

С. А. Лытаев, М. В. Александров,
М. С. Березанцева

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Учебное пособие



Санкт-Петербург
СПбСЭИ

Авторы:

Лытаев Сергей Александрович – заведующий кафедрой нормальной физиологии Санкт-Петербургского государственного педиатрического медицинского университета, главный научный сотрудник Российского нейрохирургического института им. проф. А. Л. Поленова (филиал НМИЦ им. В. А. Алмазова). В 2000–2006 гг. – профессор кафедры медицинской психологии и психофизиологии СПбГУ, доктор медицинских наук, профессор;

Александров Михаил Всеволодович – заместитель директора Российского нейрохирургического института им. проф. А. Л. Поленова (филиал НМИЦ им. В. А. Алмазова), заведующий НИО клинической нейрофизиологии и эпилептологии, доктор медицинских наук, профессор;

Березанцева Мария Сергеевна – доцент кафедры зоологии Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена. Имеет 15-летний опыт преподавания физиологии ВНД и сенсорных систем, психофизиологии, нейрофизиологии, физиологии психической деятельности человека на кафедре медицинской психологии и психофизиологии СПбГУ, кандидат биологических наук.

Рецензенты:

Блазгин А. А. – д-р психол. наук, д-р мед. наук, профессор, зав. кафедрой авиационной и космической медицины Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова;

Сысоев В. Н. – д-р мед. наук, профессор, зав. кафедрой военной психофизиологии Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова

Лытаев С. А.

Л86 **Психофизиология : учеб. пособие / С. А. Лытаев, М. В. Александров, М. С. Березанцева.** – Санкт-Петербург : СпецЛит, 2018. – 256 с.
ISBN 978-5-299-00867-2

В последние 10–15 лет в нашей стране явно возрос интерес к психологии и, соответственно, к психологическому образованию. Это способствовало появлению и развитию новых форм обучения, существенно отличающихся от традиционных, классических методов. В частности, на базе высшего психологического образования (гуманитарного, естественно-научного, медицинского, технического и др.) функционируют циклы переподготовки, повышения квалификации, ускоренного второго высшего образования. Имеющаяся учебная литература, особенно по естественно-биологическим дисциплинам, не всегда является адекватной для таких форм обучения, что ставит обучающихся в затруднительное положение. На основании большого опыта, накопленного на факультете психологии СПбГУ, во ВМедА им. С. М. Кирова, в СПбГПМУ, авторы представили учебное пособие по психофизиологии в соответствии с планами подготовки указанных форм обучения, доступное всем категориям обучающихся. Этими соображениями объясняется структура издания, посвященного морфофункциональной характеристике нервной системы, физиологии сенсорных систем, физиологии высшей нервной (психической) деятельности и современным методам исследования в психофизиологии.

Учебное пособие предназначено для студентов психологических факультетов, а также может быть использовано студентами медицинских вузов при изучении соответствующих разделов физиологии, будет полезным клиницистам – неврологам, психиатрам, клиническим психологам.

УДК 612.821

СОДЕРЖАНИЕ

Введение. Психофизиология – естественно-научная основа психологических наук	5
---	---

Раздел I

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

1. Физико-химические основы жизни	14
2. Принципы и механизмы управления в живых системах	18
3. Строение, свойства и функции нейрона	23
4. Свойства и взаимодействие нервных центров	39
5. Функции нервной системы	43

Раздел II

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ (ВОСПРИЯТИЕ)

1. Общие закономерности функционирования сенсорных систем	57
2. Зрение	75
3. Слух	99
4. Статокинетическая чувствительность	118
5. Вкус	127
6. Обоняние	132
7. Осязание	138
8. Терморегуляция	144
9. Кинестетическая чувствительность	150
10. Интероцепция	159
11. Боль	164

Раздел III

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

1. Вниманье	175
2. Память	178
3. Научение	182

4. Эмоции	189
5. Речь	194
6. Мышление. Разум. Интеллект	198
7. Проблема сознания в практической психологии	202
8. Психосоматическое взаимодействие	212
9. Поведение	216
10. Типы высшей нервной деятельности. Темперамент	221
11. Дискуссионные проблемы психофизиологии	223

Раздел IV

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

1. Электроэнцефалография. Нейрофизиологические основы	227
2. Вызванные потенциалы мозга	241
3. Условное негативное отклонение (Е-волна): электрофизиологический коррелят условного рефлекса	246
4. Электрическая активность кожи. Сверхмедленные физиологические процессы	248
5. Другие методы в психофизиологии	252
Литература	255

ВВЕДЕНИЕ

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ – ЕСТЕСТВЕННО-НАУЧНАЯ ОСНОВА ПСИХОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Психофизиология по своему существу отражает последний этап становления современной психологии. Представления о природе души, психики формировались на протяжении нескольких тысячелетий. Их развитие самым тесным образом связано, в первую очередь, с теологией и философией и отражает не закончившуюся и до настоящего времени весьма острую дискуссию между материализмом и идеализмом о соотношении между материей и сознанием. Несмотря на смелые высказывания Аристотеля о душе как функции тела, психология на протяжении практически всей своей истории, по крайней мере до середины XIX в., в своих теоретических построениях базировалась фактически на противоположной позиции. Это приводило к ярко выраженному субъективизму, возможности существования концепций без необходимой объективной аргументации, неспособности решать выдвигаемые жизнью многие практические вопросы. По этим же причинам основным методическим приемом в психологии на протяжении этого очень длительного этапа своей истории являлась интроспекция.

