом неврозе, который в эксперименте достигался многократными «сшибками», отмечалась выраженная тенденция к повышению уровня катехоламинов в периферической крови.

Определенные различия холинергических и адренергических механизмов при положительных и отрицательных эмоциональных сдвигах выявлены и фармакологическими исследованиями. Например, активная и пассивная оборонительные реакции (т. е. страх и агрессия) имеют различные нейрхимические механизмы, первая связана с *M-холинорецепторами*, а вторая — с *адренергическими механизмами*. В частности, угнетение эмоциональной реакции страха получено только при действии мускаринолитических веществ. Так, реакция страха у собак, вызванная ударом тока через кормушку, исчезала при блокаде M-холинореактивных систем мозга амизилом. Угнетение центральных адренергических систем аминазином подобного эффекта не вызывало. С другой стороны, было показано усиление у животных пассивно-оборонительных реакций при применении антихолинэстеразного вещества галантамина. Эти данные дают основание предполагать, что при возбуждении центральных холинергических систем реакция страха усиливается, при блокировании этих систем — исчезает. Выключение холинергических структур высших отделов мозга с помощью центральных холинолитиков (метамизила и амизила) предупреждало развитие нарушений высшей нервной деятельности при однократных «сшибках». Это позволяет предполагать, что первая фаза в развитии невроза по своей природе холинергична.

Какой механизм специфичности действия M-холинолитиков на эмоциональную реакцию страха? Считают, что этот эффект в значительной степени связан с влияниями блокады M-холинорецепторов на механизмы кратковременной памяти, что проявляется в затруднении удержания следов от поступающих раздражителей. Вместе с тем не вызывает сомнений, что блокада системы M-холинорецепторов мозга действует на многие процессы высшей нервной деятельности: замедляется осуществление двигательных условных реакций, нарушается упроченная стереотипная деятельность, ослабляется кратковременная память. Все эти процессы, играющие существенную роль в интегративной деятельности моз-

га, реализуются преимущественно корой больших полушарий с участием «ближайшей подкорки<sup>1</sup>» (по И. П. Павлову). В этих исследованиях было установлено, что наиболее чувствительны к холинергической блокаде пищевые секреторные условные рефлексы, несколько уступают им пищевые двигательные и менее чувствительны оборонительные условные рефлексы.

По мнению К. В. Судакова (1972), пищевое поведение на всех своих уровнях использует холинергические механизмы, притом наибольшая чувствительность к нему выявлена со стороны гипоталамических центров, что связано, по-видимому, с триггерной ролью последних в данной функциональной системе. Складывается впечатление, что ацетилхолин является пусковым фактором как реакций избегания и страха, так и реакций ярости, гнева и агрессии. Однако хотя исполнительные аппараты страха являются холинергическими, уже начальные компоненты ярости формируются только при обязательном участии норадреналина, дофамина и серотонина<sup>2</sup>.

Оригинальную концепцию развивают А. В. Вальдман с соавт. (1972). Она состоит в том, что в целостном эмоциональном поведении заключены вегетативные проявления, связанные с эмоциональным стрессом как психологическим процессом, «переживанием», и те, которые являются вегетативным обеспечением последующих моторных реакций. Отсюда делается заключение, что высокоорганизованные структуры (кора больших полушарий, лимбическая система) являются субстратом формирования эмоционального состояния, в то время как интеграция эмоционально-выразительных проявлений происходит на диенцефальном (таламус и гипоталамус) уровне. При этом нужно иметь в виду, что нейрохимические исследования указывают на то, что кора и лимбические образования мозга являются преимущественно холинергическими, в то время как адренергические нейроны больше представлены на мезенцефало-диенцефалическом уровне.

Среди нервных структур, имеющих отношение к эмоциональному поведению, различают *первично-триггерные элементы, исполнительные и так называемые модулирующие структуры*. К последним относятся лимбические структуры — ядра миндалевидного комплекса, гиппокамп, область перегородки, а также некоторые таламические ядра и новая кора. Основной функцией лимбических структур переднего мозга, по-видимому, является модулирование эмоциональных, висцеральных и эндокринных реакций ретикуло-гипоталамического происхождения. По мнению П. В. Симонова, ни гиппокамп, ни миндалина не относятся к исполнительному аппа-

---

<sup>1</sup> Современная физиология включает в состав «ближайшей подкорки» полосатые тела и структуры лимбической системы.

<sup>2</sup> Норадреналин и дофамин принадлежат к катехоламинам, а серотонин — к индоламинам.

рату эмоций. Они вовлекаются в процесс поведения вторично, после того как наличие потребности оказалось сопоставлено с вероятностью ее удовлетворения (подробнее см. гл. 8 и 9).

Учитывая все сказанное, можно предположить, что преимущественные сдвиги, как правило, со стороны холинергической системы при разовых применениях «сшибки» объясняются развитием у животных эмоционального состояния страха, коррелятом которого является снижение уровня ацетилхолина в крови. Последующее его повышение, вероятно, отражает эффект включения механизмов защиты, поскольку, чем раньше защита срабатывает, тем скорее восстанавливаются нарушенные поведенческие и условно-рефлекторные реакции. Разрешение конфликта в данном случае происходит, очевидно, на уровне более высокоорганизованных структур мозга, с помощью системы реакций так называемой «психологической», или «интеллектуальной», защиты, которая преимущественно связана с холинергическими механизмами мозга коры больших полушарий. Повторно проводимые «сшибки» в конце концов, в зависимости от типа высшей нервной деятельности, приводят к срыву механизмов «психологической» защиты вследствие их постоянного напряжения, что проявляется в тенденции к более устойчивому нарушению высшей нервной деятельности и коррелирует с устойчивым снижением уровня ацетилхолина в крови.

Повторяющиеся стрессовые воздействия могут все больше активировать аппарат защитно-приспособительных механизмов дiencephального уровня, который при однократных «сшибках» вовлекается в меньшей степени. Проявлением механизма физиологической защиты является тенденция к усилению симпато-адреналовых коррелятов эмоционального напряжения с повышением уровня содержания катехоламинов в периферической крови. Другими словами, включается *механизм стресса*. Известно, что начальным этапом стрессовой реакции является выделение из передней доли гипофиза адренокортикотропного гормона (АКТГ), мишенью для которого является кора надпочечников, основной источник катехоламинов (адреналина и норадреналина) периферической крови. Вместе с тем в литературе высказывалось предположение, что выброс адреналина связан преимущественно с характером эмоциональной реакции, а норадреналина — с типом деятельности. Например, высокие уровни адреналина в крови коррелируют с состоянием тревоги (тревожной неопределенности), а высокие уровни норадреналина — с ситуацией физиологической мобилизации организма.

Для понимания механизма неврозоз очень важен (не менее, чем развернутая стадия) его начальный, более скрытый период. Он характеризуется не столько нарушениями в отдельных функциональных системах организма, сколько изменениями взаимодействия разных систем. Как уже отмечалось, нарушение корреля-

ций между отдельными системами — первый надежный критерий развивающегося невроза.

Многие авторы установили определенную связь высокого содержания адреналина в крови и моче при таких эмоциях, как страх и тревога, и повышение уровня норадреналина — при гневе и агрессии. При этом специфичность ответов симпатoadреналовой системы в ответ на какие-либо воздействия связывалась либо с видовыми или индивидуальными особенностями животных, либо с формой поведения, обусловленной характером воздействия. Например, по некоторым данным, в плазме крови у агрессивных петухов содержится в 13 раз больше норадреналина по сравнению с пассивными птицами, боящимися драки.

Клиническая картина почти всех неврозов включает в себя, как правило, нарушение сна, вегетативно-висцеральные, преимущественно сердечно-сосудистые расстройства. Это естественно направляет интерес исследователя к структурам лимбического мозга, прежде всего к эмоциогенным отделам — гиппокампу, ядрам миндалины, гипоталамусу.

Долгое время невроз считали чисто функциональным нарушением. Исследования последнего времени обнаруживают сосудистые и глионейрональные нарушения, которые указывают на развитие в мозговой ткани явлений гипоксии (М. Г. Айрапетьянц, А. М. Вейн, 1982). Об этом свидетельствуют, в частности, увеличение в мозговой ткани количества микроглии, дистрофические изменения со стороны астроцитов, уменьшение числа клеток общей глии, дистония сосудов, которая выражается как в их атонии, так и гипертензии и чрезмерной извитости капилляров. Последнее рассматривают как компенсаторную реакцию на гипоксию. Появляется все больше сведений о нарушении метаболизма нейронов.

Благодаря работам И. П. Павлова и его школы в 20-х годах XX столетия было установлено, что невроз — это *срыв* высшей нервной деятельности вследствие перенапряжения нервных процессов или их подвижности, с нарушением межцентральных корково-подкорковых отношений, отголоском которых на периферии являются различные вегетативно-висцеральные расстройства. Общеизвестно, что развитию невроза способствует генетическая или прижизненная (болезни, отрицательные эмоции и т. п.) предрасположенность. В этой связи научно-техническую революцию следует рассматривать не как причину, а как условие, предрасполагающее к развитию неврозов.

Оценивая состояние проблемы неврозов в целом, следует признать, что наиболее трудным местом во всей проблеме по-прежнему остаются механизмы патогенеза. Возможно, что путь преодоления этой трудности состоит в том, что невроз надо рассматривать не по частям, не по отдельным симптомам, а как болезнь всего организма.

**ОНТОГЕНЕЗ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

*Системогенез как подготовка плода к рождению. Минимальное обеспечение функциональной системы. Высшая нервная деятельность младенца. Развитие зрительной системы. Развитие моторной системы. Формирование речи. Процесс ассимиляции и аккомодации в формировании поведения младенца, по Ж. Пиаже. Развитие условно-рефлекторного поведения. Формирование второй сигнальной системы. Развитие обобщения и мышления у ребенка. Развитие рисунка.*

Непреложным фактом является то, что жизненно важная приспособительная деятельность организма должна быть готовой к моменту его рождения, ибо только ее функциональная полноценность может обеспечить новорожденному успешное выживание.

В гл. 7 было приведено много примеров того, что каждое животное в момент рождения должно быть не вообще «созревшим», а *избирательно подготовленным* к особенностям биологии именно данного вида. Например, птенцы определенного вида птиц должны иметь необходимый набор соответствующих и характерных именно для них врожденных реакций, а новорожденные обезьяны — другие приспособительные свойства к совершенно иным условиям существования.

Как известно, забота о выживании новорожденных у разных видов животных в той или иной степени «поделена» между родителями и новорожденными. У одних видов (в том числе у человека) она во многом зависит от родителей, а у других оказывается почти полностью «переданной» новорожденному (выводковые птицы, лошадь и другие копытные). Таким образом, формы приспособительной деятельности различны для каждого вида, но в каждом отдельном случае новорожденные должны быть приспособлены к характерной именно для них экологической ситуации. Следовательно, механизмы эмбриогенетического развития высшей нервной деятельности в каждом отдельном случае должны быть своеобразными, индивидуальными и специфическими для данного вида животного.

# СИСТЕМОГЕНЕЗ КАК ПОДГОТОВКА ПЛОДА К РОЖДЕНИЮ

Функциональные системы (по П. К. Анохину), на основе которых строится приспособительная деятельность новорожденных животных к характерным для них экологическим факторам, должны быть архитектурно созревшими точно к моменту рождения. Исходя из этого, П. К. Анохин (1968) сформулировал положение, что объединение частей функциональной системы (*принцип консолидации*) должно стать функционально полноценным на определенном сроке развития плода еще до момента рождения. На основе каких процессов развития эмбриона формируются и объединяются (консолидируются) компоненты функциональной системы, часто лежащие в отдалении друг от друга?

Ведущим фактором, обеспечивающим выживание новорожденного, является полноценность жизненно важных функциональных систем плода к моменту рождения, например функциональных систем питания (сосательный рефлекс млекопитающих и др.), дыхания, поддержания гомеостаза и др. Каждая из них должна непременно включать уже созревшие к моменту рождения звенья: а) специфические рецепторные аппараты, воспринимающие воздействия экологических факторов; б) проводниковые аппараты, доставляющие периферическую информацию к центральной нервной системе; в) структуры центральной нервной системы, определяющие наиболее ответственные моменты интегрирования полноценного поведенческого акта. Совокупность афферентных аппаратов в сумме со структурами, обеспечивающими обратную афферентацию о степени успешности данного жизненно важного приспособительного действия новорожденного, позволяет снабжать мозг информацией о всех параметрах полученного биологически важного результата.

Механизмом, посредством которого устанавливаются гармонические соответствия между всеми многочисленными и различными по сложности компонентами функциональных систем новорожденного, является *гетерохрония* в закладках и темпах развития различных структурных образований зародыша. Гетерохрония состоит в неравномерном развертывании наследственной информации. Гетерохронность в эмбриональном развитии отдельных структур зародыша, в том числе и мозговых структур, служит основной задачей эволюции — наделению новорожденного полноценными и жизненно важными функциональными системами.

На основе исследований развития плода П. К. Анохин сформулировал (1937) понятие системогенеза (рис. 16.1). *Системогенез* — это избирательное и ускоренное по темпам развитие в эмбриогенезе разнообразных по качеству и локализации структурных образований, которые, консолидируясь в целом, интегрируют полно-

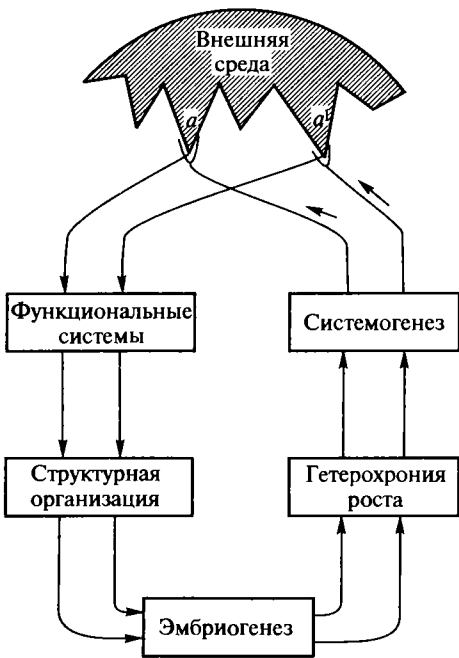


Рис. 16.1. Схема места системогенеза в общем цикле эволюционного развития приспособительных функций новорожденного, удовлетворяющих требованиям его экологии (по П. К. Анохину, 1968).

На схеме видно, как экологические факторы формируют вначале филогенетический цикл развития, в котором эмбриогенез осуществляет тонкую пригонку реакции новорожденного к особенностям условий его существования;  $a$  и  $a^1$  символически выражают экологические факторы, которые требуют немедленного приспособления сразу после рождения

ценную функциональную систему, обеспечивающую новорожденному выживание. Такое избирательное объединение разнородных структур организма в функциональную систему в свою очередь становится возможным только на основе гетерохронии в закладках и темпах развития и в моментах консолидации этих структур на протяжении эмбрионального развития.

П. К. Анохин выделяет *два типа гетерохронии: внутрисистемную и межсистемную*. Первая форма гетерохронного развития представляет собой неодновременную закладку и различные темпы созревания отдельных фрагментов одной и той же функциональной системы. Вторая форма гетерохронии относится к закладке и темпам развития таких структурных образований, которые будут необходимы организму в различные периоды его постнатального развития. Естественно, между обеими формами гетерохронии имеются перекрытия и взаимодействия. Однако выделение их в отдельные формы обеспечивает правильную перспективу в исследованиях закономерностей гетерохронного развития различных структур организма. Известно, что уже на 5-м месяце беременности у человеческого эмбриона полностью сформирован так называемый хватательный рефлекс (рис. 16.2). Как показали специальные исследования, морфологической основой этого рефлекса является опережающее развитие нервных центров и соответствующих путей, обеспечивающих сокращение мышц-сгибателей пальцев. На этом при-

мере мы видим, что имеет место избирательное созревание той функциональной системы, которая уже в первые минуты после рождения приматов должна быть готова к выполнению весьма ответственной функции — удерживанию вцепившегося в шерсть новорожденного на теле матери. Естественно, что у человека этот рефлекс является своеобразным атавизмом.



П. К. Анохин сформулировал также принцип «минимального обеспечения функциональной системы». Он состоит в том, что функциональная система в том виде, как она представлена у взрослого животного, появляется не сразу в законченной полной форме. В первую очередь созревает несколько структурных единиц, но так, что они готовы объединиться в какую-то минимальную, весьма несовершенную, но тем не менее архитектурно полноценную функциональную систему. Естественный отбор, производя классификацию новорожденных на способных и не способных выжить, закрепил в генетических кодах все те процессы роста, а главное их темпы, которые заканчиваются именно к моменту рождения.

Рис. 16.2. Удержание новорожденного ребенка в висячем положении (по П. К. Анохину, 1968)

## ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МЛАДЕНЦА

Периоды и стадии развития человека сведены в табл. 16.1. Рассмотрим на некотором количестве примеров развитие высшей нервной деятельности ребенка. Младенец имеет огромный набор безусловно-рефлекторных систем реакций, или функциональных систем, на основе которых в дальнейшем формируется высшая нервная деятельность ребенка, а затем и взрослого человека.

Таблица 16.1

Стадии и периоды развития ребенка

Период	Стадия	Возраст
Внутриутробное развитие («утробное детство»)	Фаза эмбрионального развития Фаза плацентарного развития	Первые три месяца беременности 3—9 мес беременности



Период	Стадия	Возраст
Новорожденность		До 18—24 дней с момента рождения
Вскармливание грудью	Грудной, или младший ясельный, возраст	До 1 года с момента рождения
Функционируют молочные зубы	Преддошкольный возраст Дошкольный возраст	От 1 года до 4 лет От 4 до 7 лет
Отрочество	Младший школьный возраст	От 7 до 11—12 лет
Половое созревание	Средний школьный возраст	От 11—12 до 13—16 лет
	Старший школьный возраст	От 13—16 до 17—18 лет

### Развитие зрительной системы

Зрение является ведущей сенсорной системой в жизни человека, поэтому за примерами обратимся к развитию именно зрительной системы. Известно, что удаленность предмета характеризуется следующим набором признаков: бинокулярным паралаксом<sup>1</sup>, паралаксом движения<sup>2</sup>, оптическим расширением и изобразительными средствами. Любой из этих признаков может специфицировать удаленность предмета с различной степенью точности. Помните, что на каждой из сетчаток формируется плоское изображение внешнего мира и удаленность не может быть воспринята зрительно, пока зрительной системе не будут доступны хотя бы часть из перечисленных выше признаков.

При исследовании у младенцев восприятия удаленности возникает три вопроса.

1. Воспринимают ли младенцы вообще удаленность или только отдельные переменные, которые лишь специфицируют ее? Например, если им показывают приближающийся предмет, то воспринимают ли они его приближающимся (восприятие удаленности) или же видят его увеличивающимся в размерах (восприятие проксимальных переменных).

2. Когда и каким образом младенцу удастся достичь координации восприятия и действия, необходимого для успешного поведения в пространстве?

<sup>1</sup> *Бинокулярный паралакс* (parallaxic — уклонение) — кажущееся (перспективное) смещение рассматриваемого объекта относительно точки наблюдения.

<sup>2</sup> *Паралакс движения* — кажущееся замедленное перемещение удаленных предметов по сравнению с близкими предметами.

3. Как организм приспособляется к росту собственной моторной и сенсорной систем после установления координации восприятия и действия?

В классическом исследовании Е. Гибсон и Р. Уока (1961) индикатором поведения младенцев в ситуации «зрительного обрыва» было ползание (рис. 16.3). Младенец не переползал на «глубокую» сторону «зрительного обрыва», что может говорить о наличии у него восприятия удаленности. Другим тестом была реакция моргания на приближающийся предмет (рис. 16.4). Первые реакции на приближение регистрируются у младенца в возрасте около 8 недель. Возможно, именно в этом возрасте появляется восприятие удаленности за счет оптического расширения. Однако это заключение было подвергнуто сомнению. Оказалось, что положение на спине располагает младенца к сонливости, а если эту реакцию тестировать при его вертикальном положении, то ее можно получить уже в возрасте 2 недель.



Рис. 16.3. Зрительный обрыв. Младенец ползет к матери по толстому листу стекла. На середине дистанции ребенок встречается со зрительным обрывом

Интересные результаты были получены в экспериментах на младенцах, которым предъявляли только бинокулярный паралакс

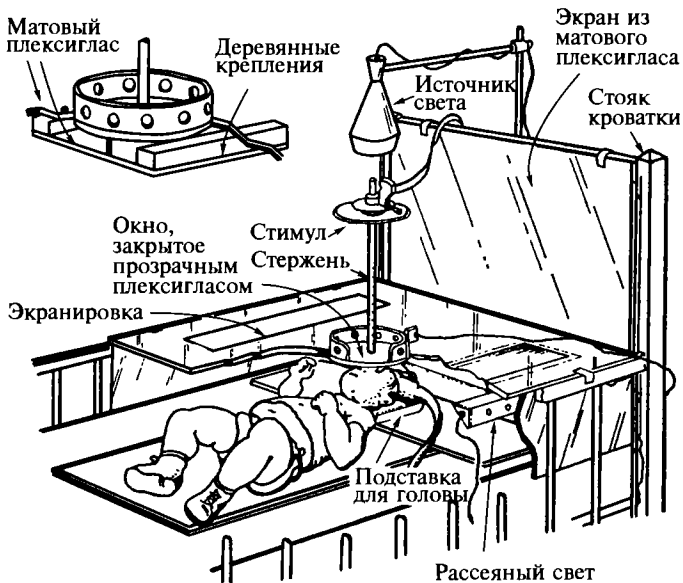


Рис. 16.4. Аппаратура для вызывания реакции моргания младенца

(рис. 16.5). Младенцы в возрасте 1—1,5 недели делали попытки дотянуться до неосязаемого, созданного стереоскопическим эффектом иллюзии объекта, и были удивлены и обеспокоены, не обнаруживая там предмета. Эту реакцию можно наблюдать у ребенка, когда он протягивает ручки в сторону Луны, пытаясь дотянуться до нее. Таким образом, в очень раннем возрасте бинокулярный параллакс уже специфицирует удаленность объектов. Младенец первых недель жизни воспринимает по крайней мере две переменные, которые определяют удаленность объектов: оптический градиент расширения и бинокулярный параллакс.

В возрасте 4—5 месяцев зрение становится доминирующей модальностью. Младенец пытается схватить видимый предмет, и хватательные движения продолжают, даже когда он исчезает из поля зрения. Однако к 6 месяцам все меняется: младенец роняет предмет, если не видит его. Например, стоит накрыть его руку, удерживающую предмет, платком, и он тут же выпускает предмет. Доходит до того, что при схватывании маленького предмета младенец зажимает его в кулачок, теряет из поля зрения и тут же разжимает руку. По-видимому, одно из следствий дифференциации зрения от осязания состоит в том, что младенец перестает судить о присутствии предмета только по тактильным ощущениям. Эта способность восстанавливается в позднем возрасте.