Принципиальные изменения наметились, когда в психологию пришли естествоиспытатели – физики, биологи, врачи. На протяжении XVIII в. как раздел медицины формируется психиатрия, и она ставит перед психологией очень большое количество конкретных вопросов, ответы на которые дать пока еще не представлялось возможным.

В первой половине XIX в. идет становление психофизики – своеобразного сотрудничества физиологов, физиков, математиков. Ее усилия направлены, в первую очередь, на изучение механизмов функционирования органов чувств, в частности – зависимости субъективных характеристик сенсорных феноменов от объективных физических параметров раздражителя, физических механизмов функционирования органов чувств, механизмов биоэлектrogenеза. Таким образом, методология и методические возможности естествознания стали использоваться для объективного изучения субъективных феноменов. Основоположниками этого направления явились: во Франции – П. Бутер, в Германии – И. Мюллер, Э. Г. Вебер, Г. Т. Фехнер, Г. Гельмгольд, Э. Дюбуа-Реймон, Э. Геринг и др. Именно это направление, т. е. психофизика, биофизика органов чувств, электрофизиология сенсорных процессов, и явилось непосредственным предшественником психофизиологии.

Практически одновременно, но в известной степени автономно формировался и другой подход – нейрофизиологическое обоснование психических процессов. Самым конкретным образом эти проблемы были поставлены нашим выдающимся соотечественником, отцом русской физиологии И. М. Сеченовым. Его работы

«Рефлексы головного мозга» (1863, первоначальное название «Попытка ввести физиологические основы в психические процессы»), «Кому и как разрабатывать психологию» (1873) не утратили своей актуальности и в наше время, а порой даже являются предметом жарких дискуссий. С полным основанием можно считать, что высказанные в них идеи послужили отправной точкой для фундаментальных исследований по нейрофизиологии психики в XX в., начиная прежде всего с работ В. М. Бехтерева и И. П. Павлова.

Выдающуюся роль в сближении психологии и естествознания сыграл немецкий исследователь – врач, психолог, физиолог, философ, языковед Вильгельм Вундт (1832–1920), которого с полным основанием называют основоположником современной психологии. Как врач он хорошо понимал значимость психологии для практики, и не только для медицины, но и для педагогики, антропологии, техники и других областей человеческой деятельности. Как физиолог он реально оценил возможности естествознания, в частности физиологии, для решения актуальных теоретических и практических проблем в психологии. Как психолог, сформировавшийся на базе естественно-научного образования и опыта, он лучше других понимал, как использовать методологию, достижения и методы естествознания в психологии.

В. Вундт выполняет серию блестящих работ, формально по физиологии, но имеющих непосредственное отношение к психике: «Учение о мышечных движениях» (1858), «Материалы к теории чувственного восприятия» (1858–1862), «Очерки по теории восприятия» (1862), «Психология с точки зрения естествознания» (1862), «Лекции о душе человека и животных» (1863, издание их в России было запрещено цензурой). В 1873–1874 гг. выходит его фундаментальный труд «Основания физиологической психологии». В 1879 г. в Лейпциге он создает первую в мире лабораторию экспериментальной психологии, которая через два года переезжает в институт. В 1881 г. основывает первый в мире психологический журнал под названием «Философские исследования», а в 1885 г. – Общество физиологической психологии. В этот же период им формируется система психологического образования.

Вундт выдвинул план разработки физиологической психологии как особой науки, использующей метод лабораторного эксперимента для «расчленения» сознания на элементы. Предметом психологии он считал непосредственный опыт – доступные самонаблюдению явления или факты сознания. Согласно Вундту, высшие психические процессы (речь, мышление, воля) недоступны эксперименту и поэтому должны изучаться культурно-историческим методом. Это был неизбежный для того времени дуализм, но без него были невозможны дальнейшие шаги естественно-научного изучения психики.

Термин «физиологическая психология», без особой на то причины, постепенно трансформировался в психофизиологию. В настоящее время используются оба эти термина, хотя последний значительно чаще. Можно встретить иногда точку зрения о разном их содержании, но приводимые доводы неопределенны и неубедительны.

С учетом истории и существа вопроса В. Вундта можно считать основоположником психофизиологии как междисциплинарной области знаний, нашедшей свое место в системе как психологических, так и биологических наук.

Идеи В. Вундта оказались очень привлекательными. Пройти у него стажировку, поработать в его лаборатории считали необходимым психологи, психиатры, физиологи.

ги со всех концов мира. В числе первых стажеров из России был блестящий психиатр, невропатолог, нейроанатом, нейрофизиолог, основоположник отечественной психологии В. М. Бехтерев (1857–1927). Ему принадлежит заслуга создания лаборатории экспериментальной психологии в Казанском университете и в Военно-медицинской академии, где его деятельность была особенно плодотворной. Руководимая им кафедра вела интенсивную лечебную работу по психиатрии и невропатологии. Здесь впервые в мире была создана нейрохирургическая операционная. При кафедре функционировали научные лаборатории по анатомии нервной системы, физиологии нервной системы, психофизиологии (экспериментальной психологии). Здесь впервые в России, по существу, началась подготовка профессиональных психологов.

Стараниями В. М. Бехтерева был создан ряд научно-исследовательских, лечебных и учебных учреждений, в том числе и Психоневрологический институт, в настоящее время носящий его имя. Его психологическая школа оказала решающее влияние на развитие психологии в России.