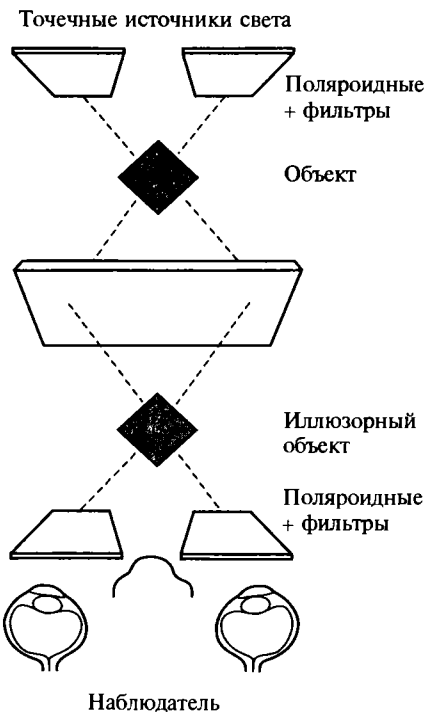


Рис. 16.5. Схематическое изображение устройства для создания мнимых предметов.

Неосязаемый объект может быть создан с помощью теневого ящика, в котором два противоположных образом поляризованных пучка света отбрасывают двойную тень предмета на матовый полупрозрачный экран. Младенец видит двойные тени через очки с поляризующими свет стеклами, которые позволяют видеть каждым глазом только одну тень. Врожденные процессы бинокулярного стереовосприятия объединяют эту монокулярную информацию таким образом, что младенец начинает видеть трехмерный телесный объект, расположенный перед плоскостью экрана

Известно, что взрослые хорошо отличают сам предмет от его изображения на фотографии, рисунке и т. п. Дети также не делают попыток «изъять» изображение с фотографии, а пытаются схватить только те предметы, которые могут быть выделены на основании зрительного паралакса. Однако эта информация необходима, но недостаточна для полноценной реакции. Создается впечатление, что младенец уже способен выделить предмет как некоторый замкнутый объем с границами, определяемыми переменными текстуры и паралаксом. В раннем онтогенезе зрительная оценка осязаемости предшествует тактильной, тогда как им обещим предшествует этап недифференцированной зрительно-тактильной интеграции.

Неспособность учитывать всю предъявляемую информацию — характерная черта восприятия младенца. Например, ребенок в возрасте 6 недель улыбается при виде двух точек на листе бумаги точно так же, как и при виде лица с двумя глазами. Это говорит о том, что вся остальная информация о лице им не учитывается. В течение следующих 3 месяцев для него становятся важными очертания лица, наличие рта, бровей и т. п. Однако вплоть до 3 месяцев и даже позже отдельные признаки (брови, рот и др.) могут быть такими же эффективными, как и лицо в целом. Только с 5—6 месяцев для возникновения улыбки становится существенным само лицо, и младенец охотнее всего начинает улыбаться на лицо матери.

## **Развитие двигательного поведения**

Благоприятным объектом исследования является развитие двигательного поведения ребенка. Известно, что младенцы могут появляться на свет недоношенными (28 недель беременности), переношенными (44 недели беременности) и в нормальный срок, который составляет 40 недель. Возникает вопрос: зависит ли проявление моторного акта от обучения или он зависит только от календарного возраста младенца? Ответ на него может состоять в том, что если данный моторный акт зависит только от обучения, то его формирование должно зависеть от постнатального срока, если нет — то только от календарного возраста младенца.

Одна из важных форм моторного поведения человека — его *улыбка*. У нормально рожденного младенца она появляется в возрасте 6 недель после рождения, т. е. через 46 календарных недель (от момента образования зиготы), и в тот же срок (46 недель) она появляется у недоношенных и переношенных детей. Можно ли сделать вывод, что появление улыбки целиком зависит от созревания мозговых структур? Оказалось, что нет! Наблюдениями было установлено, что влияние окружающей среды начинают сказываться только с возраста 44 недели.



Рис. 16.6. Младенец племени Хопи, привязанный к доске

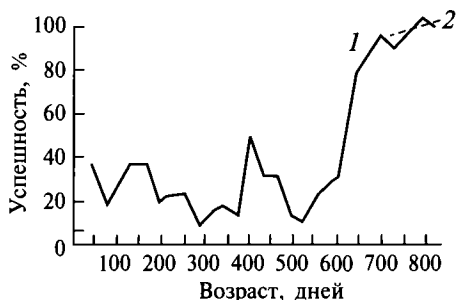


Рис. 16.7. Процент просьб на горшок от общего числа случаев для тренированного (1) и нетренированного (2) близнецов (по Т. Бауэру, 1979)

Интересны наблюдения за *формированием ходьбы* у детей, принадлежащих различным этническим группам (рис. 16.6). Логика этих исследований не отличалась от вышеизложенной, если различия в двигательном поведении связаны только с процессом созревания мозга, они не должны зависеть от этнических особенностей воспитания. Изучали развитие ходьбы у младенцев индейцев культуры Хопи. Индейские женщины, с рассвета до заката работая на полях, приносят своих младенцев с собой и в первые месяцы их жизни привязывают к доске, отвязывая только для того, чтобы поменять пеленки. Этим детей сравнивали с теми, которые воспитывались в традициях европейской культуры, где движения младенцев не ограничивали. Оказалось, что различий между ними практически не было: дети обеих групп начинали ходить без поддержки в среднем в возрасте 15 месяцев.

Известно, сколько усилий тратят молодые родители, чтобы приучить своего ребенка проситься на горшок. Специальные исследования показывают, что эта способность формируется примерно в возрасте 700 дней и мало зависит от усилий, прилагаемых со стороны родителей (рис. 16.7).

Исследования на однояйцовых близнецах (так называемый «близнецовый метод») также указывают, что формирование ряда моторных навыков определяется прежде всего созреванием нервной

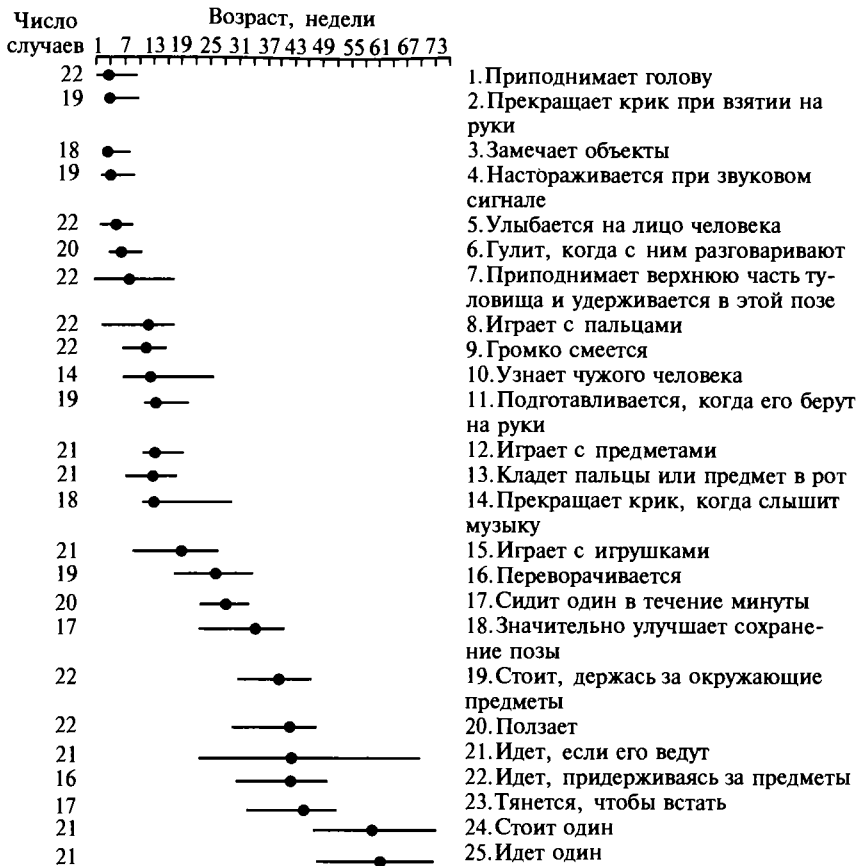


Рис. 16.8. Схема формирования двигательного поведения (по Т. Бауэру, 1979)

системы. На рис. 16.8 показана динамика формирования различных двигательных навыков младенца в зависимости от возраста.

## Развитие речи

Очень интересные данные были получены при исследовании развития речи у глухонемых детей. Известно, что нормальные дети примерно в возрасте 5 месяцев начинают *лепетать*. Эта начальная фаза формирования речи продолжается около 1 месяца. Специальный анализ показал, что детский лепет состоит из самых различных звуков, возможно всех наречий мира. Глухие дети также проходят через эту фазу, у них появляется лепет в те же сроки и они лепечут столько же, сколько нормальные дети, но при этом не слышат собственных звуков. Это может указывать, что на этой ста-

дии нормализации наличие обратной связи (слуха) необязательно. У нормальных детей в возрасте 1 года этот период заканчивается и начинает формироваться *разговорная речь*. Для ее развития необходима слуховая обратная связь, и для закрепления речевых навыков требуется довольно продолжительное время. Например, речь детей, которые оглохли в этот период, постепенно оскудевает и может опуститься до уровня глухих от рождения. Наступление глухоты примерно в 6 лет уже не влияет на развитие речи. Дети, рожденные с ослабленным слухом, нуждаются в слуховом аппарате и, если в этот период не компенсировать ослабленный слух, они становятся глухонемыми. Все приведенные примеры свидетельствуют о том, что новорожденный уже имеет соответствующие функциональные системы. Однако дальнейшее развитие ребенка требует процессов обучения, что с свою очередь приводит к формированию других функциональных систем.

Любопытные исторические примеры приводит в своей книге американский лингвист С. Пинкер (С. Пинкер. Язык как инстинкт. — М.: УРСС, 2004). В XVII—XVIII вв., когда по берегам Атлантики процветала работорговля, на табачных, кофейных и других плантациях работали рабы, говорящие на разных языках. Они не могли выучить язык друг друга, поэтому выработали жаргон «на скорую руку», который получил у лингвистов название «пиджин». Пиджин — это цепочки слов, позаимствованные из языка колонизаторов; он сильно варьирует в отношении порядка слов и имеет минимальное содержание грамматики.

Оказалось, что пиджин может быть преобразован в полноценный язык. Надо лишь оставить наедине с пиджин группу детей в том возрасте, когда они только начинают осваивать родной язык. Для этого детей изолировали от родителей и за ними присматривал рабочий, владеющий пиджин. Дети, не удовлетворенные несвязными цепочками слов, привнесли грамматическую систему туда, где ее раньше не было, где она не существовала. Результатом был качественный и выразительный язык, который получил название «креольский язык». Как считают лингвисты, креольская грамматика во многом является продуктом детского ума, не испорченного примесью сложно организованного языка, заложенного родителями. Оказалось, что креольские языки, возникающие из смеси языков, не имеющие между собой ничего общего, демонстрируют сверхъестественное сходство, возможно, даже одну и ту же базовую грамматику. Эта базовая грамматика проявляется в ошибках детей, совершаемых ими, когда они усваивают более упорядоченные и отшлифованные языки. Лингвист Бикертон по данному поводу пишет, что это напоминает «глубоко залегающий узор, просвечивающий через тонкий слой побелки».

Интересные сведения получены при изучении жестового языка глухонемых. Заблуждение думать, что жестовый язык — это мими-

ка и жесты, изобретенные школьными учителями и психологами. Вот пример из книги С.Пинкера. В Никарагуа до 1970 г. не было школ для глухих. После реформы образования такие школы появились и в них стали обучать глухих понимать обращенную к ним речь по губам. Однако на игровых площадках, в школьном автобусе дети изобрели свою систему, основанную на жестах собственного изобретения. Этот язык скоро закрепился и стал называться никарагуанским жестовым наречием (НЖН). Он стал активно использоваться молодежью 17—25 лет. Собственно НЖН был создан этими же людьми в возрасте около 10 лет. Дети, которые стали пользоваться наречием в возрасте до 4 лет, усовершенствовали этот язык, который пока еще оставался пиджин. В результате речь стала более компактной, более беглой, а жесты более отшлифованными. Новый язык был назван никарагуанским жестовым языком (НЖЯ). Лингвистическое исследование этого языка показало, что он относится к группе креольских языков.

### **Ассимиляция и аккомодация, по Ж.Пиаже**

Взгляды на формирование поведения у детей, близкие к вышеизложенным, развивал известный французский психолог Жан Пиаже (1954). Он считал, что первоначальное становление различных форм поведения осуществляется благодаря процессам *созревания*. Все, что происходит потом, определяется *взаимодействием развивающегося организма с окружающей средой*. Ж.Пиаже выделял два процесса — *ассимиляцию* и *аккомодацию*. *Ассимиляция* определяет круг вещей или событий, к которым применяется определенное поведение ребенка, например, видимый предмет может побудить его потянуться за ним. В терминах этой теории видимый предмет *ассимилируется схемой действия протягивания руки*. По мнению Пиаже, если данному поведению нечего ассимилировать, то оно отмирает. *Аккомодация* — процесс, благодаря которому поведение приспособляется к требованиям ассимилированных с ним предметов или событий. По мнению Пиаже, развитие происходит благодаря взаимодействию процессов ассимиляции и аккомодации. Взаимодействие продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто состояние *равновесия*. Поведение находится в состоянии равновесия лишь тогда, когда ребенок может предвидеть его последствия (например, насколько тяжел предмет, чтобы его удерживать). Ж. Пиаже убежден, что эти правила в какой-то форме существуют в нервной системе ребенка и всякое поведение протекает под их влиянием. Таким образом, он не сводит поведение ребенка к простому ответу на простой раздражитель. Поведение, по Пиаже, — это ассимиляция упорядоченных определенным образом предметов каким-то классом упорядоченных навыков по-



средством правила, соединяющего полученную информацию и ответ.

В качестве примера рассмотрим реакции «дотягивания» и «схватывания» (рис. 16.9). Фактически все элементы обеих реакций можно выделить у эмбриона 14—16 недель беременности. У новорожденного реакция дотягивания появляется на зрительное предъявление предметов. Обычно эта ранняя форма поведения исчезает и появляется вновь в возрасте 4—5 месяцев. Можно предположить, что это определяется процессами созревания нервной системы (например, миелинизацией волокон пирамидного тракта). Такую стадийность можно объяснить, например, тем, что первыми развиваются тормозные связи и только затем — возбуждательные. Но, возможно, она связана с недостатком практики, т. е. обучения. Ребенок должен видеть свои руки — запечатление вида рук ведет к становлению координации «глаз-рука», без которой дальнейшее развитие было бы невозможно (см. также рис. 7.2). Интересно, что реакция прослеживания руки взором в раннем онтогенезе, по-видимому, является врожденной. Например, слепые от рождения дети также прослеживают свои руки. Однако реакции дотягивания и схватывания у нормальных детей должны протекать под контролем зрения, благодаря которому они достигают необходимого уровня совершенствования. По мере взросления ребенок все больше игнорирует перцептивную информацию и полагается на такие источники информации, как память, умозаключения и другие неперцептивные процессы. Другими словами, прослеживается линия в направлении уменьшения зависимости от сенсорной стимуляции и увеличения роли правил, объединяющих перцептивную информацию с информацией из памяти. Поясним это положение на примере из Ж. Пиаже.

*Как складываются у ребенка представления о предмете?* Согласно Пиаже, основные ориентиры развития можно проиллюстриро-

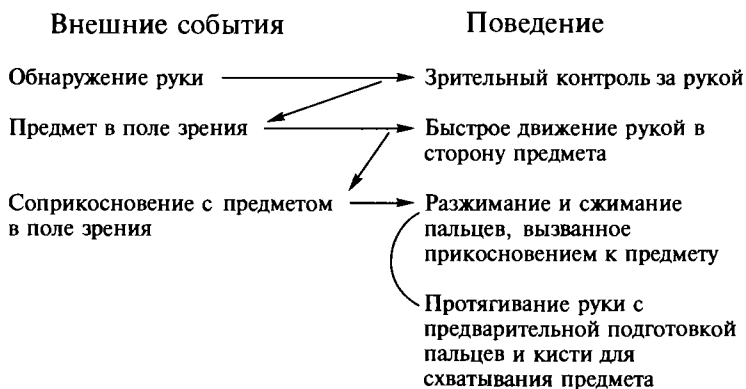


Рис. 16.9. Реакции дотягивания и схватывания у ребенка

вать на примере реакции младенца на исчезающие или спрятанные предметы. Он выделяет *четыре стадии*:

*стадия I* (до 4 мес) — ребенок не следит за предметом, выходящим из его поля зрения;

*стадия II* — ребенок производит следящие движения головы и глаз за предметами, которые выходят из поля зрения;

*стадия III* — ребенок протягивает руку, но если предмет накрыть платком или чашкой, то реакция пропадает; стадия заканчивается, когда младенец начинает доставать предметы из-под платка;

*стадия IV* (до 10—12 мес) — если дать ребенку возможность несколько раз перепрятать предмет под одним платком, а затем у него на глазах перепрятать под другой платок, то он продолжает его искать под первым платком. Это последнее характерно для стадии IV (до 10—12 мес).

Полностью эту задачу младенец успешно решает только в возрасте около 18 месяцев.

## **Развитие условно-рефлекторного поведения**

Несмотря на преобладающую роль врожденного поведения у младенца, уже на 5—7-й день жизни появляются условно-рефлекторные регуляции важнейших вегетативных функций: пищеварения, теплообмена и др. Однако только ко второму месяцу жизни удается получать устойчивые условные реакции. Исследования М. М. Кольцовой (1967) показали, что восприятие предметов у детей 1-го — начала 2-го года жизни происходит в слитной форме. Например, пищевая реакция проявляется лишь на тарелку с кашей у ребенка, посаженного за стол, но каждое из этих событий не вызывает пищевой реакции. В этот период возникают не образы предметов, а обобщенные образы ситуаций. Вычленение отдельных объектов из «образа ситуации» происходит постепенно и неодновременно. Раньше всего вычленяются предметы, имеющие биологическое значение, например, связанные с матерью. В 18—20 месяцев нормальный ребенок дает уже множество адекватных реакций на изолированные предметные раздражители. Вычленение отдельных предметов на данном этапе часто происходит по второстепенным признакам, чаще по тем, которые вызывают сильную ориентировочную реакцию, например по цвету.

## **Развитие второй сигнальной системы**

В конце 2-го — начале 3-го года жизни ребенок начинает выделять детали в объектах. Например, дети 1 года 10 месяцев — 2 лет

**Развитие сигнального значения слова при разных формах подкрепления (среднее число сочетаний) (по М. М. Кольцовой, 1980)**

Показатель	Характер подкрепления			Примечание
	пищевое	игровое	ориентировочное	
Скорость выработки сигнального значения	$8 \pm 3$	$13 \pm 4$	$40 \pm 7$	Спонтанное угашение при ориентировочном подкреплении
Количество неподкрепленных, нужное для угашения	$22 \pm 3$	$15 \pm 5$	$4 \pm 2$	
Количество подкреплений, нужное для восстановления	$3 \pm 1$	$6 \pm 3$	$9 \pm 2$	

уже пытаются сорвать цветок за стебелек, берут крышку сахарницы за «шишечку» и пр. Процесс заметно ускоряется, если с ребенком специально заниматься. Слово в этот период жизни является только компонентом сложного раздражителя. Например, команды «дай ручку», «покажи носик» выполняются ребенком только при наличии ряда других компонентов — голоса, интонации, мимики, жестов и др. Первые условные двигательные реакции детей 10—12 месяцев вырабатываются по сути дела на первосигнальные компоненты речевых воздействий — интонацию, громкость и т. п.

Только на втором году жизни ребенка среди других раздражителей значительную роль начинает играть слово, но оно пока продолжает иметь второстепенное значение по сравнению с непосредственными раздражителями. Схематически отношения непосредственных компонентов (НК) предметов и словесных обозначений этих предметов (СО) можно представить схемой: НК + НК + ... + БП + СО (где БП — безусловно-рефлекторное подкрепление, в качестве которого может действовать ориентировочный рефлекс).

Интересные данные были получены о *процессе вербализации действий ребенка*. При вербализации двигательной реакции включается новое звено — пассивное движение, а также изменяется весь порядок действия раздражителей. На первом месте стоит словесный сигнал (СС), затем пассивное движение (ПД), а за ним действует безусловное подкрепление (БП). Тогда схема вербализации двигательной реакции будет следующей: СС + ПД + БП (табл. 16.2).

### **Развитие обобщений и мышления**

Л. С. Выготский (1934) описал три стадии в развитии обобщения в мышлении ребенка. Для *первой стадии* характерно образование «неоформленного» и «неупорядоченного» множества предме-

тов, значение слов в это время также неопределенно и неустойчиво. На *второй стадии* в мышлении ребенка большую роль начинают играть реально существующие между предметами связи, но мышление носит пока еще конкретно-фактический характер. Только на *третьей стадии* формируются понятия, отличающиеся тем, что в них устанавливается единообразие предметных отношений, возникают родовые понятия, значение слов стабилизируется.

Классик российской физиологии И. М. Сеченов указывал на огромные различия в степени обобщения конкретных явлений словесными символами у детей разного возраста, например: *елка* → → *дерево* → *растение*. Сеченов выделял *четыре степени обобщения (интеграции) словом* у ребенка:

*I степень* — слово заменяет зрительный образ одного определенного предмета (конец 1-го года жизни);

*II степень* — слово заменяет несколько чувственных образов однородных предметов, например, слово «кукла» относится к нескольким предметам, а слово «мама» не только к маме, но и к Мурке с котятами (конец 2-го года жизни);

*III степень* — слово объединяет несколько понятий, имеющих II ступень обобщения (слово «мебель» объединяет столы, стулья, диваны и пр.); слово относится к широкому ряду разнообразных объектов, его сигнальное значение очень широко и значительно удалено от конкретных образов предметов (3 — 3 года 6 мес);

*IV степень* — в слово сведены многие абстракции предыдущего уровня (около 5 лет).

Специальные исследования показали, что процесс обобщения основывается на выделении существенного элемента в ряде объектов, и выделение как существенного именно данного элемента связано с вызовом наиболее сильной ориентировочной реакции. Далее возникает своеобразный процесс, который можно назвать *подкрепляемой генерализацией*, часто приобретающей устойчивый характер.

Подкрепляемая генерализация имеет большое значение в развитии III степени обобщения словом. М. М. Кольцова приводит пример: Ленья И. (3 года 6 мес) изобразил своего дедушку, нарисовав только руки, и объяснил: «Дедушка все умеет». Когда ему показали фото, на котором были изображены руки увеличенного размера, он спросил: «Он тоже все умеет, как деда?». Другими словами, в силу генерализации на этот объект (руки) переносится и словесное обозначение, и связанное с ним представление. При формировании III степени обобщения одновременно идет выработка нескольких систем временных связей на один и тот же объект. Вначале эта выработка происходит параллельно, а затем начинает подчиняться определенным иерархическим отношениям. В результате несколько словесных сигналов объединяются в виде особой формы обобщения словом.