Первым, кто бескомпромиссно ввел экспериментальный физиологический метод для изучения психической деятельности, был наш выдающийся соотечественник И. П. Павлов (1849–1936). Однако трудностей было очень много. Отталкиваясь от факта психически детерминированного слюноотделения у собаки, И. П. Павлов более 30 лет своей жизни посвятил изучению физиологии высшей нервной деятельности, под которой он понимал именно психическую деятельность, употребляя эти два термина как синонимы, но отдавал предпочтение первому, стремясь выделить физиологические аспекты проблемы. В 1903 г. на международном медицинском конгрессе в Мадриде он выступил с докладом «Экспериментальная психология и психопатология на животных». Эта дата формально считается началом исследований по физиологии высшей нервной (т. е. психической) деятельности.

Будучи по характеру резким человеком, И. П. Павлов решительно отказался от традиционной психологической терминологии, заменив ее классической физиологической. Однако было бы неверным утверждать, как это иногда искаженно представляют, что он отрицал психологию как таковую. Скорее наоборот, он способствовал ее развитию. Вот почему за рубежом, где мало знакомы с историей русской науки, нередко говорят, что в России было двое Павловых – один знаменитый физиолог, лауреат Нобелевской премии, внесший крупный вклад в физиологию кровообращения и пищеварения. Другой – известный психолог, давший принцип раскрытия механизмов психической деятельности.

По И. П. Павлову, высшая нервная (т. е. психическая) деятельность базируется на двух основных механизмах – механизме условного рефлекса и механизме анализатора. Вся его последующая деятельность и исследования его многочисленных учеников, помощников, руководимых им научно-исследовательских коллективов были направлены на изучение свойств и закономерностей именно этих двух физиологических феноменов. Однако он никогда не отрицал возможности и других исследовательских подходов, но свои интересы сосредоточил именно на этих, что послужило основанием для предпосылок канонизировать в физиологии саму личность И. П. Павлова и возвести в ранг догматов некоторые из его положений учения о высшей нервной деятельности. Особенно наглядно это отразилось в материалах и решениях Объединенной научной сессии АН СССР и АМН СССР, посвященной проблемам учения академика

И. П. Павлова (1950), и Всесоюзного совещания по философским вопросам физиологии высшей нервной деятельности и психологии. Следствием этого является бытующая точка зрения, особенно в учебной литературе, что физиология ВНД и психофизиология являются различными дисциплинами. На наш взгляд, достаточных оснований для такого разделения нет, и можно избежать многих противоречий, если, наоборот, между ними поставить знак равенства.

На протяжении XX в. благодаря совершенствованию нейрофизиологических, электрофизиологических, нейроморфологических, биофизических, биохимических методов, широкому использованию наблюдений за больными (по Павлову, болезнь – это эксперимент, поставленный самой жизнью), особенно в клиниках психиатрии, нейрохирургии, неврологии, а также и в соматических клиниках, появилась возможность раскрыть фундаментальные закономерности в деятельности головного мозга, что значительно расширило наши представления о физиологических механизмах психической деятельности и упрочило фактологическую базу психофизиологии.

В 1982 г. была создана Международная организация психофизиологии, ассоциированная с Организацией Объединенных Наций. Определение этой дисциплины, предложенное ее экспертами, можно взять за основополагающее. С некоторой конкретизацией оно может звучать следующим образом.

Психофизиология – это междисциплинарная область знаний (касающаяся, в частности, психологии, биологии и медицины) о физиологических механизмах психической деятельности, ее влиянии на соматические процессы, а также о вегетативном обеспечении психики.

Отдавая предпочтение этому определению, следует иметь в виду, что существует и гораздо более осторожная точка зрения. Согласно последней, причинно-следственные связи между психическим и физическим отрицаются. Физиологические процессы рассматриваются как синхронно протекающие реакции, может быть, лишь только инициированные психическими процессами. Иногда даже утверждается принципиальная невозможность раскрыть физиологическую природу психического. Справедливости ради следует заметить, что для этого имеются определенные основания. Достаточно велик перечень психических явлений, о физиологической природе которых известно настолько мало, что она полностью отрицается. И, конечно же, самый сложный вопрос – как объективное превращается в субъективное? Этот вопрос, очевидно, в достаточной полной мере может быть раскрыт на более высокой ступени наших естественно-научных знаний и более глубоких теоретических обобщений. Психофизиология ждет свою теорию относительности! И это крайне необходимо самой психологии, даже хотя бы для того, чтобы опровергнуть великого Л. Фейербаха, который писал: «Никакая наука не водила человека больше за нос и не выдавала свои измышления за действительность, чем психология».

Предметом психофизиологии являются психические процессы и состояния, на раскрытие физиологических механизмов которых направлены ее исследования. Конкретно это представлено следующими разделами.

1. Восприятие как совокупность процессов, обеспечивающих формирование идеальной (субъективной) модели объективно существующей реальной действительности. Следует заметить, что восприятие как в филогенезе, так и в онтогенезе играет ключевую роль в формировании психики, является естественно-научной основой гносеологии.

2. Уровень психической активности (иногда обозначаемый расширительно – функциональные состояния) – характеристика состояния психики человека, обусловленного неспецифической активацией нервной системы. Этот раздел включает и цикл «сон–бодрствование».

3. Эмоции как комплексная реакция целостного организма на воздействующий раздражитель, воспринимаемую информацию или результат собственных действий, проявляющаяся в субъективных переживаниях, специфических двигательных актах, разнообразных изменениях висцеральных функций.

4. Внимание – специфическое состояние психики, характеризующееся селективной ее направленностью на определенную деятельность или восприятие определенной информации.

5. Научение – выработка новых форм реагирования на воздействия, с которыми человек ранее не сталкивался или значимость которых меняется на протяжении индивидуальной жизнедеятельности, т. е. выработка и закрепление новых форм реагирования, адекватных биологическим, физиологическим, психологическим и социальным потребностям. Этот раздел включает и феномен условного рефлекса (который в психологии нередко обозначают как ассоциативное обусловливание).

6. Память, представляемая как совокупность процессов, обеспечивающих восприятие, запечатление, хранение, воспроизведение и утрату (забывание) информации.

7. Речь, относимая к числу психических функций, принципиально отличающих человека от других представителей животного мира. Речь обычно определяют через ее коммуникативную способность, т. е. эволюционно выработанную форму общения людей с помощью звуковых и зрительных абстрактных сигнальных раздражителей, благодаря чему возникла возможность передавать информацию не только непосредственно от человека к человеку, но и на гигантские расстояния, а также получать из прошлого и передавать в будущее.

8. Мышление (по К. К. Платонову) – это психическая деятельность, направленная на обобщенное и опосредованное познание объективной действительности путем раскрытия связей и отношений, существующих между познаваемыми предметами и явлениями.

9. Темперамент (по И. П. Павлову, типы высшей нервной деятельности) – типовые индивидуальные особенности психики человека, обусловленные силой, уравновешенностью и подвижностью нервных процессов (возбуждения и торможения), а также соотношением между первой и второй сигнальными системами действительности.

10. Поведение – целостная осознаваемая активность человека, направленная на удовлетворение биологических, физиологических, психологических и социальных потребностей.

11. Проблема сознания. Одна из самых сложных проблем в психофизиологии, поэтому ее конструктивно можно рассматривать применительно только к некоторым практическим аспектам психологии. В физиологии, по П. В. Симонову, сознание понимают как «знание, которое с помощью слов, математических символов и обобщающих образов художественных произведений может быть передано, стать достоянием других членов общества, в том числе и других поколений...». В более общем виде применительно к задачам практической психологии сформировалось представление о сознании как интегральной характеристике психики человека, отражающей степень

адекватности его поведения биологическим и социальным условиям.

12. Психосоматическое взаимодействие. Этот раздел включает роль психики в регуляции двигательных и висцеральных (вегетативных) функций, а также влияние этих функций на состояние психики. Соответственно разделяют психомоторику и психовегетатику.

Этот перечень основных теоретических и прикладных проблем психофизиологии следует понимать как комплексную, тесно взаимосвязанную характеристику психики с учетом ее филогенеза. Вместе с тем достаточно очевидно, что этот перечень значительно беднее всего многообразия психических феноменов. Это несоответствие объясняется ограниченностью на сегодняшний день возможностей физиологии в расшифровке механизмов всего богатства психических явлений. Однако это не принципиальная ее неспособность, а лишь только вопрос времени.

Психофизиология, как вполне сформировавшаяся к настоящему времени научная и учебная дисциплина, базируется на своей методологии, т. е. основополагающих концепциях, составляющих фундамент этой области знаний. К числу таких концепций относятся следующие.

1. Принцип детерминизма как методологический принцип естествознания в целом. Всякое явление имеет свою причину, обуславливающую это явление. При этом, конечно же, следует хорошо осознавать, что факторов, влияющих на развитие того или иного события, достаточно много, и далеко не всегда они полностью известны и понятны. Поэтому принцип причинной обусловленности непременно предполагает и вероятностную характеристику рассматриваемых причинно-следственных связей.

2. Материальная природа идеального. Это положение предполагает, что всякое психическое явление имеет материальную природу, т. е. конкретный морфологический (анатомический) субстрат, непременно включающий нервные структуры и протекающие в них процессы, в основе которых лежат биофизические и биохимические механизмы и на которых формируются более высокие уровни функциональной организации. В их числе особая роль принадлежит нейрофизиологическим процессам.

3. Психосоматическое единство в организации человека. Разделение естества человека на душу и тело имеет глубокие, а стало быть, прочные исторические корни. Вот поэтому прочно устоялось представление, непреложное в теологии и в настоящее время, что жизнь человека, его тела прекращается, когда его покидает душа. С позиций современного естествознания такие представления имеют только исторический интерес. Вместе с тем естественное, адекватное телесное (соматическое) функционирование (например, моторика, кровообращение, дыхание и т. п.) возможно только при обязательном участии психических регуляторных механизмов. А с другой стороны, психическая активность есть результат деятельности соматических структур и процессов. Тем более что, строго говоря, по современным представлениям, и голова, и нервная система – это составные части сомы, т. е. тела человека.

4. Биосоциальная сущность человека. Человек, будучи во всех смыслах представителем животного мира, приобрел сугубо специфические черты в связи с пребыванием в социальной среде, ставшие его на принципиально новое место в живой природе. С одной стороны, человек как биологическая особь со всеми присущими ему видовыми чертами может сформироваться только в человеческой среде. В особенности это касается высших психических функций – речи, мышления, сознания. Наука знает мно-

го примеров (и практически без исключений), когда люди, проводившие ранее детство среди диких животных, не только утрачивают способность к развитию многих психических функций, но даже как биологические особи становятся нежизнеспособными и погибают в юном или молодом возрасте.

С другой стороны, следует признать, что все аспекты социального бытия человека в своей первооснове имеют биологическую природу. Ведь социум – не искусственная организация жизни людей, а естественное следствие биологической эволюции, один из уровней организации живой материи.

Психофизиология как междисциплинарная область знаний при решении исследовательских задач использует комплексный методический подход, который включает в себя следующие аспекты.

Во-первых, психофизиологическое исследование, как правило, начинается с субъективной (интроспективной) характеристики изучаемого психического явления. При этом весьма целесообразным является использование не только отчетов обследуемых лиц, но и профессиональный самоэксперимент, который позволяет лучше понять субъективную феноменологию.