Появление фраз при правильном развитии ребенка происходит в 1 год 8 мес — 1 год 10 мес. По данным лингвистов, первые фразы представляют собой часто повторяемые окружающими людьми фразы: «иди сюда», «дай мне». При этом ребенок не расчленяет их, а использует как единицы собственной речи. С физиологической точки зрения, объединение слов во фразы — одна из форм образования *системности*. В этом большую роль играет *подражание*. Например, Ира (2 года 3 мес) рассказывает придуманную самой сказку: «Жил был Золотой Цветочек. А навстречу ему мужик. «О чем же ты плачешь?» — «А как же мне бедному не плакать?» Легко заметить, что в этой сказке одни словесные шаблоны, заимствованные из разных сказок. Их соединение основано не на смысле, а на том, что один словесный шаблон влечет другой, с которым он ассоциирован. В более старшем возрасте использование словесных стереотипов также является одним из очень важных механизмов речи, но в этом случае они приобретают смысловое значение.

### **Детский рисунок как отражение развития сигнальных систем**

Очень интересные результаты были получены при изучении рисунков детей. В эволюции рисунка четко прослеживается развитие сигнальных систем. Психологи подчеркивают, что рисунок является своего рода рассказом ребенка и по существу не отличается от словесного рассказа. Если продолжить эту аналогию, то в рисунке, как в устной речи, также должны быть перво- и второсигнальные компоненты высшей нервной деятельности. Например, в устной речи в качестве первосигнального компонента выделяют тембр речи, интонацию, мимику говорящего — все то, что обычно не контролируется сознательно.

В рисунке можно выделить то, что обусловлено непосредственным впечатлением ребенка, и то, что является результатом деятельности второй сигнальной системы. Конкретный зрительный образ предмета и его физические свойства (форма, величина, цвет и пр.) воспринимаются и анализируются первой сигнальной системой. До двух лет дети уже могут выделять знакомые предметы, вербализировать их, но пока дают реакции на каждый из них отдельно. Примерно к полутора годам они начинают узнавать предметы на картинках (если с ними заниматься) и делают первые попытки манипулировать с карандашом. Сначала рисунок — это просто клубки линий, тем не менее это действительно рисунок, так как он уместается в пределах листа, на котором «нарисован». На третьем году жизни ребенок начинает рисовать портреты мамы, папы и других близких ему людей в виде так называемых *головоносов* (рис. 16.10). В рисунках детей этого возраста можно часто видеть

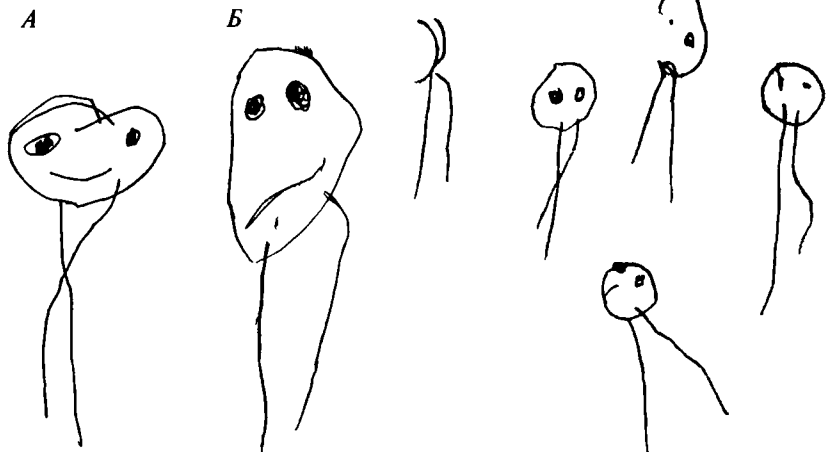


Рис. 16.10. Рисунки детей: «Мама» — Сева Щ., 2 года 2 мес (А), «папа» — Саша Т., 2 года 2 мес (Б) (по М. М. Кольцовой, 1980)

Рис. 16.11. «Мама» — Миша Д., 2 года 3 мес (по М. М. Кольцовой, 1980)

несколько головноглов подряд, но это не группы людей, а один и тот же человек (рис. 16.11). При внимательном отношении взрослых к речи ребенка он начинает выражать понятие о множественности предметов. В это же время в рисунках появляется изображение групп людей.

Отставание в развитии высшей нервной деятельности у детей заметно сказывается на их рисунках (рис. 16.12). На рис. 16.13 сте-

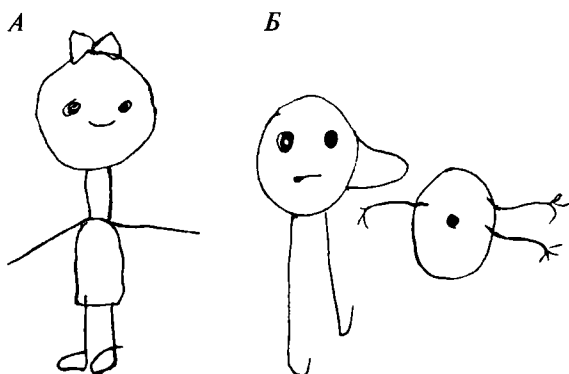


Рис. 16.12. Рисунки правильно развивающегося ребенка (А) и умственно отсталого ребенка (Б):

А — «Это — я» (Катя Щ., 4 года 3 мес); Б — «Девочка» (Рая Н., 6 лет 1 мес)

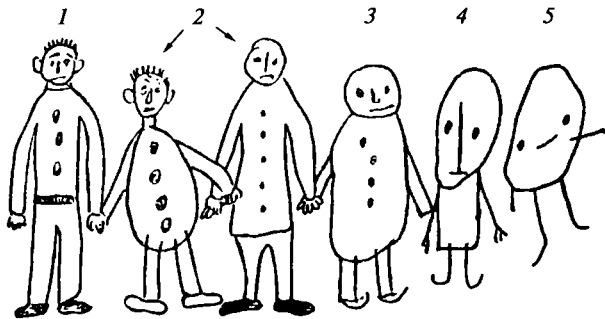


Рис. 16.13. Степени зрелости ребенка (1—5), определяемые в баллах по изображению человеческой фигуры (по М. М. Кольцовой, 1980):

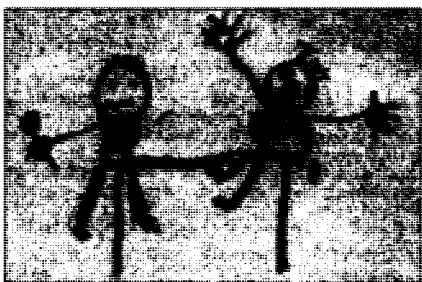
1 — наиболее высокая оценка, 5 — самая низкая

пень зрелости хорошо коррелирует с деталями, которые ребенок изображает при рисовании человеческих фигур.

На четвертом году у ребенка уже появляется много абстрактных понятий: хорошо, плохо, добро—зло и пр. Пример приведен на рис. 16.14.

У детей младшего возраста — до трех лет — функционально преобладает первая сигнальная система. В частности, это проявляется в том, что они являются «утрированными художниками». У детей младшего возраста часто регистрируются *зйдетические* (последовательные) образы, почти достигающие яркости галлюцинаций и по интенсивности мало отличающиеся от ощущений, возникающих при непосредственном воздействии зрительных раздражителей. Так, если ребенку трех-четырёх лет показывать в течение нескольких секунд картинку, затем убрать ее и попросить перечислить наибольшее число деталей, то оказывается, что, выполняя задание,

А



Б



Рис. 16.14. Рисунки четырехлетнего ребенка:

А — «Андрюша хороший, а Саша плохо ведет себя за столом»; Б — «Мальчик злого великана победил»

ребенок переводит взгляд, как бы рассматривая реальную картинку. Длительность последовательных образов достигает 50 с. У детей шести-семи лет эйдети́зм наблюдается в 40 % случаев и его длительность снижается до 30 с. В восемь лет этот феномен отмечается у 14 % детей, а длительность составляет не более 20 с.

По мере развития ребенка вторая сигнальная система приобретает все большее значение. Это выражается в развитии обобщения словом непосредственных сигналов и возможности выработки реакций на них посредством слова. У олигофренов<sup>1</sup> даже старшего возраста (шесть — восемь лет) характер ответных реакций определяется непосредственными компонентами раздражений, как у трех-четырехлетних детей. Для здоровых детей речевое общение является орудием активной ориентировки в социальной среде; благодаря речи формируются правила поведения в той или другой ситуации.

Для исследования образного и категориального мышления ребенка используют ряд тестов:

- рассказ по картинке — оценивается способность ребенка дать общее определение того, что изображено на картинке;
- раскладывание картинок с изображениями предметов по категориям (мебель, растения, животные и пр.);
- отделение картинок, изображающих предметы одной категории, от картинок с предметами другой категории;
- определение продуктивности произвольного и непроизвольного запоминания.

В рисунках трехлетних детей чаще встречались изображения близких ему людей — мамы, папы, а также самого себя. Обычно это были головоноги, но со многими деталями (волосы, уши и пр.). У четырехлетних детей содержание рисунков было более разнообразным: наряду с людьми появились изображения дома, автомашины, самолета и т. п. У детей этого возраста появляется также изображение действия: «Дети гуляют», «Леня пьет чай».

На пятом году как речевые, так и изобразительные реакции детей усложняются и не представляются однотипными. Их можно разделить на две группы. У части детей, как и ранее, преобладают высказывания о конкретных объектах и событиях (30 %) с использованием слов второй (40 %) и третьей (20 %) степеней обобщения (см. выше), теперь применяемых в большинстве случаев правильно. Выразительность интонаций у ребенка сохраняется высокой. У части детей появляется склонность рассказывать сказки, фантазировать, умозаключать (часто неправильно), в их речи регистрируется значительное количество слов третьей и четвертой степеней обобщения, но выразительность интонаций снижается.

---

<sup>1</sup> К олигофрениям относят различные по этиологии и патогенезу случаи врожденного или приобретенного в раннем детстве недоразвития психики, характеризующегося преобладанием дефекта интеллекта.



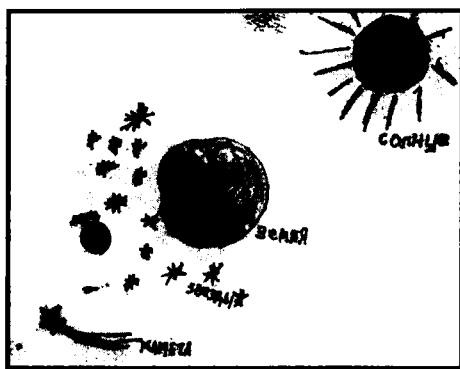


Рис. 16.15. «Космос» — Володя В., 6 лет 5 мес (по М. М. Кольцовой, 1980)

Педагоги, изучавшие рисунки детей, отмечают, что примерно в пятилетнем возрасте происходит разделение детей на «реалистов» и «мечтателей», первые рисуют предметы, а вторые — сюжеты. Начинает формироваться специально человеческий тип высшей нервной деятельности — *мыслительный* и *художественный* (по И. П. Павлову). Преобладание фантастической тематики, по мнению М. М. Кольцовой, говорит о сравнительной слабости первой сигнальной системы. Например, мальчик (6 лет 5 мес) рисует довольно схематично, рисунок беден деталями и поэтому мало выразителен (рис. 16.15). Тем не менее, мальчик развит, с ним много занимаются, он уже читает. Можно сделать вывод, что схематичность рисунка связана с бурным развитием второй сигнальной системы.

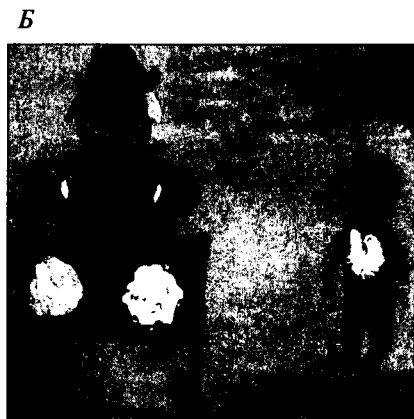


Рис. 16.16. «Рентгеновские» рисунки детей младшего возраста (по М. М. Кольцовой, 1980):

А — «Кильки в банке» — Игорь Т., 6 лет 2 мес; Б — «Мороженое» — Леня Р., 6 лет 2 мес

Рисунки детей художественного типа высшей нервной деятельности характеризуются тенденцией к так называемым «рентгеновским» изображениям предметов — показан не только внешний вид предмета, но и то, что находится внутри (рис. 16.16). Такие рисунки часто встречаются в возрасте трех-четырёх лет, но в шесть-семь лет они отмечаются только у детей художественного склада высшей нервной деятельности.

## **Развитие сигнальных систем у мальчиков и девочек**

Очень интересным и с этой точки зрения представляются различия в функционировании сигнальных систем у мальчиков и девочек. Речевые реакции девочек, как правило, более образны, эмоциональны, носят конкретный характер. Вот высказывания девочек четырех-пяти лет: «Весь котеночек с капельку»; «Мамочка, у тебя глазки как фонарики»; «Зачем ты мне черствую рубашку надеваешь, как сухарь какой»? Мальчики старше четырех лет обычно имеют менее образную речь, они реже используют сравнения, но зато склонны классифицировать предметы и явления, давать определения: «Почему это перекресток? Раз видно в разные стороны, значит это площадь!»; «Пикап, хоть и маленький, а возит грузы, значит грузовик». Например, по-разному выглядят рисунки у девочек и мальчиков на тему «дорога от дома до детского сада» (рис. 16.17). Девочка прежде всего рисует, как она идет с мамой по улице, а мальчик изображает автобус, троллейбус и пр. Все дети много раз видят различные карты и схемы, но рисуют схемы в дошкольном возрасте, как правило, только мальчики.

Художественный тип высшей нервной деятельности и способность к изобразительной деятельности часто могут не совпадать. Например, хорошо рисуют 21 % мальчиков и только 7 % девочек. И. П. Павлов писал, что мышление людей художественного и мыслительного типов одинаково строится на логике, но одни склонны сосредотачиваться на абстракциях, а другие видят за словом реальные явления.

## **Значение положительных эмоций для развития детей**

Дефицит общения ребенка со взрослыми и связанная с этим недостаточность положительных эмоций приводит к преобладанию отрицательных эмоций (в гл. 7 приводились результаты воспитания детенышей мартышек без матерей). Подобные процессы имеют место и у детей, воспитанных с дефицитом положительных эмоций — с ребенком не занимаются, частые побои и т. п. Комиссия ЮНЕСКО по вопросам психического здоровья детей на осно-

А



Б

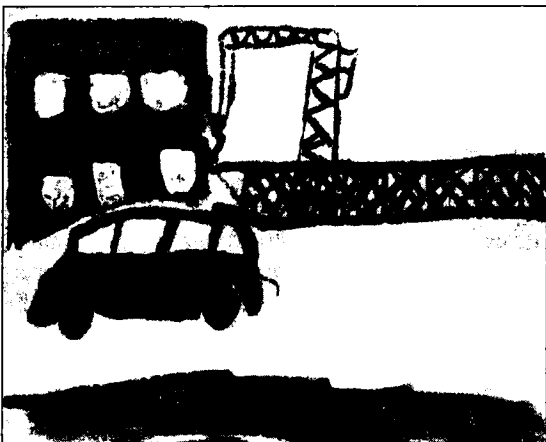


Рис. 16.17. «Я иду в детский сад» (А) — Ира Г., 6 лет 2 мес; «Дорога в детский сад» (Б) — Саша Д., 6 лет (по М.М.Кольцовой, 1980)

вании анализа историй развития несовершеннолетних правонарушителей в ряде стран пришла к заключению, что в подавляющем числе случаев асоциальные формы поведения возникают у тех подростков, которые были лишены в раннем детстве необходимых условий для развития положительных эмоций.

Есть все основания считать, что первые три года жизни являются критическим периодом для развития эмоциональной сферы ребенка. Критическим периодом для развития второй сигнальной системы нужно считать три — пять лет. Однако полноценное развитие второй сигнальной системы может произойти только на базе полноценной первой сигнальной системы.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ВТОРОЙ СИГНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

«Язык» животных. Общение человека и шимпанзе при помощи «языков-посредников». Язык человека. Понятие второй сигнальной системы. Роль слова; структура слова. Значение и смысл слова. Роль слова в организации волевого акта у человека. Области коры, связанные с речью.

### КОММУНИКАЦИЯ И «ЯЗЫК» ЖИВОТНЫХ

Все животные, особенно ведущие общественный образ жизни, могут сигнализировать друг другу о местонахождении пищи, наличии врага и т.д. Разные виды животных, как правило, специализированы по сенсорной модальности. Например, тактильная коммуникация хорошо развита у беспозвоночных. Так общаются между собой слепые термиты, обитающие в подземных ходах и никогда их не покидающие. Часто в качестве сигналов могут выступать химические вещества, и в связи с этим антенны многих насекомых снабжены специальными хеморецепторами. Особенно широко распространены звуковые сигналы, которыми обмениваются между собой многие виды животных. Например, самцы птиц своим пением привлекают самку и одновременно обозначают границы гнездового участка. Зрительные сигналы могут действовать лишь на небольших расстояниях, в пределах видимости. Например, так называемое «зеркальце» в виде небольшого белого пятна под хвостом у косуль и оленей, служит сигнальной меткой, за которой следуют другие члены стада, детеныши. Часто своеобразным предупреждающим сигналом может выступать раскраска животного, так называемая мимикрия. Например, безобидные цветочные мухи мимикрируют своей раскраской под осу и тем самым становятся «опасными» для птиц.

Общественные животные способны передавать не только простые (прямые, конкретные) сигналы, но также *информацию в символической форме*. Австрийский ученый Карл фон Фриш исследовал символический язык так называемого «танца пчел» и был награжден за эту работу в 1973 г. Нобелевской премией. Заслуга Фриша состоит в том, что он впервые стал рассматривать «танцы пчел», которые были известны очень давно, именно как язык. На рис. 17.1

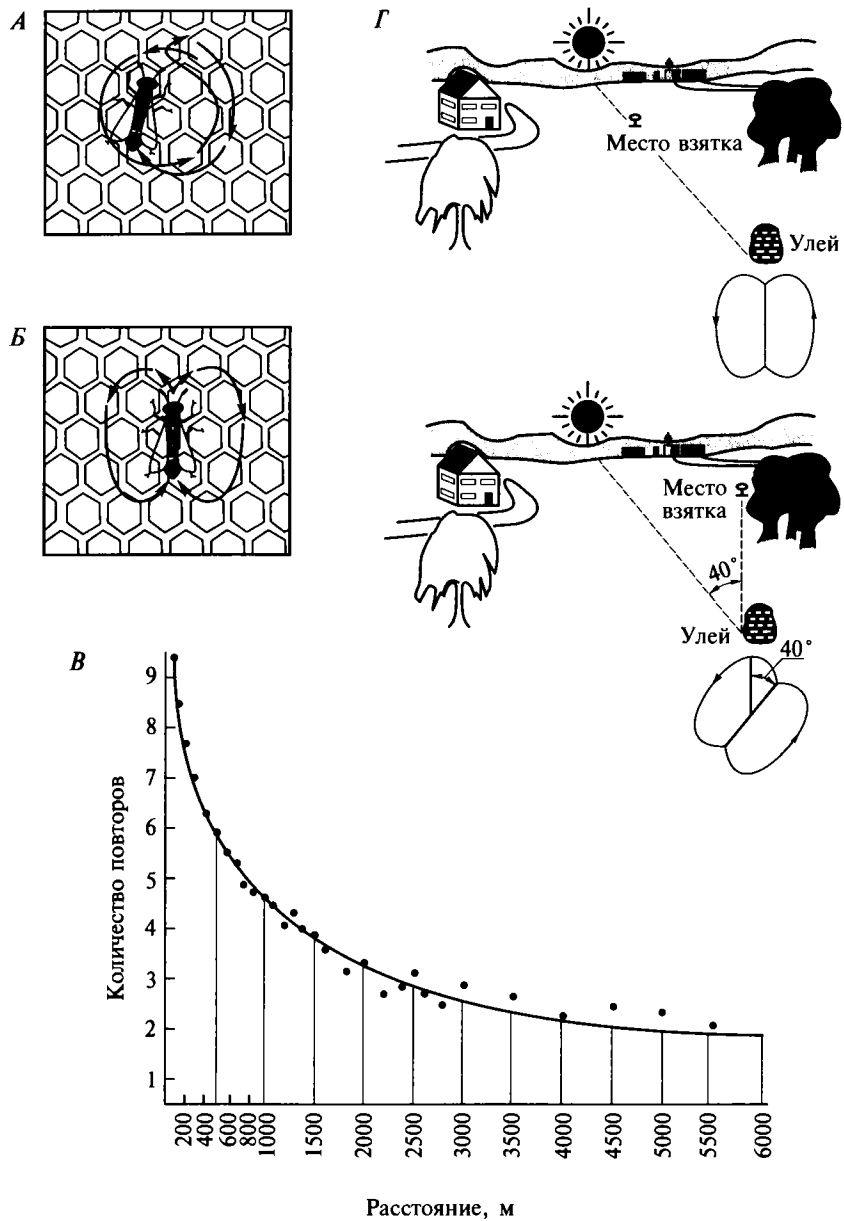


Рис. 17.1. «Танцы пчел»:

*А* — движения пчелы по вертикально стоящей соте; *Б* — график, показывающий, как пчела-разведчица передает информацию о расстоянии до корма; *В* — азимут на солнце соответствует углу между наклоном длинной оси траектории движения (на *А*) и вертикалью; *Г* — определение пчелами направления полета

показан «танец», который выполняется пчелой-разведчицей на вертикально стоящих сотах в улье. Это движение по сотам в виде восьмерки сопровождается интенсивным вилянием брюшка и вибрацией крыльев. Ось восьмерки по отношению к направлению оси гравитации указывает пчелам-сборщицам, которые наблюдают за танцем, азимут на Солнце, т.е. направление полета по отношению к Солнцу, а интенсивность вибраций сигнализирует дальность полета. Простой круговой танец пчелы-разведчицы передает информацию о том, что взяток близок, не дальше 100 м. Нужно сказать, что ученые до сих пор полностью не расшифровали язык пчел. Например, не ясно, как пчела-разведчица может сообщить о том, что взяток за холмом, и дать информацию об оптимальном маршруте.

Особенно большой интерес вызывает «язык» дельфинов и обезьян. Они имеют очень большой головной мозг, и это дает надежду на сходство механизма их языка с языком человека. Американские ученые В. Эванс и Дж. Бастиан (1969) работали с парой дельфинов. В первой части эксперимента обоих дельфинов содержали вместе и вырабатывали инструментальный условный рефлекс, когда светящаяся лампочка начинала мигать, нужно было нажать педаль и получить вознаграждение. Во второй части эксперимента бассейн разгораживали перегородкой, каждый дельфин занимал свою часть бассейна, и они общались между собой только звуками. Лампочка (условный стимул) была видна только одному дельфину, а вознаграждение они получали лишь в случае одновременного нажатия на педаль. Другими словами, дельфин, который видел условный сигнал, должен был передать эту информацию другому дельфину. Дельфины прекрасно справились с этой задачей, что указывает на их способность передавать новую информацию друг другу. Приведенные примеры показывают, что животные успешно могут общаться между собой, но, несмотря на все многообразие, сигналы общения можно свести к 10 категориям (по З.А. Зориной, И.И. Полетаевой, Ж.И. Резниковой, 1999):

- сигналы, предназначенные половым партнерам и возможным половым конкурентам;
- сигналы, которые обеспечивают обмен информацией между родителями и потомством;
- крики тревоги, зачастую воспринимаемые животными разных видов;
- сообщения о наличии пищи;
- сигналы, помогающие поддерживать контакт между общественными животными, например переключки шакалов или крики стайных птиц;
- сигналы-«переключатели», предназначенные подготовить животное к действию последующих сигналов — поза с прижатыми к земле передними лапами предшествует драке-игре у львов и по-

вых, она не встречается в других ситуациях и говорит о том, что все последующие агрессивные действия — это лишь игра;

- сигнал-«намерение», который предшествует совершению какой-либо реакции, например, перед взлетом птица совершает особые движения крыльями;

- сигналы, связанные с выражением агрессии;

- сигналы миролюбия;

- сигналы фрустрации (беспомощности).

В последнее время очень интересные данные были получены при исследовании общения человека с шимпанзе при помощи так называемых «языков-посредников». В качестве таких языков применяли три типа символов — жестовый язык глухонемых Северной Америки, специальные жетоны разной формы, которые можно было на магните прикреплять к вертикально стоящей доске, и так называемые «лексикограммы»: перед животным находилась специальная клавиатура, на которой были нанесены знаки языка (лексикограммы) и, нажимая на клавишу обезьяна видела этот знак на дисплее. Подробно об этих исследованиях можно прочитать в книге З. А. Зориной с соавт. (1999).

Эволюционные пути человека и шимпанзе разошлись примерно 14 млн лет тому назад, но тем не менее это самый близкий сородич человека. Объем мозга шимпанзе составляет около 500 см<sup>3</sup>, т. е. примерно столько же, сколько у австралопитека. Напомним, что австралопитек исчез примерно 1 млн лет тому назад.

Дикие шимпанзе живут группами по 10 и более особей в джунглях и саваннах Западной и Восточной Африки. Их вес достигает веса взрослого человека, а возраст — 50 лет. Питаются главным образом фруктами, но иногда охотятся на теплокровных животных. Сообщество шимпанзе хорошо организовано, у них имеется большое число ритуализированных форм поведения. Общаются шимпанзе между собой с помощью жестов и мимики, тактильных и звуковых сигналов. Это и создает предпосылки для обучения их языку жестов.

В июне 1966 г. американские психологи супруги А. и Б. Гарднеры приобрели молодую самку шимпанзе и начали учить ее «говорить» на *американском языке жестов — амслене*. В амслене каждому слову соответствует определенный жест (рис. 17.2). Первым словом было «еще» (несколько раз свести кисти, чтобы кончики пальцев обеих рук соприкасались друг с другом). Через 5 лет, когда Уошо перевезли из Невады в Оклахомский университет в сопровождении доктора Р. Футса (ассистента Гарднеров), она знала уже 160 слов.

Первые попытки обучения амслену происходили по программе, основанной на методах бихевиоризма, — подкрепляли только правильные жесты. Но оказалось, что таким способом удалось освоить единственный жест — «смешно». Однако вскоре выяснилось, что обучение может идти быстрее, если применить метод «формовки»: брать Уошо за руки и складывать их соответствующим об-

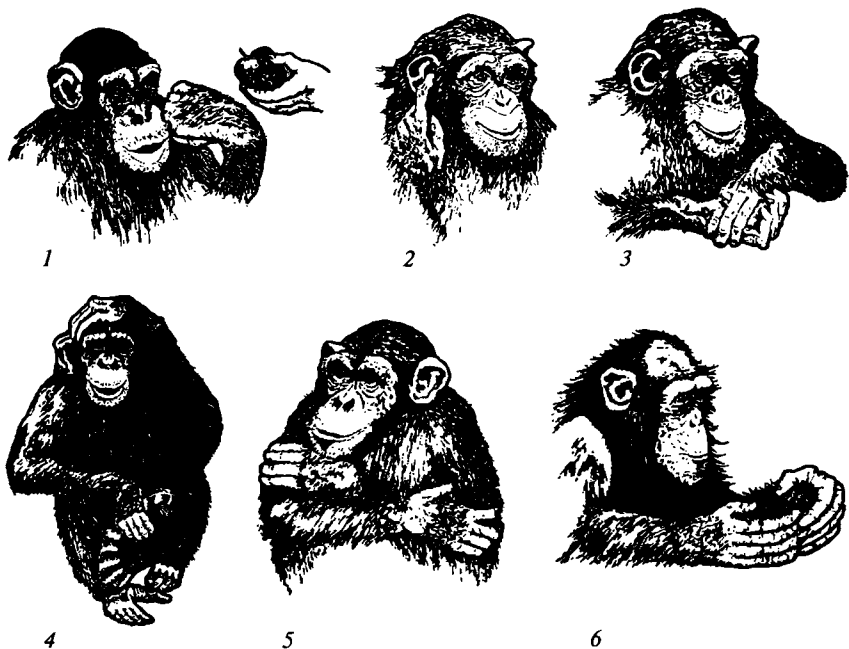


Рис. 17.2. Общение шимпанзе на языке жестов:

1 — «фрукт»; 2 — «слушать»; 3 — «мяч»; 4 — «шляпа»; 5 — «бэби» (ребенок);  
6 — «еще»

разом. Например, левый указательный палец поперек тыльной стороны правой ладони означает «щекотать». Оказалось также, что, начиная с некоторой стадии, уже не требуется пищевое подкрепление. С позиций физиологии, метод формовки основан на принципе обратных связей, которые широко изучались в лаборатории Э.А. Асратяна (см. с. 121).

Когда Уошо выучила 8 знаков, то начала их комбинировать. Она относила знаки не только к конкретным, но и к сходным предметам и ситуациям, т.е. проявляла определенное понимание их смысла. Например, она называла знаком «собака» представителей любых пород, в том числе и на картинках, а также собачий лай. Уошо нередко придумывала и собственные знаки, например изобрела слово для обозначения нагрудника. Вначале Гарднеры использовали для этого знак «полотенце» (палец проводит по губам, имитируя жест вытирания). Однако Уошо самостоятельно для обозначения нагрудника очертила то место на груди, куда он одевается. Интересно, что позже оказалось, что такая символика действительно существует в амслене.

В возрасте между полутора и двумя годами Уошо начала комбинировать отдельные слова и объединять несколько знаков. Например, «ты щекотать я», «открой ключ пища» (когда хотела что-то



достать из холодильника), «открой ключ одеяло» (если нуждалась в одеяле) и др. К концу 3-го года обучения Уошо уверенно знала 85 знаков и регулярно пользовалась при общении с тренером комбинацией из трех слов.

Уошо успешно выдержала экзамен, во время которого она сидела перед ящиком, сотрудник открывал крышку, а Уошо должна была назвать предмет. Обезьяна успешно справилась с экзаменом, более того, она узнавала предметы даже на диапозитивах. Часть экспериментов проводили методом двойного слепого контроля: экспериментатор, который общался с обезьяной, не знал ответа на вопрос, предлагаемый ей другим экспериментатором. Обезьяна должна была назвать предмет, изображенный на слайде, и сообщить это тренеру. Один экспериментатор видел жесты обезьяны, которые он должен был расшифровать, но не видел, какие слайды обезьяне показывали. В этой ситуации Уошо правильно ответила на 92 из 128 вопросов.

Насколько то, чем владеет обезьяна, похоже на язык? Чтобы оценить это, действия Уошо проанализировали в соответствии с критериями, предложенными профессиональными лингвистами. Американский лингвист Ч. Хоккет наделяет язык семью свойствами: двойственностью (или удаленностью), продуктивностью, произвольностью, взаимозаменяемостью, специализацией, перемещаемостью и культурной преемственностью. Признаки языка: «перемещаемость» (запаздывание между восприятием стимула и реакцией может быть большим); отделение эмоциональной реакции от самой информации; возможность обращаться к событиям в прошлом или будущем; настоящий язык — это не только средство общения, но и также инструмент самопознания и исследования; из элементов языка могут составляться совершенно новые сообщения. При общении на амслене Уошо демонстрировала первые 4 признака языка. Возможно, что последний, пятый, признак для Уошо непреодолим.

Свойство перемещаемости языка позволяет человеку выйти за рамки контекста и, таким образом, *отразить окружающий мир в виде символов*. Этот акт требует словаря символических суррогатов для процессов и свойств окружающего мира, относительно которых становятся смещенными сами мыслительные процессы. Ключом для обретения способности создавать план действий стала перемещаемость, которая дала людям возможность «отделять» себя от непосредственных потребностей, т. е. быть менее эмоциональными.

Преимущество владения языком несомненно. Благодаря языку возможна культурная преемственность, накопленные знания могут передаваться из поколения в поколение. Обучение с помощью уже усвоенных символов может устранить значительные опасности, с которыми связано обучение, основанное на непосредственном участии. Недаром в русском языке есть пословица: «Лучше учиться на чужих ошибках, чем на своих».

Исследования языка у шимпанзе показали, что они владеют языком на уровне, примерно соответствующем двухлетнему ребенку. Большая трудность, которая едва ли преодолима, состоит в интерпретации человеком-наблюдателем тех знаков, которые использует обезьяна. Например, Ушо впервые плавала в лодке по озеру вместе с тренером и впервые увидела лебедя. Она просигнализировала: «вода», «птица». Это можно расшифровать просто как констатацию факта наличия воды и птицы, а можно иначе: «лебедь — водяная птица». Как подробно изложено ниже, язык у человека выполняет две тесно связанные функции: мышления и коммуникации. Несомненные способности шимпанзе к языковому общению еще не означают, что их язык полностью подобен языку человека.

## ЯЗЫК ЧЕЛОВЕКА

Для того чтобы не зависеть (абстрагироваться) от постоянно меняющихся условий жизни и нужным образом изменять свое поведение, человеку необходима модель реальности, с которой он мог бы экспериментировать. *Символизация* — это процесс, с помощью которого человек создает модель реальности при помощи символов. Именно это дало возможность человеку приобрести власть над природой.

Понятие второй сигнальной системы было предложено И. П. Павловым уже в последние годы его жизни. Общая направленность этого нововведения в физиологию высшей нервной деятельности состояла в попытке наметить пути *физиологического исследования* наиболее сложных и специализированных форм деятельности человека. Прежде всего это касалось речевых и мыслительных процессов. Человек как объект исследования очень сложен, и его психика во многом существенно отличается от того, что изучает наука о высшей нервной деятельности на животных.

Таким образом, понятие второй сигнальной системы было введено для обозначения особых свойств высшей нервной деятельности, отличающих человека от животных. Оно охватывает совокупность связанных со словом психофизиологических процессов. «Слово» понимается как «*сигнал сигналов*» и «слово считается таким же реальным условным раздражителем, как и все другие, общие у человека и животных».

И. П. Павлов отмечал, что «основные законы, установленные в работе первой сигнальной системы, должны также управлять и второй, потому что это работа все той же нервной системы». Он подчеркивал особую роль слова и называл вторую сигнальную систему «*чрезвычайной прибавкой*». В чем состоит «новый принцип» — об этом И. П. Павлов сказал немного. Прежде всего он назвал отвлечение от конкретных свойств сигналов и обобщение

непосредственных сигналов, осуществляемое в слове. Работа второй сигнальной системы заключается в анализе и синтезе обобщенных речевых сигналов.

Следует обратить внимание на то, что речь является разноэлементным и многозвенным процессом. В нем задействованы различные анализаторы (слуховой, зрительный и в особых случаях — у слепых — тактильный), участвующие в опознании речевых сигналов и функционировании моторных органов, осуществляющих речь. Однако речевая деятельность включает не только восприятие речевых сигналов и произнесение слов. Полноценное речевое общение предполагает понимание речи и возможность ее синтеза для выражения смысла. Смысловое звено речи, по-видимому, наиболее специфично для речевого процесса человека. Смысловое звено речи остается инвариантным для разных случаев речевой деятельности. Например, восприятие речи может быть и слуховым, и зрительным, речевой ответ может быть устным, письменным или тактильным (у слепых), с помощью жестов (у глухонемых).

В психологии интерес к скрытому процессу, связанному с речевой деятельностью, привел к постановке проблемы «внутренней речи». В это понятие ряд авторов вкладывают разный смысл. Например, одни подразумевают «внутреннее говорение», «разговор с собой», что свойственно некоторым людям, особенно в детстве. Другие понимают под этим термином беззвучный двигательный аккомпанемент («базальный компонент речи», по И. П. Павлову), сопровождающий разные виды умственной деятельности. Третьи считают, что внутренняя речь — это особое звено речевого процесса, этап, предшествующий внешне выраженной речи. По-видимому, скрытый этап предшествует внешней (экспрессивной) речи. Лишь на этапе внутренней речи, предваряющей внешнюю речь, может осуществляться постоянно постулируемая философами и психологами неразрывная связь речи и мысли. Это путь, на котором исследователь получит ключ к наиболее интимным процессам человеческого сознания.

## **ИССЛЕДОВАНИЕ ВТОРОЙ СИГНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ**

В настоящее время центральное и периферическое звенья речевого процесса изучаются различными способами. «Входное» звено речи исследуют как процесс восприятия особого вида, моторную реализацию речи — как работу артикуляционной системы. Работа центрального звена речи рассматривается преимущественно по ее результатам. Итог работы центрального «порождающего» речевого механизма изучает лингвистика, а также логика и психология речи. Однако ни одна из этих наук не ставит своей задачей выявление физиологических механизмов, на основе которых осуществляется

формирование или понимание речи. В исследовании второй сигнальной системы человека важен комплексный подход с использованием данных физиологии и других наук, прежде всего психологии и лингвистики.

Слово признается основным компонентом речи в лингвистике. По И. П. Павлову, слово рассматривается как специфический второсигнальный раздражитель. В то же время для человеческой речи характерно употребление не изолированных слов, а специально интегрированных единиц — предложений. Формы организации слов в предложения описываются синтаксисом. Синтаксически организованные слова образуют речь. Использование в речи организованных по правилам синтаксиса словесных сигналов и должно подлежать физиологическому анализу.

Характеристикой слова является его внутренняя структура, описываемая морфологией (один из разделов лингвистики). Так, слово состоит из корней и аффиксов (префиксов, суффиксов, окончаний). Внутренняя структура слов должна найти свое объяснение в физиологической концепции речи — какие физиологические процессы обеспечивают данное явление, какую роль оно играет в целостном речевом процессе, речевой деятельности.

Основной функцией слова является его *обозначающая* роль, т. е. слово обозначает предмет, действие, качество или отношение. В психологии эту функцию вслед за Л. С. Выготским (1934) принято обозначать как *предметную отнесенность*. Слово, как элемент языка человека, всегда обращено вовне, к определенному предмету. Оно обозначает или предмет («портфель», «собака»), или действие («лежит», «бежит»), или качество, свойство («портфель кожаный», «собака злая»), или отношение («портфель лежит на столе», «собака выбежала из леса»), и в зависимости от этого может принимать форму или существительного (тогда оно обычно обозначает предмет), или глагола (действие), или прилагательного (свойство), или связи — предлога, союза (тогда оно обозначает известные отношения). Это один из решающих признаков, который отличает язык человека от «языка» животных.

Благодаря развитию языка мир человека «удваивается». Человек без слова имел дело только с теми вещами, с которыми соприкасался непосредственно. С помощью языка, который обозначает предметы, человек может иметь дело с предметами, которые он непосредственно не воспринимает и которые ранее не входили в состав его собственного опыта. Слово «удваивает» мир и позволяет человеку мысленно оперировать с предметами даже в их отсутствие. Человек может выполнять действия мысленно. Таким образом, из слова у человека рождаются не только *удвоение мира*, но и так называемые *произвольные (волевые) действия*. Наконец, слово дает возможность *передавать опыт* от индивида к индивиду и обеспечивает возможность *усвоения опыта* поколений. В отличие от этого

животное имеет только два пути организации своего поведения: использование наследственного опыта и приобретение новых форм поведения путем личного опыта.

**Слово и смысловое поле.** Слово является не только средством замещения вещи или представления — это и клеточка мышления, потому что важнейшими функциями мышления являются *абстракция* и *обобщение*. Абстрагируя признак и обобщая предмет, слово становится *орудием мышления* и *средством общения*.

Язык считают системой кодов, достаточных для того, чтобы самостоятельно проанализировать предмет и выразить любые его признаки, свойства, отношения. А. Р. Лурия в книге «Язык и сознание» разбирает в качестве примера слово «чернильница». Корень «*черн*» указывает на цвет. Действительно, исходно чернила были всегда черными, что и закрепилось в языке. Суффикс «*ил*» указывает на орудийность, а суффикс «*ниц*» вводит этот предмет в категорию вместилищ. Кроме того, флексии (окончания), не меняя смысла слова, указывают на функциональную роль данного предмета.

Приведенный пример со словом «чернильница» показывает, что слово не только удваивает мир, но является мощным орудием анализа этого мира, передавая общественный опыт в отношении предмета, слово выводит нас за пределы чувственного (личного) опыта, позволяет проникнуть в сферу рационального (типа платоновской идеи).

**Значение и смысл слова.** Под *значением* мы понимаем объективно сложившиеся в ходе истории системы связей, которые стоят за словом (см. ранее пример со словом «чернильница»). Под *смыслом* слова понимают привнесение субъективного для данного человека значения соответственно данному моменту и ситуации. А. Р. Лурия приводит как пример слово «уголь»: для хозяйки — это уголь для самовара, для ученого — углерод, для художника — орудие для рисования.

**Семантические поля и их объективное изучение.** Отдельные слова в долговременной памяти хранятся группами по смыслу, образуя так называемые *семантические поля*. Одним из самых распространенных методов оценки семантических полей является *метод ассоциаций*: испытуемому предлагается некоторое слово, и он отвечает на него любым другим пришедшим ему в голову словом. Ассоциативные ответы никогда не случайны, их можно разделить на две большие группы, которые обозначаются терминами «*внешние*» и «*внутренние*» *ассоциативные связи*. Под «внешними» связями понимают «ассоциации по смежности», например, «дом-крыша», «кошка-мышка», «собака-хвост» и т. п. Под «внутренними» ассоциативными связями понимают те связи, которые вызываются включением слова в определенную категорию («собака-животное», «стул-мебель»). Другими словами, в первом случае всплывают в памяти связи, отражающие сенсорные, наглядно-действенные,

а во втором — связи «категориального» мышления. Наблюдательный читатель, очевидно, заметил, что под «семантическим полем» здесь понимается долговременная память. Действительно, вторая сигнальная система и память человека составляют одно целое.

Многомерные связи слова можно объективно исследовать по проявлению ориентировочной реакции. Для этой цели на одно слово вырабатывается условный рефлекс, затем испытуемому предъявляются другие слова и измеряются амплитуды условных ориентировочных реакций (например, по характеристикам кожно-гальванической реакции). Физиологической основой избирательности речевых связей является закон силы, согласно которому в речевой системе доминируют следы, отражающие понятийную семантическую, а не звуковую основу слова. В то же время звуковые и ситуационные связи находятся в заторможенном состоянии. При особых патологических состояниях коры (тормозных, или фазовых) закон силы теряет свое значение, все речевые связи уравниваются и всплывают с равной вероятностью, и даже заторможенные ранее слова начинают преобладать. Это тормозное (фазовое) состояние коры может быть либо общим, как это наблюдается в просоночном состоянии или дремоте, или регионарным, как при локальной патологии мозга, и тогда нарушение избирательности следов может проявляться лишь в одной определенной сфере.

Слово является не только орудием познания, но и средством регуляции высших психических процессов. Роль слова в организации простейших форм перцептивной деятельности была изучена в психологии особенно тщательно. Например, детально было прослежено влияние речи на восприятие цвета. Известно, что человеческий глаз может воспринимать несколько миллионов цветовых оттенков, тогда как человеческий язык располагает для обозначения цвета относительно небольшим числом слов, неодинаковым у разных народов. Например, в языке северных народов имеется не менее 10—12 слов, обозначающих белый цвет (цвет свежего, пушистого, талого снега и т. д.). Другими словами, обозначение цвета тесно связано с практической деятельностью людей.

**Роль речи в организации произвольного (волевого) акта.** Выдающийся отечественный психолог Л. С. Выготский считал, что в организации произвольного акта у человека существенная роль принадлежит слову. Его вывод был основан на анализе речевого развития ребенка. Мать, сообщая ребенку речевые инструкции («возьми куклу», «подними руку», «где кукла?» и т. п.), перестраивает его внимание, выделяет названную вещь из общего фона и тем самым организует двигательную реакцию ребенка. В этом случае произвольный акт разделен между двумя людьми: двигательный акт ребенка порождается словами матери (в начале второго года жизни ребенка и до двух лет инструкция может запустить движение, но еще не может его остановить), а кончается его собственным дви-

жением. На следующем этапе ребенок овладевает речью и начинает давать речевые приказы самому себе, сначала развернуто — во внешней речи, а затем свернуто — во внутренней речи.

Сущность произвольного акта человека, по мнению Л. С. Выготского и А. Р. Лурия, также имеет свою причину, как и все остальные акты, только причина эта лежит в социальных формах поведения человека. На первом этапе развития ребенок выполняет действие по указанию взрослого, на следующем этапе начинает пользоваться собственной внешней речью, сначала сопровождающей действие, а затем опережающей его. Наконец, в дальнейшем внешняя речь ребенка превращается во внутреннюю речь, которая принимает на себя функцию регуляции поведения.

Регулирующая роль речи, согласно А. Р. Лурия, имеет два аспекта. Для пояснения этого положения он ссылается на мнение выдающегося американского психолога Б. Скиннера (1957), который также выделял два аспекта в человеческой речи: «-*такт*» — от слова «*контакт*» (англ. contact — общение с другими) и «-*манд*» — от «*дема́нд*» (англ. demand — побуждение собеседника к действию). Этим разъяснением Скиннер хотел подчеркнуть, что ребенок применяет слово с двумя целями: для общения и для выражения просьбы или желания.

**Внутренняя речь и ее мозговая организация.** Сначала регуляция поведения ребенка собственной речью требует его развернутой внешней речи, которая постепенно свертывается, превращаясь во внутреннюю речь. Попытаемся дать анализ того, как формируется внутренняя речь ребенка и какова ее структура.

Долгое время «внутреннюю речь» понимали как речь, просто лишенную эффекторного (моторного) конца, но в остальном сохраняющую структуру внешней экспрессивной речи. Ряд психологов (Л. С. Выготский, Ж. Пиаже) описывали внутреннюю речь как «эгоцентрическую речь», ибо она не обращена к другим людям, не коммуникативна, а является как бы речью «для себя». Было показано, что сначала речь ребенка носит развернутый характер, затем у детей более старшего возраста она постепенно сокращается, превращаясь в так называемую «шепотную» речь. В дальнейшем внешняя речь вообще исчезает, остаются только сокращенные движения губ и гортани, по которым можно установить, что эта речь «вросла» внутрь, «интериозировалась» и превратилась в так называемую «внутреннюю речь». При переходе внешней речи во внутреннюю она превращается из развернутой во фрагментарную и свернутую. Все это предполагает, что внутренняя речь имеет другое строение, чем внешняя. Внутренняя речь становится *предикативной речью*, т. е. крайне сжатой — это ее характерная черта. Другими словами, номинативные функции речи (не содержит подлежащего) не используются. А. Р. Лурия приводит пример: «Если я иду на лекцию, чтобы рассказать о функции внутренней речи, то

у меня сокращенный план лекции в виде нескольких пунктов («внутренняя речь», «эгоцентризм», «предикативность» и т.п.), обозначающих, что именно я собираюсь сказать». Этот краткий план и позволяет перейти к развернутому внешнему высказыванию.