Во-вторых, использование специфических методов экспериментальной психологии в сочетании с психометрикой, что позволяет дать количественную объективную характеристику изучаемой психической феноменологии.

В-третьих, привлечение богатого методического арсенала, позволяющего объективно зарегистрировать с соответствующей количественной обработкой и достаточно определенной морфологической характеристикой биофизические, биохимические и нейрофизиологические процессы, сопровождающие субъективные явления. По этому поводу имеется обширная литература, накоплен громадный фактологический и аналитический опыт, который позволяет с достаточной степенью определенности судить о взаимосвязи психических и физиологических процессов. Из этого вовсе не следует, что преодолены все принципиальные и технические трудности, возникающие на этом пути.

В-четвертых, использование клинического материала. Очень убедительно об этом говорил И. П. Павлов, отмечая, что болезнь – это эксперимент, поставленный самой жизнью. Клиническая психофизиология накопила очень богатый материал в наблюдениях за психическими, неврологическими, нейрохирургическими, соматическими больными, который позволяет достаточно определенно судить о морфологическом субстрате психических явлений, его внутриорганизменных причинах и следствиях. Убедительным доказательством эффективности такого подхода служит появление в системе психологических наук нейропсихологии, создателем которой был отечественный исследователь А. Р. Лурия (1902–1977).

И в-пятых, использование биологических моделей, т. е. проведение экспериментов на животных, включая раздражение, разрушение и удаление мозговых структур с, естественно, достаточным сравнительно-физиологическим и сравнительно-психологическим обоснованием.

Совокупность таких методических подходов при их непременно комплексном применении позволяет психофизиологии успешно продвигаться в углублении своих представлений о природе психики.

Современная психофизиология базируется на ряде фундаментальных открытий в биологии и, в частности, в области нейрофизиологии. Среди них следует выделить

как наиболее значимые следующие:

- формирование представлений о клеточном строении нервной системы и нейроне как структурно-функциональной единице нервной системы, свойствах и функциях нейрона, биофизических механизмах нервного импульса;
- открытие синапса, механизмов возбуждительного и тормозного взаимодействия между нейронами, роли химических (нейротрансмисмиттерных и нейромодуляторных) факторов в реализации такого взаимодействия;
- расшифровка механизмов кодирования и передачи информации в нервной системе о воздействующих факторах внешней и внутренней среды;
- установление принципов функциональной организации нервной системы, ее специфических и неспецифических механизмов, механизмов доминанты, общего конечного пути, интеграции в деятельности мозга, биологической обратной связи, функциональной асимметрии мозга.

Достигнуто понимание ассоциативной деятельности различной степени сложности, от клеточного до системного уровня, от обуславливания до эвристических возможностей, что, можно полагать, лежит в основе отражательной функции мозга.

Весьма продуктивным оказалось рассмотрение становления психических функций в филогенезе и онтогенезе, определение генотипических и фенотипических компонентов психики.

По существу, все эти достижения нейрофизиологии объединяет разработанная П. К. Анохиным концепция функциональной системы, которая оказалась особенно плодотворной для понимания механизмов поведенческой активности, в которой интегрируется большинство психических процессов.

Все это свидетельствует, что накапливается фактический материал, который укрепляет тенденцию к сближению психологии, ее гуманитарной составляющей и естествознания, прежде всего, с биологией во всей широте ее современных аспектов. Однако это еще не означает, что дело только за накоплением фактических данных. Существуют выраженные антагонистические методологические подходы к решению вопроса о сущности души. Это положение выразительно демонстрируется нижеследующими высказываниями.

Швейцарский психолог, психиатр, основатель аналитической психологии, последователь З. Фрейда Карл-Густав Юнг (1875–1961): «Вероятно, придет день, когда биолог, и не только он, но и физиолог, протянут руку психологу и встретится с ним в туннеле, который они взялись копать с разных сторон горы неизвестного».

Выдающийся отечественный психолог, основатель факультета психологии Московского государственного университета А. Н. Леонтьев (1903–1979): «Вот уже почти столетие, как мировая психология развивается в условиях кризиса ее методологии. Расколовшись в свое время на гуманитарную и естественно-научную, описательную и объяснительную, система психологических знаний дает все новые и новые трещины, в которых кажется исчезающим сам предмет психологии».

Широко известный английский психолог Г. Дж. Айзенк (1916–1997): «Психология является ребенком двух весьма несхожих родителей: философии, в которой возникли многие из ее первых задач, и физиологии, в которой были предложены многие из ее первых методов».

Ободрающие скептически эту ситуацию охарактеризовала Encyclopedia Britannica: «Бедная, бедная психология! Сперва она утратила душу, затем психику, затем созна-

ние и теперь испытывает тревогу по поводу поведения» (1963, vol. 18, p. 482).

Наверное, сейчас уже трудно оспаривать, что настоящее и будущее психологии с оптимизмом может восприниматься только через тенденцию к конструктивному взаимодействию психологии и естествознания.

Психофизиология, являясь естественно-научной базой психологии в целом, представляет собой таковую и для ее практических ветвей, т. е. областей применения психологических знаний в различных сферах практической деятельности: социальная работа, юриспруденция, педагогика, медицина, спорт, эргономика и др. В первую очередь обращают на себя внимание следующие аспекты.

1. Учет психологических возможностей и особенностей человека при организации его быта и деятельности во всем их разнообразии. Можно было бы привести множество примеров, когда забвение этого положения или некомпетентность в практической психологии приводят к многократному снижению эффективности деятельности человека и наносят вред его здоровью.