При мозговых поражениях, приводящих к афазиям (моторной и сенсорной), предикативная внутренняя речь, а следовательно, и регуляция волевого акта не страдают в такой же степени, как экспрессивная речь. Известно, что понимание сложных логико-грамматических конструкций обеспечивается ниже-теменными и теменно-затылочными областями коры больших полушарий. Именно эти области коры обеспечивают ориентировку в пространстве, превращение последовательной, *сукцессивно* поступающей информации в одновременные, *симультаные* схемы и служат основой для создания сложных, организованных по типу внутреннего пространства симультаных схем, которые лежат в основе операций с логико-грамматическими отношениями. Клинические наблюдения показывают, что при поражении этих областей мозга фонематический слух и понимание отдельных элементов звуковой речи сохраняются, однако смысл слов суживается, нарушается понимание определенных логико-грамматических структур, таких как «брат отца» или «отец брата», «крест под кругом» и «круг под крестом». Однако, как показали исследования, больные при этом не теряют регулирующей функции речи. Они продолжают упорно работать над ликвидацией своих дефектов, и это возможно только потому, что внутренняя речь с ее предикативной смыслообразующей функцией у них в значительной степени сохранилась.

## **ЗНАЧЕНИЕ ЛОБНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ ДЛЯ РЕЧЕВОЙ ФУНКЦИИ**

Решающую роль в регулирующей функции речи играют *фронтальные отделы коры больших полушарий*, состоящие из двух подотделов. Премоторные отделы обеспечивают интеграцию отдельных движений в кинетические мелодии. Их поражение не приводит к параличам, но письмо теряет свою плавность и распадается на цепь отдельных изолированных двигательных актов. Внешняя развернутая речь больного (экспрессивная речь) при поражениях в нижних отделах премоторной коры часто становится обрывистой и в ней сохраняются лишь номинативные элементы (существительные), иногда приобретающие предикативное значение, в то время как специальные предикативные элементы (глаголы) совершенно исчезают из внешней речи. Такой больной, рассказывая о каком-либо событии, в котором он участвовал, пользуется только одними обозначениями. Например, о своем ранении он говорит: «... бой... обстрел... пуля... рана... боль...». Нарушение предика-



тивной стороны внешней речи отражает грубейшее нарушение внутренней речи, которая перестает обеспечивать плавный характер высказывания.

При поражении лобной области мозга у человека нарушаются внутренняя динамика планомерного, организованного, произвольного акта (в целом) и направленная речевая деятельность (в частности). Такой больной без труда выполняет простые действия, он может поздороваться с врачом, ответить на простые вопросы и пр., но не способен осуществить сложные действия с опорой на внутреннюю речь. Целенаправленная деятельность заменяется у таких больных либо подражательными, либо персевераторными (повторяющимися, навязчивыми) действиями. Функция «-манд», регулирующая поведение, о которой говорил Скиннер, у них нарушается, в то время как функция общения «-такт» в известной мере сохраняется. Экспериментальные исследования этих больных показывают, что поражение лобных долей мозга приводит к нарушению именно той формы организованного с помощью собственной внешней или внутренней речи действия, которая, как уже говорилось, складывается у ребенка к 3—4 годам.

Нарушение регулирующей функции речи можно проиллюстрировать следующим примером. Больному врач дает инструкцию: «В ответ на показанный мной кулак Вы должны показать указательный палец и одновременно говорить: «Кулак — значит надо поднять палец». В ответ на показанный мной указательный палец Вы должны поднять кулак и сказать: «Палец — значит надо поднять кулак». Больной правильно вслух повторяет инструкцию, но действие подчиняет не собственной громкой речи, а лишь непосредственному образцу. В наиболее тяжелых случаях удержание речевой инструкции становится недоступно, и больной заменяет ее инертными речевыми стереотипами. Приведенный пример показывает решающую роль лобных областей мозга в обеспечении регулирующей функции речи и тем самым в организации волевого акта.

Как говорилось ранее, исходная схема, или «семантическая запись» в мозге, носит характер свернутого речевого высказывания, которое в дальнейшем должно быть превращено в систему последовательно связанных друг с другом слов. Превращение этой симультанной (одновременной) семантической схемы в сукцессивно (последовательно) развертывающееся, последовательно организованное речевое высказывание осуществляется с помощью внутренней речи, составляющей следующую ступень его формирования. *Внутренняя речь является необходимым этапом подготовки к внешней, развернутой речи.*

Прослеживая стадии формирования выводов из силлогизма<sup>1</sup>, Ж. Пиаже показал, что ребенок 3—4 лет еще совсем не оперирует

<sup>1</sup> Силлогизм — понятие логики, согласно которому, если  $A = B$ ,  $B = C$ , то  $A = C$ .

общими положениями. На втором этапе (5—6 лет) он может уже оперировать случайными признаками, придавая им обобщенное (генерализованное) значение. На третьем этапе (5—6 лет) ребенок начинает выделять существенные черты, и это дает основание для построения правила, основанного на обобщении более высокого уровня, обладающего всеобщностью. Наконец, на четвертом этапе — у ребенка 6—7 лет, это начинает применяться достаточно прочно, и он уже может делать вывод из силлогизма. Таким образом, на примере формирования в онтогенезе операции силлогизма можно видеть переход от наглядного, конкретного мышления к теоретическому вербально-логическому мышлению (см. также гл. 16).

Таким образом, язык располагает системой синтаксических конструкций, которые дают возможность формулировать мысль, выразить суждение. Язык располагает также более сложными образованиями, которые дают основу для теоретического мышления, позволяют человеку выйти за пределы непосредственного опыта и делать выводы отвлеченным вербально-логическим путем. К числу аппаратов логического мышления относятся и те логические структуры, моделью которых является силлогизм.

В заключение остановимся еще на одной проблеме, которая является одной из центральных в современной физиологии высшей нервной деятельности, — *современный человек и окружающий его мир*. Человек относится к отряду приматов, одному из отрядов млекопитающих. Палеонтологические находки позволяют проследить происхождение приматов. Первые звенья этой цепи затерялись в глубине мезозойской эры, в триасе, когда из некоторых тогда живущих видов пресмыкающихся развились первые млекопитающие. В этот период возникли представители насекомоядных, от которых произошли первые формы субприматов и далее потянулась цепочка собственно к приматам (рис. 3.1). Примитивные представители приматов появились в меловом периоде, примерно 68—70 млн лет назад. Сегодня не возникает сомнений, что высшие обезьяны развились где-то в начале палеоген-неогенового периода (скорее всего в эоцене) непосредственно из полуобезьян. В ходе эволюции подотряд *Anthropoidea* разделился на ряд ветвей, одни из которых вымерли в результате узкой специализации, а другие, напротив, успешно развивались и привели к появлению низших обезьян, антропоидов и современных обезьян.

Возникновение отряда приматов сопровождается двумя важнейшими ароморфозами, которые кратко уже обсуждались в Введении, послужившими эволюции в сторону человека. Прежде всего произошло резкое увеличение массы головного мозга. Об этом можно судить по индексу цефализации. Изменилась также герификация мозга: борозды приобретают медио-латеральное направление, в отличие от ростро-каудального во всех других отрядах млекопитающих (рис. 3.2). Особенно ярко это видно на примере появления латеральной борозды (сильвиевой), отделяющей височную долю. Вторым важнейшим ароморфозом можно считать смену в отряде приматов эстрального цикла на менструальный (рис. 3.3). Возможно, что именно это в дальнейшем послужило основой социализации сообщества людей, а возможно, в соответствии с теориями психоанализа, и своеобразным движителем, мотивом в поведении человека.

У высших приматов появляются признаки, свидетельствующие о развитии в сторону человека. Так, древесный образ жизни пер-

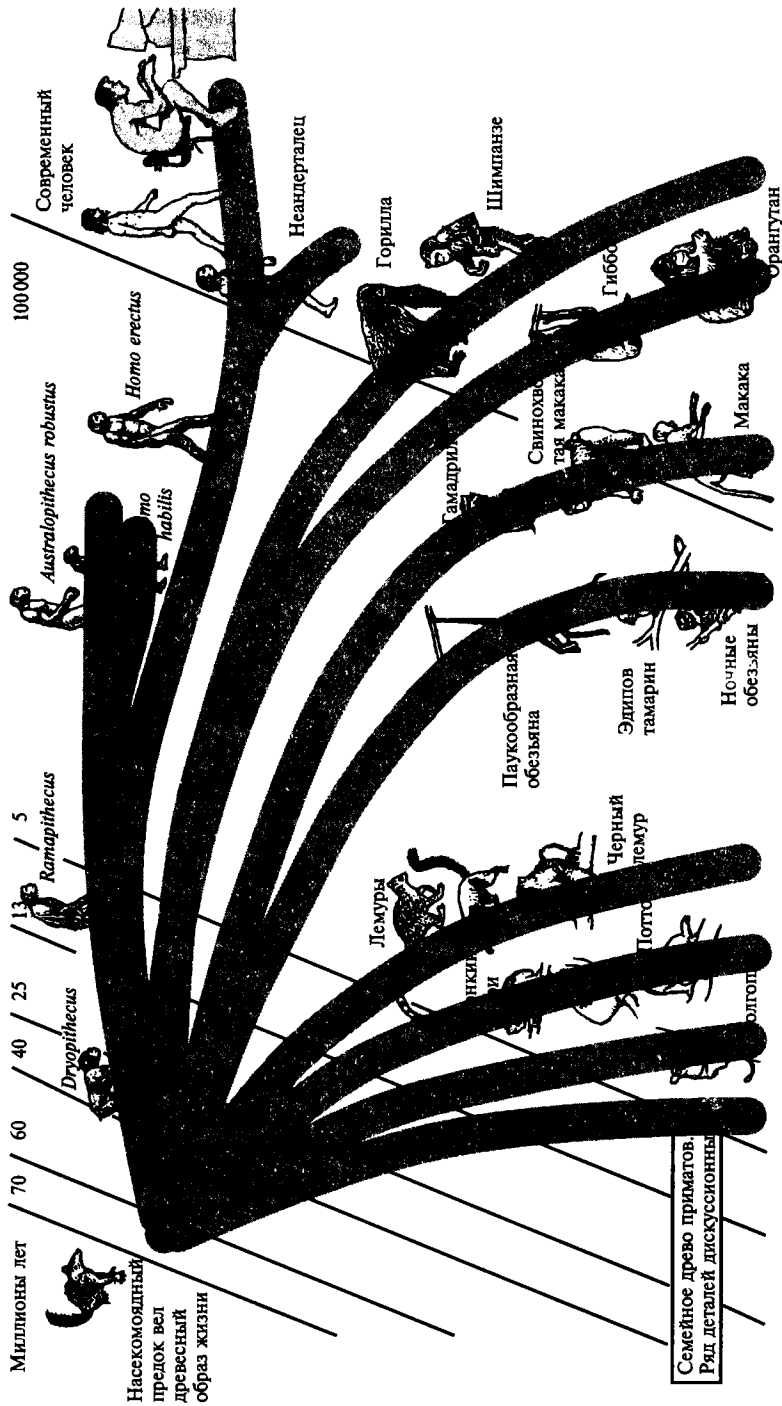
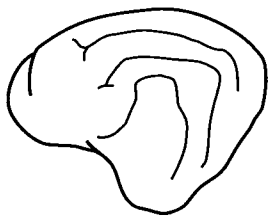
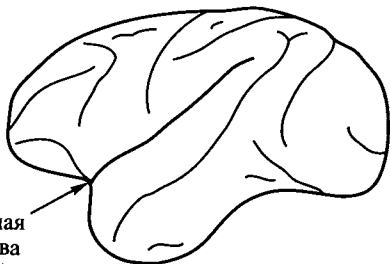


Рис. 3.1. Эволюция приматов

Собака



Макака



Латеральная (сильвиева борозда)

Рис. 3.2. Направление борозд больших полушарий у млекопитающих

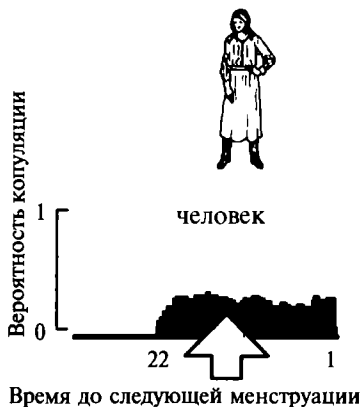
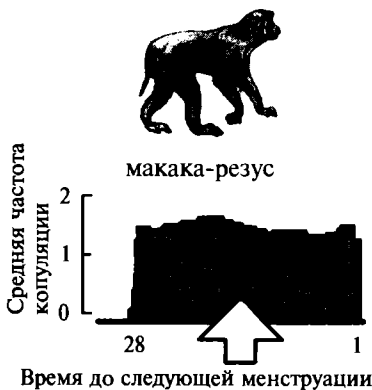
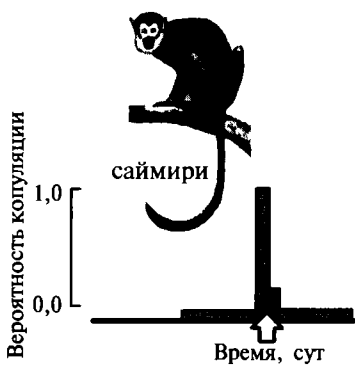
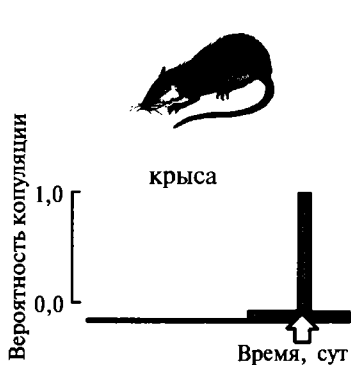


Рис. 3.3. Смена эстрального цикла на менструальный.

Показаны вероятность и частота копуляций в разное время в течение полового цикла у крысы, саймири, макаки-резуса и человека. Стрелкой отмечен день овуляции

вых приматов привел к изменению строения тела. Новое строение суставов обеспечило такие движения, как пронация и супинация. Изменение строения черепа привело к тому, что глаза сместились к переносице и оказались на одной горизонтальной линии. Это сделало возможным стереоскопическое зрение, и зрение стало ведущим в образе жизни этих существ. Появилась мимическая мускулатура.

У неандертальцев, предшественников современного человека, возникло такое абстрактное понятие, как «загробная жизнь». Они заботились, по-видимому, о стариках и калеках, пытались воздействовать на свою судьбу с помощью магических ритуалов. Они хоронили своих умерших. Первые сознательные захоронения производились уже в среднем палеолите. Только человек способен предвидеть смерть заранее, признавая ее неизбежность, страшаясь ее, не желая смириться с ней, призывая на помощь веру в загробную жизнь. Погребение мертвых, в частности, является выражением этой веры. Широко известны захоронения в Ле-Мустье и Ла-Ферасси во Франции, Киик-Коба в Крыму, в пещере Тешик-Таш в южном Узбекистане и др. Сознательный характер захоронений не оставляет сомнений: скелеты в позе эмбриона лежат в чашевидном углублении, выдолбленном в скале, их, как правило, сопровождает прижизненное имущество. Все говорит о том, что неандертальский человек имел определенные представления о загробной жизни. Много свидетельств тому, что неандертальцы были великолепными охотниками и мастерами по обработке кожи, они умели сооружать довольно сложные жилища, а их захоронения доказывают наличие развитой общественной жизни и системы культово-религиозных представлений. Из отложений позднего палеолита известны погребения с довольно сложным погребальным ритуалом.

Многочисленные находки скелетов позволили получить некоторые представления о состоянии здоровья наших предков. Их средний возраст едва достигал 30 лет, только в исключительных случаях они доживали до 50 лет (впрочем, величина среднего возраста сохранилась на этом уровне вплоть до Средневековья). Они делали первые робкие шаги в области искусства и символических обозначений. Создается впечатление, что это были первые люди, демонстрировавшие полную гамму тех особенностей поведения, которые принято считать слагаемыми современного человека. Безусловно, все находки свидетельствуют о появлении разума, однако деятельность этого разума была в значительной мере сведена к заботам о сохранении существования и размножении.

Науке точно неизвестно, когда началось преобразование неандертальцев в современного человека (рис. 3.4). Может быть, индивиды с современными физическими чертами появились в неандертальских популяциях уже 50, а то и все 60 тыс. лет назад. Но когда бы и где бы ни начался этот эволюционный переход, он,

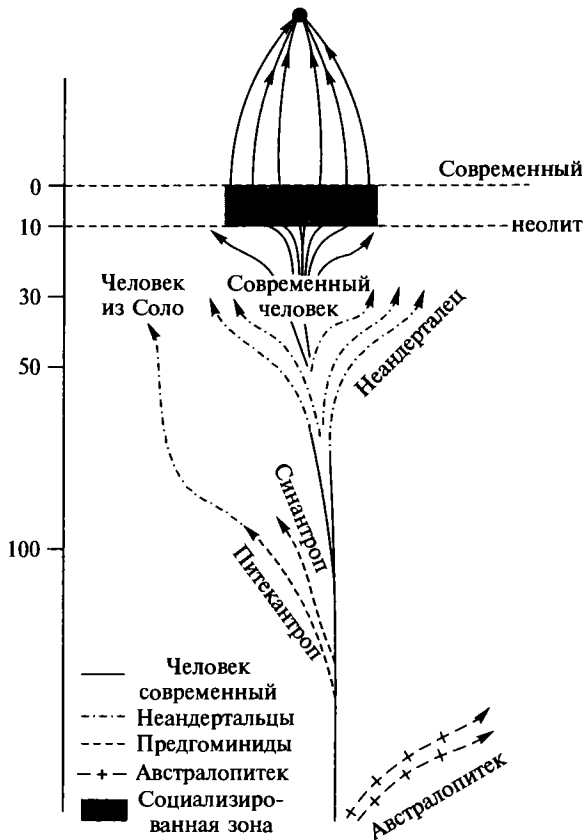


Рис. 3.4. Эволюционное дерево человека (по Т. Шардену, 1976)

вероятно, захватил почти все человечество. От побережья Берингова пролива до экваториальной Африки люди образовывали единое гигантское генетическое сообщество, своего рода «смесительный чан», в котором благодаря бракам между соседними группами охотников-собирателей все время шел обмен физическими и поведенческими чертами. Поскольку система таких браков к тому времени, по-видимому, давно уже установилась, эволюционный сдвиг в одном месте рано или поздно проявлялся во всем сообществе, и огромная раздробленная масса человечества поднималась к современности как единое целое. Примерно 30 тыс. лет назад изменения в основном завершились, и Землю уже населяли люди, которые выглядели, как мы с вами. Теперь они объединялись в заметно бóльшие группы, чем когда-либо прежде. Культуры разветвлялись вновь и вновь по бесчисленным разнообразным тропам. Успешные нововведения в способах обработки орудий, в искусстве и зачатках символики порождали дальнейшие нововведения,

так что культурные изменения все больше ускорялись. До полного статуса *человека современного* первобытным людям не хватало совсем немногого. Их методы изготовления орудий завершают очень давнюю традицию обработки отщепов, а его охотничье-собираТЕЛЬСКИЙ образ жизни не слишком отличается от того, который вели люди сотни тысяч лет назад.

Новые пришельцы приносят с собой искусство, еще натуралистическое, но удивительно совершенное (рис. 3.5). Благодаря языку этого искусства мы теперь можем проникнуть в сознание исчезнувших существ — удивительная духовная близость, вплоть до деталей! Самые древние изображения, выгравированные или нарисованные на плитах известняка, появились около 30 тыс. лет назад (ориньяк). Самые древние наскальные фигуры появились 25—20 тыс. лет назад. Безупречное техническое мастерство отмечено в находках, древность которых 20—15 тыс. лет. Очень давно, 15—11 тыс. лет назад уже существовал реализм очень совершенных форм (мадлен). Около 10 тыс. лет назад украшение пещер прекращается, остаются только образцы прикладного искусства. Конечно, развитие изобразительного искусства было возможно лишь потому, что возникавшие в сознании людей образы действительности представляли собой мощные средства объединения их эмоций в совместной, жизненно важной для коллектива трудовой деятельности. Искусство всегда было одной из форм общественного сознания.

Период времени, в течение которого человек, непрерывно развиваясь, жил на уровне охотника и собирателя, составляет примерно 99 % от общей продолжительности человеческой истории. Другими словами, этот период был несравненно более длительным, чем все последующие эпохи, вместе взятые, когда человек стал разводить домашних животных, заниматься сельским хозяйством, когда был открыт металл, начали сменяться социальные формации, появились науки.

Что благоприятствовало эволюции человека? У животных взаимодействие эволюционных ветвей ограничивается соревнованием,

Рис. 3.5. Пример палеолитического искусства (по Я. Елинек. Большой иллюстрированный атлас первобытного человека. Прага, 1982).

Рельеф отдыхающей женщины из пещеры Ла-Мадлен (Франция): законы перспективы соблюдены, общее решение поражает своей «современностью»





и при случае — устранением. Ч. Дарвин назвал это «борьбой за выживание». Некоторые исключения составляют «симбиозные» ассоциации у низших организмов или порабощение одной группы другой, например у социализированных насекомых (муравьи, термиты). У человека физическое устранение скорее является исключением — какими бы жестокими ни были завоеватели, они всегда ассимилируют.

Вид *Homo sapiens* возник примерно 30—50 тыс. лет назад. За это время сменилось примерно около двух тысяч поколений. Образ жизни людей привел к тому, что практически перестали действовать биологические факторы естественного отбора (температура, пищевые и водные ресурсы и многие другие). Другими словами, генофонд популяций человека современного практически не изменяется. Вместе с тем огромную роль стала играть социальная среда.

По-видимому, вследствие достаточно случайной конфигурации (географической) одни районы на Земле становятся более благоприятными. В результате выделилось пять таких районов: Центральная Америка с цивилизацией майя; бассейн Желтой реки с китайской цивилизацией; долины Ганга и Инда с цивилизацией Индии, Нил и Месопотамия с Египтом и Шумером. Эти очаги появились (за исключением двух первых, гораздо более поздних), по-видимому, почти в одну эпоху. Но они в значительной степени развивались независимо, и каждый из них слепо стремился распространить и расширить свое влияние. Фактически эта борьба за влияние быстро локализовалась. Очаг майя и полинезийский очаг оказались, по-видимому, слишком изолированными и вскоре потухли. В это время в долине Тигра и Евфрата, на берегах Средиземного моря вследствие исключительно сочетания местоположения и географических условий в течение нескольких тысячелетий произошло благоприятное смешение отдельных племен, благодаря которому, не теряя своей подъемной силы, разум сумел обратиться к фактам, а религия совместиться с действием, как пишет известный французский антрополог Теяр д'Шарден. Возникли Месопотамия, которую сменили Египет, Эллада, вскоре Рим, и над всем этим — таинственный «иудо-христианский» фермент: в виде христианства он дал Европе ее современную духовную форму.