2. Разработка принципов, методов, способов психотропных воздействий, т. е. таких воздействий, которые оказывают достаточно выраженное влияние на психические состояния, процессы и свойства. Это направление характеризуется также весьма широким разнообразием. Психотропное воздействие могут оказывать информационные (слово, семантика какого-либо сигнала), физические (механические, световые, тепловые, электрические, магнитные и многие другие), химические (лекарственные средства, разнообразные биологически активные вещества) и биологические (растительные и животные) факторы. Следует иметь в виду, что такие воздействия могут не только четко осознаваться, но и реализовываться на подсознательном и бессознательном уровнях. Следовательно, с технической точки зрения, ими можно воспользоваться без учета желания человека, т. е. они могут быть применены не только во благо, но и во зло.

3. Разработка методов самоконтроля и саморегуляции физического и психического состояния, адаптация его к конкретной ситуации. Это, безусловно, возможно и целесообразно в обычных, повседневных условиях, но особенно важно при экстремальных ситуациях – при наличии угрозы для жизни или когда неправильная деятельность человека может привести к катастрофическим последствиям.

4. Данные психофизиологии уже достаточно давно и с высокой социальной и экономической эффективностью используются при профессиональном отборе, профессиональной ориентации и рациональном распределении по специальностям.

5. Имеются достаточные основания, чтобы отдельно указать на использование психофизиологии для понимания генеза психической и психосоматической патологии, а также для разработки методов диагностики, рациональной терапии, в том числе и психотерапии.

Психофизиология – бурно развивающаяся область человеческих знаний, она энергично разрабатывается и психологами, и физиологами. Это именно тот туннель, по которому психология и физиология идут навстречу друг другу.

Раздел I

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Рассмотрение физиологических основ психики невозможно без четких и фактологически конкретных представлений об основных концепциях, о сущности жизнедеятельности и том субстрате, который является конечным этапом механизмов формирования психических процессов. Вот поэтому, учитывая целевое предназначение данного учебного пособия, представляется в первую очередь необходимым рассмотреть те естественно-научные положения, которые представляют основу современных представлений о сущности жизни.

1. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЖИЗНИ

С самых древних времен, уходящих далеко вглубь даже до античных времен, появление самого вида *homo sapiens* (человек разумный) неизбежно привело к появлению с точки зрения современных знаний примитивных представлений о сущности жизни. И как бы они ни были далеки от истины, это был первый шаг к истине. На протяжении длительного времени господствовало представление о «жизненной силе» (*vis vitalis*), которая и представлялась основным механизмом жизни.

Комплексное накопление знаний и в античные времена, и в мрачное время средневековья, и особенно в эпоху Возрождения подготовило почву для появления фундаментальных концепций, которые и явились теоретической основой современной биологии. Безо всякого преувеличения, усилиями естествоиспытателей XIX в., который с полным основанием называют золотым веком в развитии физиологии, и был создан этот фундамент современности. И это было достигнуто не только техническим прогрессом в совершенствовании методических приемов, но и уже созревшей до необходимого уровня возможностью формулировки принципиальных методологических и теоретических представлений. Среди них как наиболее существенные следует выделить следующие.

В 1839 г. немецкие исследователи **М. Шлейден** и **Т. Шванн** на основе накопленного к тому времени большого количества микроскопических данных о строении тканей растительных и животных организмов сформулировали *клеточную теорию*, основные положения которой можно выразить тремя принципиальными положениями. Во-первых, клетка является элементарным уровнем и структурно-функциональной единицей организации живой материи. Это совсем не исключает субклеточной, молекулярный уровень изучения жизни. Скорее наоборот – обосновывает необходимость и такого подхода. Во-вторых, все живые ткани состоят из клеток в их сложном разнообразии и взаимодействии. И в-третьих, клетка может произойти от клетки.

В 1842 г. немецкий сельский врач и естествоиспытатель **Р. Майер** сформулировал *закон сохранения энергии*, который физиками первоначально был отвергнут и лишь благодаря поддержке авторитетного в то время **Г. Гельмгольца** (немецкого врача, физиолога и физика) был принят научной общественностью как частный случай, применимый только к биологическим объектам. Лишь спустя некоторое время эти идеи

составили одну из фундаментальных концепций современного естествознания, исключений из которой пока еще не обнаружено. Следует заметить, что в психологии существуют такие понятия, как «психическая энергия», «биоэнергетика», «биополе» и т. п., которые не имеют никакого отношения к научному толкованию представления энергии как универсальной количественной меры движения материи и являются следствием терминологической некорректности и путаницы. В соответствии с современными представлениями, энергетическое обеспечение всех видов жизни жизнедеятельности человеческого организма достигается посредством биологического окисления питательных веществ: углеводов (главным образом глюкозы), жиров (глицерина и жирных кислот) и белков (аминокислот) через синтез макроэргических соединений аденозинтрифосфата (АТФ), аденозиндифосфата (АДФ) и креатинфосфата (КФ). Использование высокоэнергетических связей этих соединений обеспечивает все виды биологической работы: механической, химической и физико-химической, что охватывает все процессы, связанные с психикой.

В этом же 1842 г. немецким физиологом **Э. Дю Буа-Реймоном** был опубликован фундаментальный труд, обобщающий накопленные к тому времени многочисленные сведения о животном электричестве. Таким образом, было положено начало очень продуктивному направлению – *биоэлектрогенезу*, который в настоящее время рассматривается как один из универсальных механизмов, а потому и показатель процессов жизнедеятельности на всех уровнях организации живой материи, начиная с клетки.

На основании обобщения и анализа многочисленных данных о растительных и животных организмах, которые были накоплены во время длительного кругосветного плавания, в 1859 г. английским естествоиспытателем **Ч. Дарвином** была опубликована книга «Происхождение видов путем естественного отбора». С нее берет начало *теория эволюции*, явившаяся альтернативой существовавшим в то время представлениям о происхождении поразительного разнообразия живой природы. Хотя и в настоящее время находятся критики теории Дарвина, но нельзя не признать, что эволюционная теория, по существу, является единственной в полной мере обоснованной теорией в самом строгом смысле этого слова. Эволюционный подход позволяет не только «заглянуть» в далекое прошлое, но и результативно решать загадки природы и в настоящее время, одним из доказательств чего является успешная деятельность созданного в 1956 г. в Ленинграде по инициативе академика Л. А. Орбели Института эволюционной физиологии им. И. М. Сеченова АН СССР (с 1964 г. – Институт эволюционной физиологии и биохимии).

Механизм изменчивости был вскрыт благодаря появлению новой науки – *генетики*. В 1865 г. независимо друг от друга монах **Г. Мендель** в Чехии в опытах по скрещиванию гороха и врач **Ф. Гальтон** в Англии, анализируя наследование признаков у человека, заложили основу современных представлений этой науки. В частности, вскрыт материальный субстрат носителей наследственности (генотипической) и приобретенной (фенотипической) информации – дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК) кислоты. Открылись фантастические возможности контроля за этими процессами и управления ими.

В 1878 г. выдающимся французским физиологом **К. Бернаром** была сформулирована фундаментальная физиологическая концепция: «Поддержание постоянства внутренней среды есть условие свободного существования организма» (внутренняя

среда – комплекс жидкостей межклеточного пространства многоклеточного организма). В 1929 г. американский физиолог **У. Б. Кеннон** это положение с определенными дополнениями обозначил как *гомеостаз*. В физиологии, медицине эта концепция явилась основой для решения многих теоретических и практических проблем, а в психологии – для понимания механизмов поведения.

Во второй половине XIX и начале XX в. в физиологии и психологии оформляется как самостоятельная научная и учебная дисциплина «физиология высшей нервной деятельности», благодаря работам главным образом выдающихся русских ученых **И. М. Сеченова**, **В. М. Бехтерева** и **И. П. Павлова**, о чем более подробно будет сказано ниже.

Эти положения в конце 40-х гг. XX в. благодаря исследованиям, которые первоначально были направлены на решение очень насыщенных прикладных задач, были дополнены американским физиком и математиком **Н. Винером** новой наукой – *кибернетикой* – наукой об общих закономерностях управления и переработки информации в природе и обществе, во всех технических и биологических системах. А вместе с его соотечественником инженером и математиком **К. Э. Шенноном** (теория информации) привели к революционному этапу в развитии цивилизации человеческого общества благодаря появлению и бурному развитию *информатики*, поставившей на принципиально более высокую ступень возможности конструктивной и преобразующей деятельности, естественно-научного познания.

Таким образом, благодаря накопленному громадному количеству информации мы располагаем возможностью вместо туманного представления – *vis vitalis* – достаточно конкретно дать определение понятию «жизнь». Итак, *жизнь – это специфический обмен веществ, направленный на самообновление*. Специфичность этих обменных процессов заключается в следующем.

1. Обмен веществ охватывает громадное количество веществ и соединений различной степени сложности, среди которых следует выделить особую значимость веществ, присущих только живой природе. Это, прежде всего, *белки*, значимость которых заключается, во-первых, в их исключительной роли как основного пластического материала; во-вторых, из белков состоят *ферменты* – биологические катализаторы – абсолютно необходимый компонент основных химических реакций в организме. И, в-третьих, белки могут использоваться и в энергетических целях, правда, это уже критическая ситуация, связанная с использованием белков собственных тканей (исключая ситуацию, когда человек находится на преимущественно белковом питании).

Углеводы, не только растительного происхождения, но и плотоядных животных, являются основным источником энергии, ключевым звеном в химической системе оперативного энергообеспечения, и даже в тех случаях, когда в этих целях используются белки и жиры, то это происходит посредством *глюконеогенеза*, т. е. образования углеводов (в конечном итоге глюкозы) из неуглеводов. Кроме того, углеводы являются обязательным пластическим материалом.

Жиры – их наиболее важная (ничем не заменимая) роль – пластическая. Липиды и их производные входят в состав всех клеточных структур, в частности особенно высока их доля в нервной ткани. Кроме того, жировая ткань выполняет функцию энергетического депо в условиях лишения организма поступления углеводов. За счет этого депо человек при полном голодании может просуществовать весьма длительный срок,

вплоть до нескольких месяцев (но при достаточном потреблении воды и минеральных веществ).

Следует иметь в виду, что накопление жировой ткани в условиях реальной жизни человека происходит не только за счет употребления жиров, но и порой главным образом при употреблении пищи, очень богатой углеводами, а также белков. Можно заметить, что при избыточном питании, т. е. при употреблении любых пищевых веществ, суммарная энергетическая ценность которых превышает энерготраты организма, основная часть этого избытка откладывается в виде жира.

Как уже отмечалось выше, *нуклеиновые кислоты* (ДНК и РНК) являются носителем генотипической (врожденной, передаваемой по наследству) и фенотипической (приобретаемой в процессе индивидуальной жизнедеятельности) информации, необходимой прежде всего как программа онтогенеза (в качественных, количественных и временных параметрах), а также для управления самим обменом веществ.

2. Обмен веществ как основа жизни протекает внутри клетки, представляя собой не замкнутую, а открытую систему, т. е. при условии специфического по своим механизмам транспорта через структуры (мембраны) клетки между внутренним содержимым клетки и межклеточным пространством (внутренней средой организма). Динамическое химическое постоянство последнего в свою очередь обеспечивается непрерывным обменом между внутренней и внешней средами организма. Представленная химическая и физическая специфическая организация обмена веществ обусловила необходимость введения и специального термина для его обозначения – *метаболизм*.