Человек христианской цивилизации стал создавать для себя картину универсума: сначала в виде мифов (в теогониях и космогониях, где человеку отведено определенное место), затем калейдоскопа божественных деяний, движущих политическими судьбами мира (видение истории пророками), еще позже — данного в откровении целостного понимания истории, от сотворения мира и грехопадения человека до конца света и Страшного Суда.

С момента, когда человек начинает опираться на эмпирические данные, добываемые еще очень примитивной наукой (натурфило-

софией), принципиально изменяется его историческое сознание. Первые попытки проявляются уже в легендах о возникновении культуры из мира природы, распространившихся повсюду — от Китая до стран Запада. Сегодня реальный горизонт истории необычайно расширился. Библейское ограничение во времени — 6000-летнее существование мира — устранено. Исследователи ищут в прошлом следы исторических событий, документы и памятники былых времен.

Таким образом, мы видим два фактора: один — стечение определенных обстоятельств (возникновение мировых цивилизаций) и второй — механизмы головного мозга, которые позволяют человеку не только выживать, но проделать путь от пещерного образа жизни к современной цивилизации, и все это за сравнительно короткий исторический срок. Какие же механизмы головного мозга предопределили проделанный человеком путь? Все они уже подробно обсуждались в отдельных главах, и наша задача кратко еще раз их перечислить.

Увеличение относительных размеров головного мозга можно поставить на первое место. При этом преимущественное увеличение размеров происходит за счет особенно большого увеличения больших полушарий. Эволюционно самая молодая часть больших полушарий — кора больших полушарий (или плащ) занимает значительно бóльшую площадь в сравнении с аналогичной структурой головного мозга других млекопитающих. Вследствие резкого возрастания площади коры больших полушарий, который произошел как ароморфоз в семействе приматов, мы видим изменение характера герификации. Резко увеличившуюся поверхность коры нужно уместить в ограниченном объеме черепной коробки и, по видимому, как следствие этого направление борозд изменяется с ростокаудального на медиолатеральное. В мозге человека это особенно ярко видно по латеральной (силвиевой) борозде, отделяющей височную долю от остальной части больших полушарий. Только в отряде приматов окончательно устанавливается разделение коры больших полушарий на пять областей: лобную, теменную, височную, затылочную и лимбическую. При этом увеличение площади коры больших полушарий связано, прежде всего, с увеличением площади так называемых *ассоциативных полей*. Современной неврологии хорошо известно, что нарушения в ассоциативных полях коры больших полушарий предопределяют нарушения в реализации важнейших психических функций, присущих только человеку — языка, мышления, воображения и ряда других.

С позиций нейробиологии резкое увеличение площади коры больших полушарий, возможно, связано с увеличением количества модулей мозга. Поясним это важное понятие. С ним мы уже встречались в гл. 14. Дискретным морфологическим элементом коры является модуль, который, например в зрительной коре, называют колонкой. Эти модули, как становится все более очевидно из

современных исследований, устрически аналогично у животных самого разного уровня филогенетического развития. Заманчивым выглядит предположение, что увеличение количества подобных модулей приводит к качественному скачку, благодаря которому мозг даже человекоподобных обезьян не может сравниться с мозгом современного человека.

Другая ярко выраженная особенность больших полушарий мозга человека — функциональная асимметрия. В Природе широко распространено явление симметрии. Более того, эволюция живых существ идет от лучевой симметрии по пути выделения роstralного и каудального концов тела, спинной и брюшной стороны, правой и левой сторон (билатеральная симметрия). Открытие асимметрии полушарий головного мозга человека в середине XIX — начале XX столетий (зоны Брока-Вернике, синдром Балинта) в наше время породило огромное количество исследований. В результате этих исследований становится все более очевидным, что такие чисто человеческие свойства психики, как наличие языка и основанные на языке мышление и память, являются производными асимметрии больших полушарий.

Полушария, по образному выражению А. Р. Лурия, создают две копии внешнего мира. В левом полушарии (у правшей) создается логическая копия при помощи словесного описания, в правом полушарии — образная. Преимущества такого разделения состоят в том, что человек может мысленно оперировать с этими копиями, не обращаясь к реальным вещам и событиям.

Клинические исследования все более четко указывают на существование индивидуального времени. «Стрела времени», обращенная назад, в прошлое, позволяет человеку обращаться к своему индивидуальному или историческому опыту; «стрела времени», направленная вперед, позволяет человеку планировать и осуществлять свою деятельность в будущем. У животных в этом смысле нет своего «прошлого» и «будущего», у них есть только настоящее, т. е. они оперируют только реальными предметами, в настоящем времени. В основе этого лежит «первая сигнальная система» (по И. П. Павлову).

Изменяется роль эмоций в поведении человека. У животных эмоции играют, до некоторой степени, вспомогательную роль. Заклучая собой триаду «потребность — мотивация — эмоция», эмоция выполняет роль своеобразной «валюты» (по Симонову) головного мозга, являясь универсальным измерителем биологической ценности поведения и последовавшего подкрепления (положительного — например, пища, или отрицательного — наказание). У человека эмоция приобретает самостоятельную ценность, она может выступать в самостоятельной роли переключателя поведения. Как карикатура на эту роль выглядит поведение наркомана: вся его деятельность направлена на получение положительной сверхэмоции, даже с риском для жизни.

Психические функции современного человека являются продуктом социальной среды, которая произведена самим же человеком. Социальная эволюция человека по своим немислимым темпам ни в какое сравнение не идет с биологической эволюцией. На путях социальной эволюции человек совершил гениальное изобретение: он создал внешний знак самой важной психической функции — языка. Язык — это символное обозначение предметов и событий внешнего мира. С этого момента психические функции человека развиваются как неотъемлемая часть его социума. На примере языка особенно выпукло видно, что внешний знак играет несколько важнейших ролей. С одной стороны, с опорой на него разворачивается сама языковая функция, и в этом смысле она имеет «экстракортикальную локализацию» (по Л. С. Выготскому). Для того чтобы запомнить, надо не только записать, но и повторить, а лучше создать еще дополнительные внешние знаки, даже очень примитивные, например завязать на платке «узелок на память».

Человек за период своей социальной эволюции создал огромное разнообразие внешних знаков. Все это составило то, что мы обозначаем как культуру. Культура совсем незначительно связана с биологическими необходимыми продуктами — пищей, водой, одеждой и пр. Более того, мы наблюдаем, как с внедрением компьютера, «всемирной паутины», окружающий мир человека становится все более виртуальным, и основным его содержанием становятся не физические объекты, а знания. Удивительно предвидя такую ситуацию, В. И. Вернадский в самом начале XX столетия предложил называть это явление «сферой знания» (ноосферой).

С другой стороны, опора на этот внешний знак позволяет осуществлять содружественную активность даже очень далеко отстоящих друг от друга областей коры больших полушарий. Например, при чтении содружественно работают зрительная и слуховая, а также глазодвигательная системы.

Человек — это существо с самым длительным периодом детства среди млекопитающих. Эта тенденция — увеличение времени детства — наблюдается у всех высших позвоночных животных, но у человека оно составляет гигантский срок — около двух десятков лет. Если прибавить сюда и обучение будущей профессии, то этот срок будет еще длиннее. На этом длинном пути детства современная наука ясно различает чувствительные периоды для формирования определенных психических функций. Недостаток по той или иной причине специфических воздействий и сигналов в эти чувствительные периоды приводит к серьезному нарушению самой функции, которое не удастся компенсировать в последующие периоды жизни индивида. Учитывая то, что новорожденный имеет массу головного мозга, составляющую только четверть от массы взрослого мозга, а пролиферация нейронов к этому периоду уже в основном закончилась, то отсюда следует, что развитие мозга

происходит за счет создания необходимых связей в развивающемся мозге.

Таким образом, современный человек, будучи продуктом биологической эволюции, в настоящее время вступил на неизведанный путь *социальной эволюции*. Это самое начало пути. Напомним, что 99 % своей истории современный человек провел как животное!

Известный западный философ К. Ясперс пишет, что в основе схемы лежит уверенность, что человечество имеет единые истоки и общую цель. Они сейчас нам неизвестны, считает Ясперс, во всяком случае, в виде достоверного знания. Они ощутимы лишь в мерцании многозначных символов. Наше существование ограничено ими. В философском осмыслении мы пытаемся приблизиться к тому и другому, к истокам и к цели.

Согласно библейской легенде, грехопадение «первого человека» открыло нам путь в сферу гармоничного созвучия душ, в царство вечных духов, где мы созерцаем друг друга в любви и безграничном понимании. Но следует признать, что это символы, а не реальности. Попытаемся наметить такую схему, пишет Ясперс, где структура мировой истории будет отражена с наибольшей полнотой и с сохранением ее безусловного единства.

На Западе философия возникла на основе христианского верования. Ежедневным подтверждением христианской структуры мировой истории служит наше летоисчисление. Между тем христианская вера — это только одна вера, а не вера всего человечества. Недостаток ее в том, что подобное понимание мировой истории представляется убедительным лишь верующему христианину.

Ось мировой истории, если она вообще существует, может быть обнаружена только *эмпирически*, как факт, значимый для всех людей, в том числе и для христиан. Эту ось следует искать там, где возникли предпосылки, позволившие человеку стать таким, каков он есть; где с поразительной плодотворностью шло такое формирование человеческого бытия, которое, независимо от определенного религиозного содержания, могло стать настолько убедительным (если не своей эмпирической неопровержимостью, то, во всяком случае, некоей эмпирической основой для Запада, для Азии, для всех людей вообще), что тем самым для всех народов были найдены общие рамки понимания их исторической значимости. Ось мировой истории следует отнести, по Ясперсу, по-видимому, ко времени около 500 лет до н. э., к тому духовному процессу, который шел между 800 и 200 гг. до н. э. Тогда произошел самый резкий поворот в истории — появился человек такого типа, какой сохранился и по сей день. Это время, по Ясперсу<sup>1</sup>, и следует называть *осевым временем*.

<sup>1</sup> Ясперс К. Смысл и назначение истории: пер. с англ. — М.: Республика, 1994.

## МЕТОДЫ СОВРЕМЕННОЙ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Современные методы исследования физиологических механизмов поведения чрезвычайно многообразны. Остановимся кратко только на тех методах, которые наиболее распространены в лабораториях мира. Эти методы возникли не на пустом месте — одни из них имеют уже многовековую историю, другие стали возможными только в век современных вычислительных средств. В данном разделе будут освещены следующие методы:

- Лабораторные исследования поведенческих реакций.
- Прижизненные методы исследования функций головного мозга:
  - 1) исследование ритмов электроэнцефалограммы и вызванных потенциалов головного мозга;
  - 2) методы томографии;
  - 3) микроэлектродные методы исследования функций отдельных нейронов.
- Современные методы клеточной морфологии.
- Нейрогенетические методы исследования мозга.

Мы не ставили своей целью описать здесь все применяемые методы, а скорее стремились показать современные возможности исследования головного мозга.

### ЛАБОРАТОРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ

**Методы классической физиологии высшей нервной деятельности.** Классической методикой, при помощи которой в лабораториях И. П. Павлова были установлены основные законы высшей нервной деятельности, была методика выработки *условных слюноотделительных рефлексов у собаки*.

Подготовка собаки к опытам заключалась в операции выведения наружу протоков слюнных желез (околоушной или подчелюстной) (рис. П.1). Операция была разработана в лаборатории И. П. Павлова доктором Д. Глинским. Выведение протока делалось для того, чтобы можно было точно контролировать (оценивать количественно) рефлексы слюноотделения, которые служи-

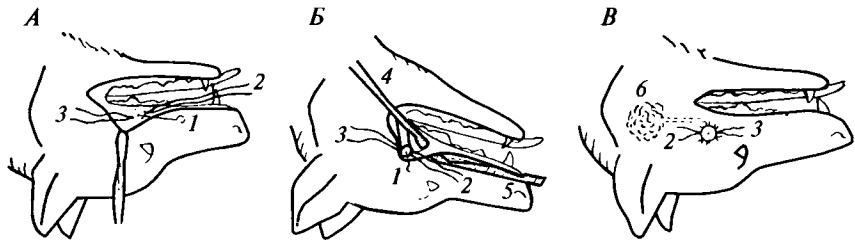


Рис. П.1. Схема выведения протока околоушной слюнной железы (показано положение головы при операции):

*А* — начало операции; *Б* — прорезание скальпелем щеки; *В* — отверстие протока выведено наружу: 1 — зонд, вставленный в проток; 2 — передняя лигатура; 3 — задняя лигатура; 4 — скальпель; 5 — пинцет; 6 — околоушная железа

ли характеристикой условного рефлекса. После заживления раны можно наблюдать выделение слюны из протока и собирать ее. Для собирания слюны пользовались специальными воронками, которые приклеивали менделеевской замазкой к коже вокруг отверстия выведенного наружу слюнного протока. Для регистрации слюноотделения чаще всего применяли систему, сконструированную Е. Ганике и П. Купаловым (рис. П.2).

Эксперименты по слюноотделительным условным рефлексам проводили в специальной звуконепроницаемой камере, которая в дальнейшем получила название «павловской» (рис. П.2). Простая кормушка представляла собой укрепленный на оси диск с десятью

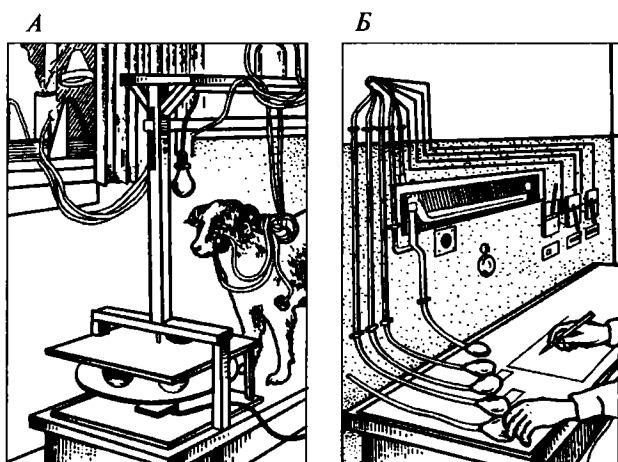


Рис. П.2. Установка для исследования условных слюнных рефлексов по И.П.Павлову (по Э.А.Асратяну, 1974):

*А* — внутренняя часть экспериментальной камеры; *Б* — внешняя часть

чашками, которые наполняются пищей до опыта. Со стороны собачки кормушки закрывают щитом с отверстием для одной кормушки. Экспериментатор управляет кормушкой дистанционно.

**Методы инструментальных условных рефлексов.** Эти методы в настоящее время практически полностью вытеснили метод классических слюноотделительных рефлексов. В отечественной физиологии высшей нервной деятельности метод инструментальных пищевых условных рефлексов часто называют *пищедобывательными условными рефлексами*. На рис. П.3 показаны примеры применения этой методики для работы с животными разных видов. В качестве изучаемых характеристик могут быть латентный период условной реакции, межсигнальные реакции, скорость переделки условного положительного условного рефлекса в отрицательный и др.

В исследованиях последнего времени одним из основных экспериментальных животных при изучении проблем физиологии высшей нервной деятельности являются крысы. Сейчас существуют сотни линий крыс, характеристики мозга которых селектированы на предмет выраженности определенных признаков поведения. Например, на кафедре высшей нервной деятельности МГУ получена

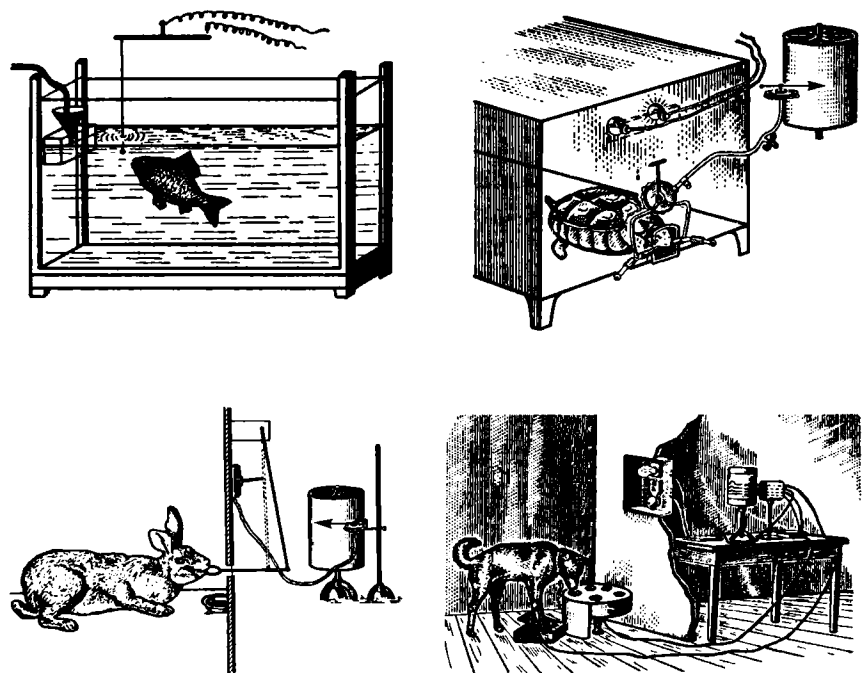


Рис. П.3. Схемы экспериментальных установок для изучения условных пищевых рефлексов у животных разных видов (по Л. Г. Воронину, 1965)



линия крыс КМ (Крушинский—Молодкина), которые гомозиготны по признаку аудиогенной эпилепсии: даже не очень громкий звук, например звон связки ключей, вызывает у них эпилептический припадок. Для исследования особенностей поведения крыс разработаны ряд приемов — метод «открытого поля», всевозможные лабиринты и др.

**Метод «открытого поля».** Установка представляет собой открытую (чаще круглую) площадку (диаметром 1—2 м) с непрозрачной оградой. Над ней может располагаться источник яркого (пугающего животное) света, но нередко опыты проводят при обычном или даже при красном освещении. Пол установки расчерчен на квадраты, длина стороны которых обычно составляет 15—20 см, нередко специальными линиями отмечают центральную зону площадки. Помещение животного в центр «открытого поля» вызывает у него реакцию страха обычно в виде состояния замирания. После этого крыса (или мышь) постепенно начинает обследование незнакомой территории. Во время эксперимента (он длится по выбору исследователя от 2 до 10 мин) можно регистрировать целый ряд показателей. Это могут быть: число пересеченных сторон квадратов, которое является показателем уровня двигательной активности животного, латентный период начала движения, время, проведенное в центральной зоне, число выходов в центральную зону за время опыта, число вставаний на задние лапы (стоек) как показатель исследовательской активности животного, число фекальных шариков (болюсов), отражающее уровень эмоциональной реактивности.

**Крестообразный лабиринт.** Этот вид лабиринта представляет собой две приподнятые над поверхностью узкие платформы, в плане представляющие собой знак «+». Две из этих платформ открыты, две имеют непрозрачные стенки. Центр лабиринта также открыт. Животное помещают в центр установки и предоставляют возможность ее обследовать в течение определенного времени. Преимущественное пребывание животного в закрытых «рукавах» лабиринта свидетельствует о его тревожном состоянии. Напротив, если крыса (мышь) проводит больше времени на открытых рукавах, свешивает голову вниз, пытаясь исследовать эту среду, такое поведение свидетельствует о невысоком уровне тревожности и доминировании ориентировочно-исследовательского поведения.

**Радиальный лабиринт.** Это тест на пространственную память и/или формирование пространственных представлений. Он имеет центральную площадку, от которой отходят 8 (реже 6 или 12) рукавов-лучей. Это могут быть дорожки, приподнятые или закрытые на конце, куда помещают небольшую приманку. В течение опыта в каждом луче приманку можно найти только один раз. Повторный заход в «луч», где крыса уже была, считается ошибкой. По

мере повторения опытов животные выучиваются не заходить в уже посещенные лучи, у них формируется пространственное представление о расположении лучей и о наличии или отсутствии в них приманки. В одном из вариантов опыта приманку можно найти только в 4 из 8 лучей лабиринта, в 4 других приманки не бывает. В таких случаях ошибочный заход в луч, где приманки не бывает, называется ошибкой «референтной» памяти, заход в луч, где крыса только что съела приманку, — ошибкой «рабочей» памяти.

**Водный лабиринт, или тест Морриса.** В этом тесте животное помещают в бассейн (обычно круглый, диаметром примерно 1,5 м), воду в котором специально делают мутной (добавляя, например, молоко). Плавая в воде, крыса (мышь) должна найти платформу, на которой можно отдохнуть. Платформа расположена немного ниже уровня воды и животному не видна. Ее можно найти только, используя ориентиры, расположенные вне бассейна. В течение одного опытного дня животное погружают в лабиринт несколько раз, каждый раз выпуская его с новой точки периметра. Постепенно оно начинает ориентироваться все быстрее, и время отыскания платформы укорачивается. После выработки такого пространственного навыка платформу ставят на новое место, регистрируя время, которое животное проводит в той части бассейна, где платформа стояла до этого. Настойчивый поиск платформы на старом месте свидетельствует о формировании у животного пространственного представления о месте безопасной платформы.

## ПРИЖИЗНЕННЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ФУНКЦИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

**1. Исследование ритмов электроэнцефалограммы и вызванных потенциалов головного мозга.** *Электрофизиологические методы* исследования функций головного мозга получили чрезвычайно широкое распространение. Это обусловлено прежде всего, тем, что основным показателем жизнедеятельности отдельных нейронов и их отростков является генерация биоэлектрических потенциалов. Электрические потенциалы возникают вследствие работы ионных каналов различных типов, «вмонтированных» в клеточные мембраны. Современная наука составила достаточно полное представление о функционировании многочисленных молекулярных машин, которые лежат в основе производства биоэлектрических потенциалов клетками мозга. Сведения о работе этих механизмов можно почерпнуть в любом учебнике по физиологии центральной нервной системы<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> См., например: Шульговский В. В. Физиология центральной нервной системы. — М.: Изд-во МГУ, 1997.

Современная физиология имеет в своем распоряжении многочисленные методы исследования *ритмов ЭЭГ*. Начало этих исследований можно датировать началом XX в., когда впервые зарегистрировали от затылочных областей скальпа здорового человека, спокойно сидевшего в кресле с закрытыми глазами, синусоидальные колебания частотой 8—12 Гц. Так был открыт альфа-ритм ЭЭГ человека.

В настоящее время разработана *международная классификация ритмов ЭЭГ человека*. Они обозначаются буквами греческого алфавита:  $\Delta$ -ритм, частота 1—3 Гц;  $\theta$ -ритм, частота 4—6 Гц;  $\alpha$ -ритм, частота 8—12 Гц;  $\beta$ -ритм, частота 30—40 Гц. В последнее время много исследований посвящено  $\gamma$ -ритму частотой свыше 70 Гц. Многочисленными исследованиями на протяжении практически всего XX века установлено, что отдельным функциональным состояниям головного мозга соответствуют определенные ритмы ЭЭГ. Например,  $\alpha$ -ритм, как уже упоминалось, регистрируется от затылочных областей скальпа человека в спокойном бодрствовании с закрытыми глазами.  $\beta$ -Ритм регистрируется в момент реакции пробуждения, например, на громкий звук или яркий свет.  $\theta$ -Ритм связывают с активностью лимбических структур головного мозга, преимущественно гиппокампа. Описанный относительно недавно  $\gamma$ -ритм регистрируется в ЭЭГ при умственных усилиях.

Регистрация ЭЭГ производится специальными электродами (рис. П.4). Дело в том, что ЭЭГ отражает суммарные потенциалы (преимущественно синаптические) миллиардов нейронов. Представьте себе, что за трибунами стадиона установили микрофоны и по доносящемуся гулу судили о том, что происходит на футбольном поле. Потенциалы действия отдельных нейронов имеют величину порядка 100—120 мВ, а синаптические потенциалы имеют амплитуду не более 1 мВ. Вследствие того что мозг покрыт тремя оболоч-

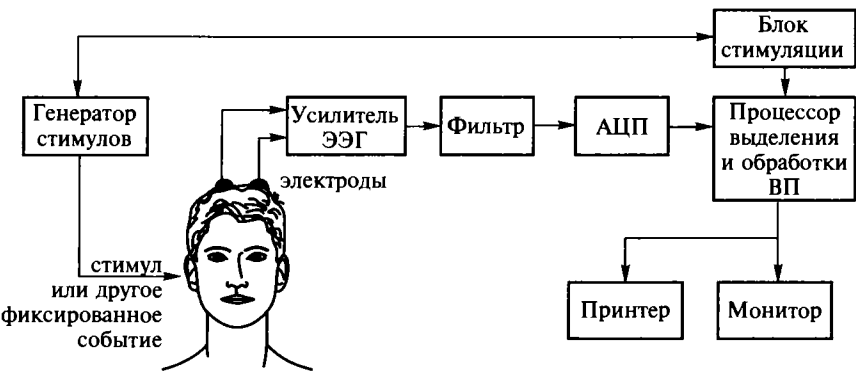


Рис. П.4. Блок-схема установки для выделения ЭЭГ-сигнала  
(по В. В. Гнездицкому, 1997)

ками (твердой, паутинной и мягкой), причем подпаутинное пространство заполнено ликвором), а регистрация потенциалов производится с кожи скальпа, величина электрических потенциалов снижается в тысячи раз. Обычно величина сигналов ЭЭГ человека не превышает 30—100 мкВ. Расположение электродов на скальпе соответствует международной схеме, которая условно называется «схема 10—20». Обозначения отдельных отведений соответствуют специальным правилам. Например, отведения от лобных областей скальпа обозначают  $F_s$  и  $F_d$  (лобный левый и правый соответственно),  $C_s$  и  $C_d$  (центральный левый и правый),  $P_s$  и  $P_d$  (теменной левый и правый),  $O_s$  и  $O_d$  (затылочный левый и правый) и т.д. Нетрудно заметить, что буквенные обозначения являются первыми буквами латинских обозначений соответствующих областей головного мозга человека. Один электрод, который называется референтным, помещают на ухо. Все потенциалы в ЭЭГ регистрируются относительно этого референтного электрода. Это не единственная схема расположения электродов. С другими схемами, предназначенными для специальных случаев, можно ознакомиться в руководствах по клинической электроэнцефалографии.

Все вышеизложенное только частично соблюдается в экспериментах на животных. Например, для регистрации ЭЭГ мозга животных используют так называемые игольчатые электроды, которые погружают в мозговую ткань. Поэтому условия регистрации будут более благоприятными. Референтный электрод очень часто помещают на носовые кости, иногда в другое место. В экспериментах на животных нет таких строгих правил, как при исследовании людей.

В последние десятилетия в связи с бурным развитием вычислительной техники для анализа ЭЭГ стали широко применяться математические методы. Опишем эти методы только качественно, а для углубленного знакомства отсылаем к специальным руководствам<sup>1,2</sup>. Достаточно условно можно выделить две группы методов — *частотный анализ*, основанный на математическом аппарате рядов Фурье, и *статистические методы*, основанные на математическом аппарате случайных процессов. Методами первой группы удастся проводить частотный анализ ЭЭГ разложением в ряд Фурье, исходя из предположения, что ЭЭГ представляет собой сумму синусоид различного периода и амплитуды. В основе второй группы методов лежит предположение, что ЭЭГ является случайным стохастическим (т.е. аргументом выступает время) процессом. Этими методами можно выделить частотную составляющую ЭЭГ, определить взаимную корреляцию протекания случайных колеба-

<sup>1</sup> Кулаичев А. П. Компьютерная электрофизиология и функциональная диагностика. — М.: Форум-ИНФРА, 2007.

<sup>2</sup> Гнездицкий В. В. Вызванные потенциалы мозга в клинической практике. — М.: Медицина, 1999.

тельных процессов в разных областях головного мозга, определить спектр мощностей колебаний разного частотного диапазона. Вторая группа методов в последние годы стала вытеснять анализ ЭЭГ с помощью разложения в ряд Фурье.

*Вызванными потенциалами* называют колебания биоэлектрических потенциалов, возникающих в ответ на сенсорный сигнал (рис. П.5). Как правило, амплитуда вызванных потенциалов сравнима с амплитудой текущей ритмики ЭЭГ. Для выделения вызванных потенциалов применяют принцип суперпозиции (наложения) кривых биотоков, синхронизированных, например, с сенсорным сигналом (рис. П.6). Из статистической теории обнаружения сигнала известно, что регулярно появляющийся сигнал увеличивается как  $n$  (где  $n$  — количество суммирований), а шум — только как  $\sqrt{n}$ . Этим методом удастся выделять очень небольшие, «зашумленные» вызванные потенциалы. По латентному периоду вызванные потенциалы разделяют на *первичные* — с латентным периодом до 200 мс, *вторичные* — с латентным периодом до 300 мс и *следовые*, которые, как правило, имеют неопределенную форму и часто выглядят как затухающие альфа-подобные колебания. Вызванные по-

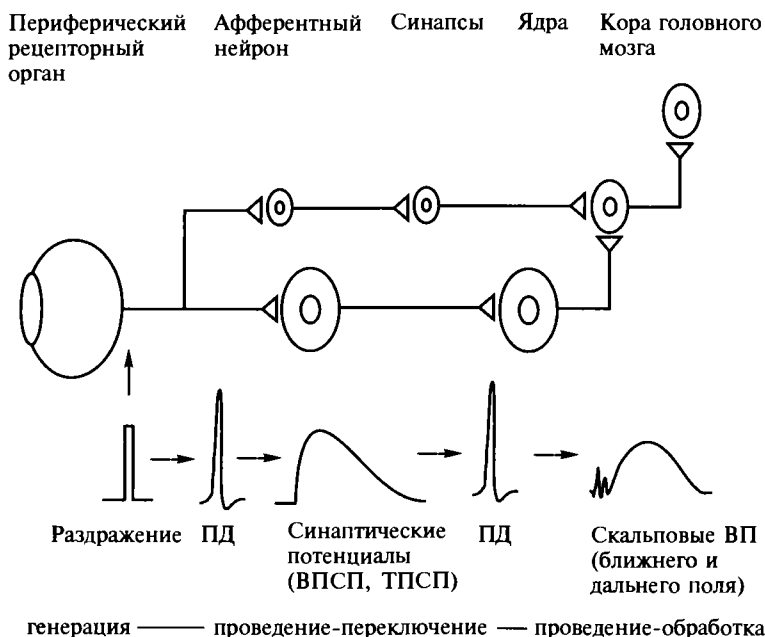


Рис. П.5. Механизм генерации вызванных потенциалов (по В. В. Гнездицкому, 1997).

Основные элементы центральной нервной системы, участвующие в генерации вызванных потенциалов (регистрация на поверхности скальпа)

А

Б

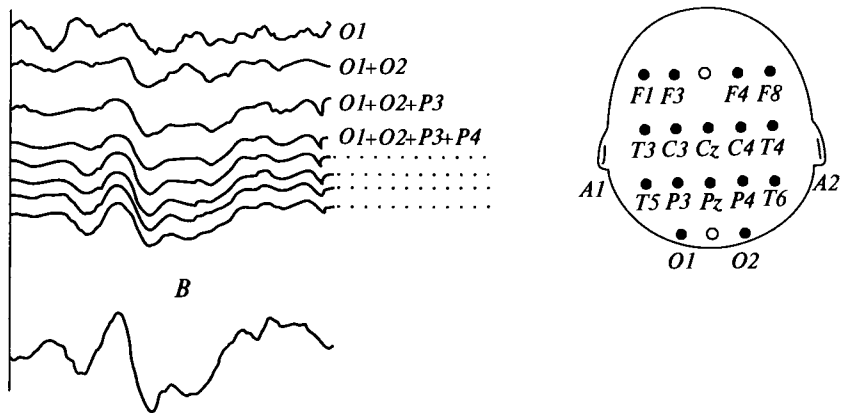


Рис. П.6. Выделение вызванного потенциала методом пространственного синхронного усреднения на однократно предъявленную вспышку света (по В.В.Гнездицкому, 1997):

А — вызванные потенциалы при последовательном их усреднении с 1-го по 16-й электрод; Б — схема расположения и обозначения электродов, с которых происходило пространственное усреднение; отведения монополярные с ипсилатеральным ушным индифферентным электродом; В — вызванный потенциал, выделенный на одиночный стимул в результате пространственного усреднения реакций с 16 электродов. Эпоха анализа  $T = 500$  мс; уровень сигнал/шум до выделения — 0,84 (средний под разными электродами), после выделения — 3,4 (по отношению к контрольной пространственной сумме без подачи сигнала)

Потенциалы широко применяются для определения корковых проекций (первичных, вторичных и третичных) анализаторов для исследования прохождения информации через различные мозговые структуры. Метод вызванных потенциалов широко применяется в клинической практике.

Особый класс вызванных потенциалов обозначают как «потенциалы, связанные с событиями». Они возникают в ответ на деятельность центральных мозговых структур. Например, при выполнении так называемых саккад (быстрые скачкообразные движения при рассматривании зрительных объектов) в определенных областях коры больших полушарий, прежде всего в лобном глазодвигательном поле, возникают потенциалы (рис. П.7).

Современные вычислительные методы позволили проводить амплитудный и частотный анализы одновременно многих отведений ЭЭГ (несколько десятков). Данные таких анализов методами компьютерной графики выводятся на графическое изображение скальпа в виде цветов. Этот метод получил название «картирования». На рис. П.7 показан пример распределения амплитуды ЭЭГ-потенциалов при движении глаз испытуемого.

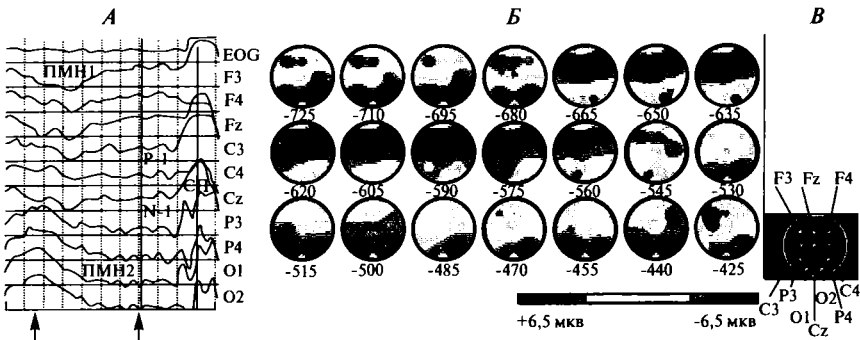


Рис. П.7. Картирование потенциалов ЭЭГ, зарегистрированные со скальпа здорового человека:

*А* — усредненные ЭЭГ-потенциалы перед скачкообразными (саккадическими) движениями глаз испытуемого на  $10^\circ$  влево (суммировано по 10 испытуемым). Усреднение производили от начала саккады; число усреднений — 432; ПМН — медленная пресаккадическая негативность, или потенциал готовности; P-1, N-1 — быстрые потенциалы, развивающиеся в латентный период саккады; СП — спайковый потенциал, пик которого совпадает с началом саккады; *Б* — картирование амплитуды медленной пресаккадической негативности в интервале 725—425 мс до начала саккады, отмечено стрелками в нижней части *А*. Шаг картирования — 15 мс; *В* — схема расположения электродов на скальпе испытуемого

Регистрация ЭЭГ и вызванных потенциалов (ВП) со скальпа осложнена тем, что электроды непосредственно не контактируют с нейронными центрами. Активность от нейронных образований проходит через определенные среды: ликвор, оболочки, черепную кость, скальп и только после этого попадает на регистрирующие электроды. Чрезвычайно полезно было бы знать, где расположены источники биоэлектрических сигналов, активность которых можно зарегистрировать в виде ЭЭГ и ВП.

Существуют две точки зрения относительно регистрируемых с поверхности потенциалов ЭЭГ и ВП. Первая точка зрения — ЭЭГ и ВП генерируются непосредственно корой, подлежащей под электродами. Вторая точка зрения (основана на экспериментальных и клинических данных исследования) — ЭЭГ и ВП, регистрируемые со скальпа, имеют глубинные источники.

Была разработана технология трехмерной локализации источников ЭЭГ на основе решения обратной задачи методом пошаговой дипольной локализации. В качестве математической модели использовалось представление о голове человека как проводящей однородной сфере. Минимизация вычисленных и измеренных потенциалов проводилась по методу покоординатного спуска. Сравнивали измеренные на поверхности головы потенциалы (при 4 разных наборах биполярных отведений) с вычисленными и методом

оптимизации находили 6 параметров эквивалентного диполя — 3 координаты положения, 3 координаты момента диполя.

Исследователи, работающие с этим методом, отмечают, что для оценки физиологической значимости полученного диполя необходимо сопоставление с другими данными (клиническими, рентгенологическими), в противном случае метод является лишь «электрическим эквивалентом» регистрируемых явлений.

Применение метода многошаговой дипольной локализации источника ЭЭГ и ВП для решения обратной задачи<sup>1</sup> позволило:

1) улучшить понимание паттернов ЭЭГ (ВП) с противоречивым распределением активности и дать оценку сложной конфигурации потенциального поля;

2) восстановить зону первичной генерации патологической активности;

3) определить обширность и интенсивность зоны генерации патологической активности, что важно при оценке динамики очага и функциональных проявлений;

4) общая идея дипольной локализации при решении обратной задачи ЭЭГ — это использование самого распределения потенциалов интересующей активности для отыскания зоны ее генерации.

**2. Методы томографии.** Современные методы томографии позволяют увидеть анатомию головного мозга человека, не повреждая его. На рис. П.8 показан принцип одного из таких исследований методом *ядерного магнитного резонанса* (ЯМР). Головной мозг человека облучают электромагнитным полем с помощью специального магнита. Под действием магнитного поля диполи жидкостей мозга (например, молекулы воды) принимают его направление. После снятия внешнего магнитного поля эти диполи возвращаются в свое исходное состояние, возникает магнитный сигнал, который улавливается датчиками СКВИД (сверхпроводящие квантовые интерференционные датчики). Сигналы с этих датчиков подвергаются специальной обработке с помощью достаточно мощного компьютера. Результаты обработки представляются методами компьютерной графики на экране монитора. Благодаря тому, что магнитное поле, создаваемое внешним магнитом, можно сделать плоским, таким полем как своеобразным «хирургическим ножом» можно «резать» головной мозг на отдельные слои. На экране монитора ученые наблюдают серию последовательных «срезов» головного мозга, не нанося ему никакого вреда. Этот метод позволяет исследовать, например, новообразования (опухоли и др.) головного мозга (рис. П.9).

Более высоким разрешением обладает метод *позитронно-эмиссионной томографии* (ПЭТ). Суть метода заключается в том, что в

<sup>1</sup> Гнездицкий В. В. Обратная задача ЭЭГ и клиническая электроэнцефалография. — М.: МЕДпресс-информ, 2004. — 624 с.



Рис. П.8. Исследование головного мозга человека методом магнитно-резонансной томографии



мозговой кровотока вводится позитрон-излучающий короткоживущий изотоп, который вводится в молекулу биологически значимого вещества, например какой-нибудь аминокислоты. Данные о распределении радиоактивности в мозге собираются с помощью счетчиков Гейгера компьютером в течение определенного времени сканирования и затем реконструируются в трехмерный образ. Этот метод позволяет наблюдать в головном мозге очаги возбужде-

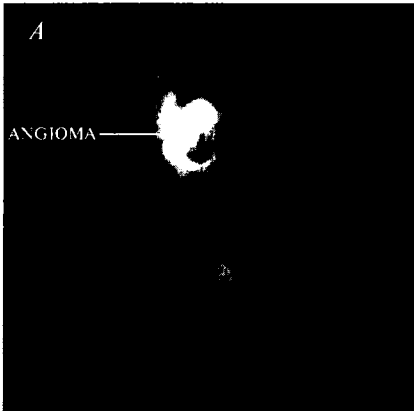


Рис. П.9. Результаты исследования мозга двух больных методом магнитно-резонансной томографии:

*А* — артериовенозная ангиома левой затылочной области; *Б* — олигодендроглиома правой затылочной области

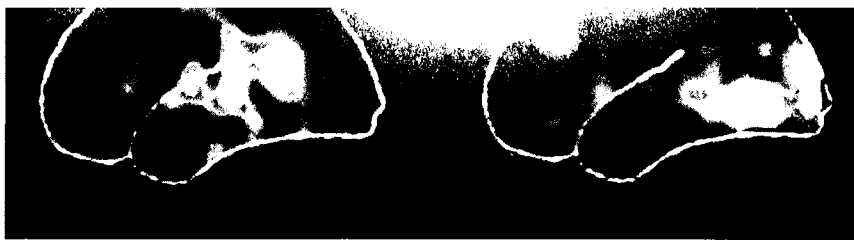


Рис. П.10. Методом ПЭТ выявление зоны активации различных зон коры левого полушария:

А — восприятие слов на слух; Б — зрительное восприятие слов

ния, например при продумывании отдельных слов, проговаривании их вслух (рис. П.10). Это говорит о его высоких разрешающих возможностях. Вместе с тем многие физиологические процессы в головном мозге человека протекают значительно быстрее, чем совершаются операции томографического метода. К тому же томографические методы исследования очень дорогие (одно обследование мозга больного человека может стоить сотни долларов).

**3. Микроэлектродные методы исследования отдельных нейронов.** В теоретических исследованиях физиологии головного мозга человека огромную роль играют исследования центральной нервной системы животных, в том числе исследования работы отдельных структур мозга и даже единичных нейронов не только в острых опытах, но и в условиях свободного или приближенного к свободному поведению (хронические эксперименты с вживленными в мозг электродами).

Современная наука установила удивительное единообразие молекулярных процессов, лежащих в основе жизнедеятельности нейронов как у весьма примитивных животных (например, моллюсков, членистоногих, рыб, амфибий, рептилий и др.), так и у человека. На рис. П.11 (схематично) показан один из классических объектов современной нейрофизиологии — головоногий моллюск кальмар и его нервное волокно (так называемый гигантский аксон диаметром 500 — 1000 мкм), на котором были выполнены в середине XX в. классические исследования по физиологии возбудимых

Рис. П.11. Головоногий моллюск кальмар, классический объект аналитической нейробиологии



мембран. У многих моллюсков (см. гл. 6), нервные ганглии которых заменяют у них головной мозг, есть очень большие нейроны (диаметром до 1000 мкм) — излюбленный объект при изучении работы молекулярных механизмов памяти. В последние годы для этих целей все шире применяются прижизненные срезы головного мозга новорожденных крыс и морских свинок, а также культура нервной ткани, выращенная в лаборатории.

Для исследования внутриклеточных механизмов функционирования нейронов широко применяют *стеклянные микроэлектроды*. Они изготавливаются из стеклянных капилляров диаметром от одного до нескольких микрон следующим образом. Концы стеклянного капилляра зажимают в устройстве, которое называют «кузницей». Середину капилляра разогревают с помощью спирали, вытягивают и затем разрывают. В местах разрыва капилляры уменьшаются до диаметра кончика, равного десятым долям микрона. Затем эту заготовку заполняют электролитом (например, 2М КСl). Такой микроэлектрод при помощи специального манипулятора можно вводить внутрь тела или отростков нейрона и регистрировать биоэлектрические процессы. Пример таких исследований подробно разобран в гл. 6.

Электрическое поле, которое возникает вокруг нейрона при его функционировании, можно зарегистрировать и *металлическим микроэлектродом*. Такие микроэлектроды часто изготавливают из вольфрамовой проволоки диаметром 0,3—1,0 мм. На первом этапе из проволоки нарезают заготовки длиной по 10—20 см (длина определяется глубиной, на которую погружают микроэлектрод в мозг исследуемого животного). Один конец заготовки электролитическим методом затачивают до диаметра 1—10 мкм. После тщатель-

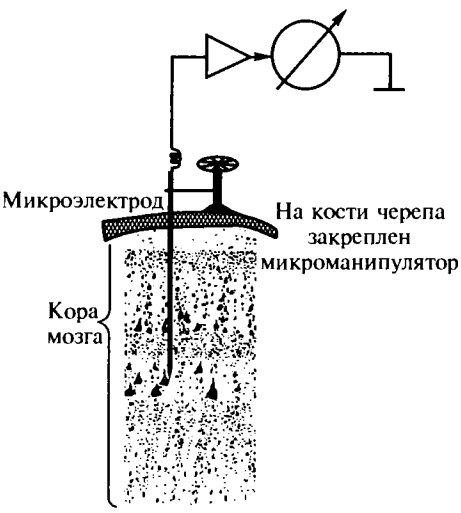


Рис. П.12. Регистрация экстраклеточной активности одиночных нейронов головного мозга животного

ной промывки поверхности (проводка через несколько специальных растворов) ее покрывают специальным лаком для электрической изоляции. Кончик электрода оставляют без изоляции (иногда через такой микроэлектрод пропускают слабый толчок тока, чтобы дополнительно разрушить изоляцию на самом кончике).

Для регистрации активности одиночных нейронов микроэлектрод закрепляют в манипуляторе, который позволяет продвигать его в мозге животного очень плавно и с высокой точностью (рис П.12). В зависимости от задач исследования манипулятор может крепиться на черепе животного или отдельно. В первом случае это очень миниатюрное устройство, называемое микроманипулятором. Характер регистрируемой биоэлектрической активности определяется диаметром кончика микроэлектрода. Например, при диаметре не больше 5 мкм можно зарегистрировать потенциалы действия одиночных нейронов (в этих случаях кончик микроэлектрода должен приблизиться к исследуемому нейрону на расстояние около 100 мкм). При диаметре кончика микроэлектрода больше 10 мкм одновременно регистрируется активность десятков, а иногда сотен нейронов (мультиплей-активность).

## СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ КЛЕТочНОЙ МОРФОЛОГИИ

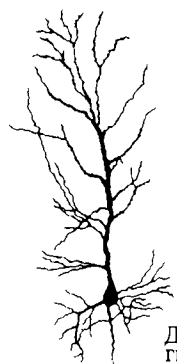
В настоящее время существуют сотни методов окраски тел нейронов, их отростков и даже отдельных органелл. Например, метод Ниссля использует краски, которые связываются с РНК рибосом цитоплазмы. Метод Вейгерта используется для изучения хода нервных волокон; краситель связывается с миелином.

Различные методы окрашивания позволяют выявить те или иные элементы строения нейрона. Универсальный метод серебрения Гольджи позволяет окрашивать не только тела нейронов, но и их отростки (рис. П.13). Серебро связывается молекулами белков цитоплазмы. Например, окраска миелина позволяет выявить общую (грубую) топографию областей мозга, так называемую *миелоархитектонику*. Окраска тел нейронов позволяет исследовать *клеточную архитектуру* ядерных скоплений нейронов или корковых областей мозга — *citoархитектонику*. Каждый метод окраски имеет и свои недостатки. Например, классический метод серебрения Гольджи прокрашивает не все нейроны. За последние годы появились методы окраски, которые выявляют *особенности строения нервной ткани, распределение медиаторов, рецепторов к медиаторам или энзимам*. Так, катехоламины и серотонин флуоресцируют в ультрафиолете при обработке параамиама.

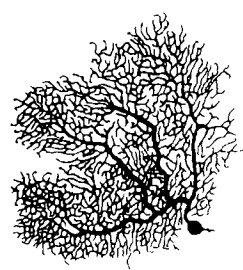
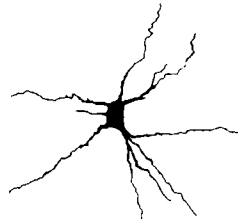
Появились многочисленные *иммунохимические методы*, например метод моноклональных антител (рис. П.14).

Пирамидная клетка

Клетка Пуркинье

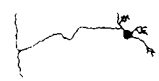
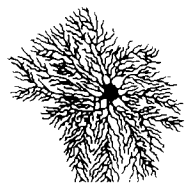


Большая клетка ретикулярной формации



Двойная пирамида гиппокампа

Нейрон таламуса



Клетка-зерно

Рис. П.13. Примеры нейронов из различных областей головного мозга млекопитающих, окрашенных методом серебрения (по К. Гольджи)

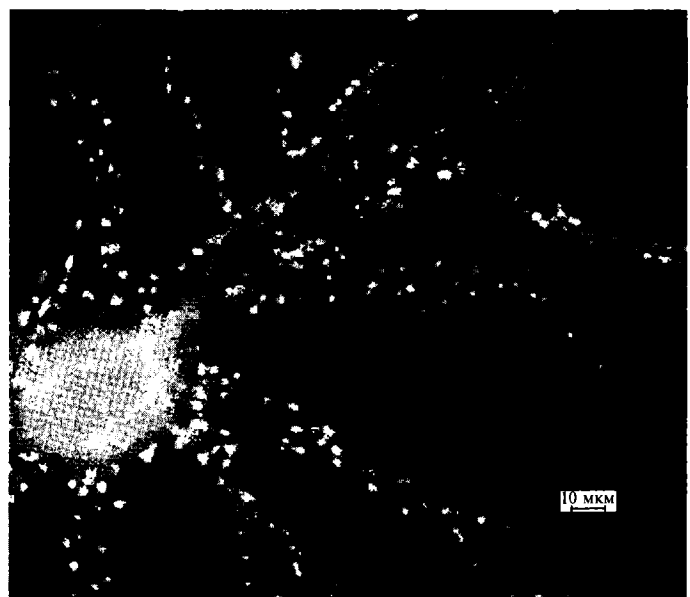


Рис. П.14. Выявление NMDA рецепторов на мембране пирамид гиппокампа методами иммунохимии

Анатомические связи между областями мозга (топографию связей) исследуют несколькими методами. Если перерезать аксон, то его дистальная часть дегенерирует — *валлеровская антероградная дегенерация*. Такой аксон можно окрасить избирательно и тем самым выявить прохождение данного пути.

Второй подход для исследования топографии связей — использование *метода аксонного транспорта*. Одни вещества распространяются от тела нейрона к его окончаниям, (антероградно), другие — в обратном направлении (*ретроградно*). Многие вещества одновременно транспортируются ретро- и антероградно. Наиболее часто для этих целей применяют пероксидазу хрена, растительный лектин (*plant lectin wheat germ agglutinin*) и др.

Ретроградный транспорт красителя применяют для исследования распределения аксонов, проецирующихся к определенным областям мозга. Для визуализации используют специальные *гистохимические реакции, флуоресцентную микроскопию* или *ауторадиографию*. Есть краски, которые проходят транссинаптически. Для некоторых исследований применяются отдельные виды вирусов, которые избирательно накапливаются в известных отделах центральной нервной системы, например в определенных полях вентрального гиппокампа. Транспорт некоторых красителей и накопление их в клетках зависят от активности этих клеток. Например, дезокси-глюкоза (изомер глюкозы, обычного метаболита нервной ткани) накапливается в активных нейронах, и при гистологическом контроле специальная окраска позволяет выявить скопления таких нейронов (см. рис. 14.9).

## **НЕЙРОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ МОЗГА**

Совершенно очевидно, что поведение само по себе не наследуется, а наследуется ДНК, которая является носителем генов. Гены несут информацию о последовательности аминокислот в соответствующих белках. Таким образом, биологической характеристикой выступают специфические белки. Эти белки являются регуляторами процессов развития всего организма, в том числе и центральной нервной системы, а также участвуют в функционировании нейронных сетей, что, собственно, определяет само поведение. Среди вопросов, которые встают при изучении генетики поведения, наиболее актуальны следующие:

- Как гены организуют поведение?
- Какая часть поведения генетически детерминирована?
- Какие компоненты поведения передаются по наследству?

Нейрогенетическому исследованию поведения посвящены гл. 6 и 7.

- Айрапетьянц М. Г., Вейн А. М.* Неврозы в эксперименте и в клинике. — М.: Наука, 1982.
- Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. — М.: Медицина, 1968.
- Анохин П. К.* От Декарта до Павлова. — М.: Медгиз, 1945.
- Асратян Э. А.* Очерки по физиологии условных рефлексов. — М.: Наука, 1970.
- Батуев А. С.* Высшая нервная деятельность. — СПб.: Питер, 2005.
- Бауэр Т.* Психическое развитие младенца: пер. с англ. — М.: Прогресс, 1979.
- Введенский Н. Е.* Полн. собр. соч. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1951. — Т. 1.
- Вейн А. М., Хехт К.* Сон человека, физиология и патология. — М.: Медицина, 1989.
- Воронин Л. Г.* Курс лекций по высшей нервной деятельности. — М.: Высшая школа, 1975.
- Воронин Л. Г.* Сравнительная физиология высшей нервной деятельности. Лекции. — М.: Изд-во МГУ, 1957.
- Выготский Л. С.* Мышление и речь. — М.: Лабиринт, 1999.
- Глейтман Г.* Основы психологии / Г. Глейтман [и др.]. — СПб: Речь, 2001.
- Григорьян Н. А.* Иван Петрович Павлов. — М.: Наука, 1999.
- Гримак Л. П.* Резервы человеческой психики. — М.: Изд-во политической литературы, 1989.
- Гусельников В. И.* Электрофизиология головного мозга. — М.: Высшая школа, 1976.
- Доброхотова Т. А.* Левши / Т. А. Доброхотова, Н. Н. Брагина. — М.: Книга, 1994.
- Долин А. О.* Патология высшей нервной деятельности. — М.: Высшая школа, 1962.
- Зорина З. А.* Основы этологии и генетики поведения / З. А. Зорина, А. А. Смирнова. — М.: Изд-во «Языки славянских культур», 2006.
- Касаткин В. Н.* Теория сновидений. — М.: Медицина, 1967.
- Кахаль С. Р.* Автобиография (воспоминания о моей жизни). — М.: Медицина, 1985.
- Квасов Д. Г.* Физиологическая школа И. П. Павлова. Портреты и характеристики сотрудников и учеников / Д. Г. Квасов, А. К. Федорова-Грот. — Л.: Наука, 1967.
- Клацки Р.* Память человека. Структуры и процессы. М.: Мир, 1978.

- Коган А. Б. Основы физиологии высшей нервной деятельности. — М.: Высшая школа, 1959.
- Кольцова М. М. Развитие сигнальных систем действительности у детей. — Л.: Наука, 1980.
- Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. — М.: Мир, 1970.
- Конорский Ю., Миллер С. Условные рефлексы двигательного анализатора // Тр. физиол. лаборатории И. П. Павлова. — Л., 1936. — Вып. 6. — № 1.
- Корочкин Л. И. Введение в нейрогенетику / Л. И. Корочкин, А. Т. Михайлов. — М.: Наука, 2000.
- Коштянец Х. С. И. М. Сеченов. — М.: Изд-во АН СССР, 1945.
- Коштянец Х. С. Очерки по истории физиологии в России. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
- Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. — М.: Изд-во МГУ, 1977.
- Крушинский Л. В. Формирование поведения животных в норме и патологии. — М.: Изд-во МГУ, 1960.
- Леонтьев А. Н. Проблемы развития психики. — М.: Наука, 1972.
- Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. — М.: Наука, 1972.
- Лоренц К. Агрессия. — М.: Универс, 1994.
- Лурия А. Р. Маленькая книжка о большой памяти (Ум мнемониста). — М.: Изд-во МГУ, 1968.
- Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. — М.: Изд-во МГУ, 1973.
- Магнус Р. Установка тела. — М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Майоров Ф. П. История учения об условных рефлексах. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция: пер. с англ. — М.: Мир, 1988.
- Мэгун Г. Бодрствующий мозг. — М.: Мир, 1965.
- Николс Дж. Г. От нейрона к мозгу / Дж. Николс [и др.]. — М.: УРСС, 2003.
- Овчинникова О. В. Гипноз в экспериментальном исследовании личности / О. В. Овчинникова [и др.]. — М.: Изд-во МГУ, 1993.
- Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. Полн. собр. соч. — М.; Л., Изд-во АН СССР, 1951. — Т. III.
- Пенфилд В. Эпилепсия и мозговая локализация: Патофизиология и профилактика эпилептических припадков / В. Пенфилд, Т. Эрикссон. — М.: Медгиз, 1949.
- Прохазка Г. Трактат о функциях нервной системы. — Л.: Медгиз, 1957.
- Равич-Щербо И. В. Психогенетика / И. В. Равич-Щербо [и др.]. — М.: Аспект Пресс, 2006.
- Рефлексы головного мозга // Тр. международной конференции, посвященной 100-летию выхода в свет одноименного труда И. М. Сеченова. — М.: Наука, 1965.
- Росси Я. А. Ретикулярная формация ствола мозга / Я. А. Росси, А. Цанкетти. — М.: Иностранная литература, 1960.
- Сеченов И. М. Автобиографические записки. — М.: Изд-во АН СССР, 1945.



- Сеченов И. М.* Рефлексы головного мозга. — М.: Наука, 1965.
- Симонов П. В.* Лекции о работе головного мозга. Потребностно-информационная теория высшей нервной деятельности. — М.: Наука, 2001.
- Симонов П. В.* Мотивированный мозг. — М.: Наука, 1987.
- Слуховая система / под ред. Я.А.Альтмана. — Л.: Наука, 1990.
- Спрингер С.* Левый мозг, правый мозг / С.Спрингер, Г.Дейч; пер. с англ. — М.: Мир, 1983.
- Судаков К. В.* Биологические мотивации. — М.: Медицина, 1971.
- Торндайк Э.* Бихевиоризм. Классики зарубежной психологии / Э.Торндайк, Д.Б.Уотсон. — М.: АСТ-ЛТД, 1998.
- Физиология.* Основы и функциональные системы. Курс лекций / под ред. К. В.Судакова. — М.: Медицина, 2000.
- Хрестоматия* по зоопсихологии и сравнительной психологии. — М.: Российское психологическое общество, 1997.
- Хьюбел Д.* Глаз, мозг, зрение. — М.: Мир, 1990.
- Шевелев И. А.* Нейроны зрительной коры. Адаптивность и динамика рецептивных полей. — М.: Наука, 1981.
- Шеперд Г.* Нейробиология / пер. с англ.: в 2 т. — М.: Мир, 1987.
- Шеррингтон Ч.* Интегративная деятельность нервной системы. — Л.: Наука, 1969.
- Шертон Л.* Непознанное в психике человека. — М.: Мир, 1982.
- Шульговский В. В.* Физиология центральной нервной системы. — М.: Изд-во МГУ, 1997.
- Ярошевский М. Г.* История психологии. — М.: Мысль, 1985.

- Автоматизация** 99  
**Агнозия** 329, 338  
**Агрессия** 184, 195  
**Адаптация** 169, 423  
**Адипсия** 218  
**Акинопсия** 376  
**Аккомодация** 465  
**Акт завершающий** 193  
**Акустический рефлекс** 395  
**Аллель** 239  
**Аммонов рог** 158  
**Амнезия** 285  
**Амслен** 481  
**Амузия** 330  
**Анализатор** 346  
**Антидрайв** 114  
**Аплизия** 144  
**Аппетит** 115, 212  
**Апраксия** 328  
**Асимметрия** 326  
**Ассимиляция** 465  
**Ассоциация** 92, 111  
**Атаксия взора** 376  
**Аттрактанты** 188  
**Афагия** 218  
**Афазия** 326, 327  
**Ахроматопсия** 376
- Бессонница** 268  
**Бихевиоризм** 128, 129  
**Близнецы** 241, 463  
**Бодрствование** 246
- Веберов аппарат** 381  
**Внимание** 292, 374  
**Внушение** 281  
**Возбуждение, генерализация** 68  
— иррадиация 69, 71  
— концентрация 71  
— специализация 69  
**Восприятие высоты звука** 425  
— речи 430
- Гаплоидный** 239  
**Геликотрема** 386, 389  
**Генерализация** 68  
**Гены ранние** 176  
**Гетерохрония** 455  
**Гидра пресноводная** 5  
**Гиперстения** 444  
**Гипнабельность** 280  
**Гипноз** 270  
**Гипоталамус** 228, 250  
**Гипофиз** 216, 452  
**Гиппокамп** 157, 159, 176, 227, 285  
**Голод** 114, 210  
**Гомеостаз** 23  
**Громкость** 421
- Движения глаз** 379  
**Двухолмия верхние** 371  
— нижние 410  
**Дельфин** 93, 438—441  
**Депривация** 190  
**Детекторы** 353—355  
**Деятельность рассудочная** 200  
— сигнальная 36  
**Доминанта** 40, 216  
**Доплера эффект** 437  
**Драйв** 114
- Жидкость чернильная** 149
- Забывание** 289  
**Закон психофизики** 350  
**Залечатление, см. Импринтинг**

- Запоминание 289  
 Зоофизиология 106  
 Зрение бинокулярное 367  
 Зубчатая фасция 158
- Избегание** 149  
**Импринтинг** 188  
**Индекс цефализации** 6  
**Индукция** 80  
**Инсайт** 138  
**Интерлейкин** 254  
**Интерференция** 298, 306  
**Интуиция** 224  
**Иррадиация возбуждения** 74  
 — торможения 75  
**Истерия** 444
- Камера оперантная** 130  
**Карта когнитивная** 139  
**Кататония** 444  
**Клетки волосковые** 388, 398, 399  
**Коленчатое тело** 358, 402  
**Коллатерали Шаффера** 158  
**Колонка** 365  
**Коммуникация** 477  
**Консолидация** 172, 175, 304  
**Контрвнушение** 282  
**Концентрация возбуждения** 74  
 — торможения 75  
**Конфабуляции** 285  
**Кортиев орган** 388, 389  
**Кривая обучения** 127
- Лабильность** 66  
**Лабиринт** 130, 506, 507  
**Лягушка** 353
- Мамиллярные тела** 159, 218, 215, 286  
**Маскировка звука** 418  
**Меланхолик** 233  
**Мембрана базиллярная** 394, 395  
 — покровная 395  
**Механизм врожденный разрешающий** 195  
**Микроэлектрод** 516  
**Миндалина** 227  
**Модальность** 348  
**Модель нервного стимула** 166
- Мозолистое тело** 333  
**Моллюски** 142  
**Мотивация** 207, 211, 215, 219  
**Мотонейрон** 168  
**Мыши летучие** 432
- Настройка условнорефлекторная** 89  
**Неврастения** 444  
**Нарколепсия** 258  
**Невроз** 442  
**Нейробиология** 24, 243  
**Нейроны гностические** 112, 378  
 — командные 142  
 — цветооппонентные 365  
**Нерв зрительный** 358  
 — слуховой 400, 404
- Обезьяна** 94, 480—483, 492  
**Облегчение** 166, 171  
**Обучение латентное** 139  
**Озарение, см. Инсайт**  
**Олигофрения** 473  
**Онкогены** 177  
**Онтогенез** 454  
**Оперант** 134  
**Ответ** 132
- Память** 166, 171, 284, 303, 311  
**Парасомнии** 268  
**Переключение условно-рефлекторное** 90  
**Период сенситивный** 188  
**Пластичность** 154, 177  
**Плейотропия** 13  
**Поведение поисковое** 186  
 — конфликтное 198  
 — двигательное 462  
**Подкрепление** 114, 134  
**Подход когнитивный** 288  
**Поле рецептивное** 353—355  
**Полигения** 12, 240  
**Полупроницаемость мембран** 10  
**Порог** 348  
**Потенциал внутриулитковый** 397  
 — вызванный 510  
 — микрофонный 396  
**Потенциация посттетаническая** 157  
 — гетеросинаптическая 164  
**Потребность** 219, 222, 229

- Привыкание 5, 166  
 Прозопагнозия 377  
 Протеинкиназы 173  
 Простагландины 255  
 Психика 183  
 Психоакустика 413  
 Психогенетика 240  
 Психофизика 348  
 Птицы 384, 438  
 Путь перфорирующий 158  
 Пчела 477—479
- Раппорт** 272, 280  
**Распознавание образов** 298  
**Растормаживание** 62  
**Реакция** 247  
 — оперантная 134  
 унитарная 39, 151  
**Регистры сенсорные** 293  
**Рептилии** 382  
**Речь** 463  
 — внутренняя 484  
**Рефлекс акустический** 394  
 — безусловный 13, 36, 37, 40  
 — —, классификация 37  
 — — ориентировочный 38  
 — глотания 42  
 — защитный 38, 148  
 — подготовительный 39, 113  
 — сохранительный 39  
 — суммационный 5  
 — условный 36, 42, 504  
 — — ассоциативный 92  
 — — второго порядка 91  
 — —, виды 87  
 — —, генерализация 68  
 — — запаздывающий 44  
 — — инструментальный 109, 505  
 — — интероцептивный 44  
 — —, классификация 43  
 — — классический 109  
 — — на время 43  
 — — на отношение 92  
 — — наличный 44  
 — — натуральный 43  
 — — оборонительный 116  
 — — отставленный 44  
 — — пищевой 114  
 — — —, стадии формирования 115
- — подражательный 91  
 — — проприоцептивный 44  
 — — следовой 45  
 — — совпадающий 44  
 — —, специализация 69  
 — —, тормоз 50  
 — — на цепь раздражителей 93  
 — — экстероцептивный 44  
 — цели 208  
**Ритмы ЭЭГ** 508
- Саккады** 374  
**Сангвиник** 233  
**Связь временная (условная)** 46, 121  
**Серотонин** 172, 251  
**Синдром Балинта** 339  
 — Дауна 240  
 — Дрейлиха 216  
 — Клайнфельтера 240  
 — корсаковский 285  
 — Симондса 216  
**Синестезия** 313  
**Система вторая сигнальная** 14, 108, 483  
 — гностическая 114  
 — зрительная 358, 459  
 — лимбическая 14, 249  
 — мотивационная 114  
 — орексиновая 258  
 — ретикулярная 122, 246  
 — сенсорная 352  
 — функциональная 209, 320, 456  
**Символизация** 483  
**Синапс Хебба** 11  
**Системогенез** 455  
**Слепозрение** 377  
**Слово** 485  
**Слуховые центры** 409  
**Сновидения** 261  
**Сознание** 15  
**Сомнамбулизм** 269  
**Сон** 243, 246  
 —, стадии 252  
 —, циклы 251  
**Сонливость** 268  
**Спонтанность** 194  
**Стереотип** 89, 102  
**Стереотипия** 99  
**Стивенса функция** 350

- Стимул-объект 111  
Стимул ключевой 187  
Сторожевой пункт 272, 280  
Суммация 426  
Сшибка 446
- Таламус 159  
Темперамент 241  
Тест Вада 330  
Типы высшей нервной деятельности 233, 446  
Томография 513  
Торможение безусловное 49  
— внутреннее 50  
—, иррадиация 69, 75  
—, концентрация 71  
— угасательное 51  
— условное 50, 64  
— центральное 31  
Тормоз гаснущий 50  
— постоянный 50
- Уздечка 159  
Улыбка 462
- Фактор транскрипции 176  
Фасилитация см. Облегчение  
Фенотип 238  
Феромоны 188  
Фиксированные комплексы действий 151  
Фиксированные действия 154  
Филогенез условных рефлексов 106
- Физиология сравнительная 106  
— эволюционная 106  
Флегматик 233  
Формация ретикулярная 246  
Френология 23, 318  
Фрустрация 221  
Функция 317
- Характеристическая частота 404  
Ходьба 462  
Холерик 233
- Целесообразность 25  
Центр голода 217  
— комбинационный 94  
— насыщения 217  
— рефлекторный 37  
— речевой 330  
Цитокины 254
- Часы биологические 43  
Чувствительность слуховая 415, 417
- Экспрессия генов 172  
Экстраполяция 201  
Электроэнцефалограмма 38, 507  
Эмоция 219, 221, 475  
Эпилепсия 322  
Этология 183  
Эхолокация 432, 438
- Ядра шва 256  
Язык 477, 484

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	3
Введение .....	5
Глава 1. Краткая история исследования поведения животных и человека .....	18
Глава 2. Основные понятия павловской физиологии высшей нервной деятельности .....	36
Глава 3. Движение нервных процессов — возбуждения и торможения — по коре больших полушарий .....	68
Глава 4. Виды условных рефлексов .....	87
Глава 5. Инструментальное обучение .....	109
Глава 6. Клеточные основы обучения и памяти .....	141
Глава 7. Нейробиологические механизмы поведения .....	182
Глава 8. Биологические мотивации .....	207
Глава 9. Типы высшей нервной деятельности .....	232
Глава 10. Нейробиология и психофизиология сна .....	243
Глава 11. Пограничные состояния сознания у человека .....	270
Глава 12. Психофизиология механизмов памяти .....	284
Глава 13. Локализация психических функций в коре больших полушарий мозга человека и проблема асимметрии больших полушарий .....	317
Глава 14. Физиология анализаторов (общие принципы организации) ..	346
Глава 15. Патология высшей нервной деятельности .....	442
Глава 16. Онтогенез высшей нервной деятельности .....	454
Глава 17. Физиологические механизмы второй сигнальной системы .....	477
Заключение .....	492
Приложение .....	503
Список литературы .....	520
Предметный указатель .....	523