3. Метаболизм по своей сущности имеет и энергетическую характеристику, о чем указывалось выше. При этом в первую очередь речь идет об энергетическом обеспечении биологической работы. Однако в силу законов термодинамики большая часть энергии теряется в виде тепла. Теряется с точки зрения физики. Однако, поскольку основу жизнедеятельности составляют химические процессы, то температурный режим оказывает на них весьма выраженное влияние. Это особенно наглядно проявляется у теплокровных животных, в том числе и человека. Жизнедеятельность человеческого организма возможна в очень узком температурном диапазоне внутренней части организма: от 35 до 42 °С. С точки зрения общей биологии достаточно многочисленны примеры, когда этот диапазон существенно шире, но в его крайних частях активность жизнедеятельности снижается, вплоть до *анабиоза*, проявляющегося в резком снижении метаболизма и внешних признаков жизни. Относительно человека возможность такого состояния весьма проблематична, хотя принципиально и не исключена.

Хотя клетку мы рассматриваем как элементарный уровень организации живой материи, следует иметь в виду, что до появления клетки в результате химической эволюции появились биомолекулы, структурно-функциональное объединение которых выразилось на этапе появления клетки. С другой стороны, морфологическое и функциональное объединение клеток привело к последующим уровням организации живой материи, что можно представить следующим образом:

биологизм: клетка + внутренняя среда → ткань → орган → система → организм
 → организм + внешняя среда → (биосфера) + функциональная среда

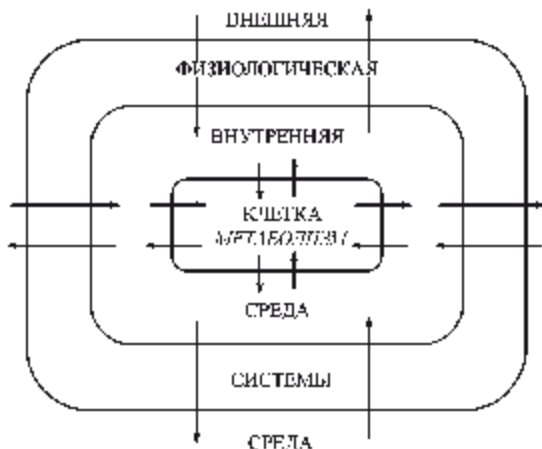


Рис. 1. Взаимодействие уровней организации в многоклеточном организме. Физиологические системы: моторика, система крови, кровообращение, дыхание, пищеварение, терморегуляция, выделение, репродукция

Конечно же, для понимания общей картины мира следует учитывать разнообразие форм жизни на Земле (биосфера). Все вышеизложенное представлено схематически на рис. 1.

Даже такая, очень обобщенная схема обуславливает необходимость рассмотрения механизмов управления этой общей, достаточно сложной системой и ее составными частями, что будет рассмотрено ниже.

2. ПРИНЦИПЫ И МЕХАНИЗМЫ УПРАВЛЕНИЯ В ЖИВЫХ СИСТЕМАХ

Жизнедеятельность целостного многоклеточного организма (в нашем случае – человека) предполагает наличие специальных эволюционно закрепленных механизмов, которые и обеспечивают должную эволюционную, биологическую, физиологическую, психологическую и социальную активность, необходимую для протекания жизненно важных процессов, т. е. их управления.

Управление (ГОСТ СССР 1976-80) – процесс, обеспечивающий необходимое при использовании по целевому назначению протекание технологических процессов... путем сбора и обработки информации о состоянии объекта и внешней среды, выработки решений о воздействии на объект и их исполнении.

Применительно к биологическим системам нормативным понятием является *регулирование* (достаточно часто как узкопрофессиональный используется термин *регуляция*), т. е. поддержание постоянства или изменение в желательном направлении значения некоторого параметра, характеризующего управляемый процесс.

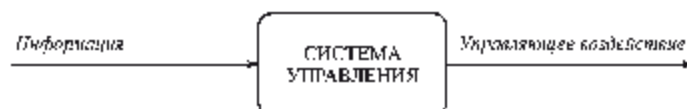


Рис. 2. Схема информационно-энергетического преобразования в системах управления

С точки зрения кибернетики процесс управления заключается в информационно-энергетическом преобразовании. В общем виде это представлено на рис. 2.

Эта схема отражает принципиальную сущность управления, заключающуюся в возможности системы управления на основе полученной информации вырабатывать управляющее воздействие, энергетическое обеспечение которого в биологических системах достигается исключительно за счет использования аккумулированной в виде макроэргических химических связей энергии (АТФ, АДФ, КФ). Вот поэтому с энергетической точки зрения сопоставление поступающей информации и управляющего воздействия совершенно не имеет смысла.

Применительно к живым системам (а это является отнюдь не исключением из общей концепции управления) общую принципиальную схему регулирования (регуляции) принято представлять следующим образом (рис. 3).

Принципиально новым элементом этой схемы является наличие *обратной связи* (положительной или отрицательной), которая как частный случай в биологии известна достаточно давно, но как генеральный принцип в теорию управления введена Н. Винером.

Регулирование в живых системах (в полной мере применительно и к человеку) обеспечивает решение следующих процессов и задач жизнедеятельности.

Морфогенез – соматическое развитие и созревание в процессе онтогенеза от зародышевых структур до морфологической организации целостного взрослого организма вплоть до глубокой старости. Проблема крайне сложная и важная, потому что

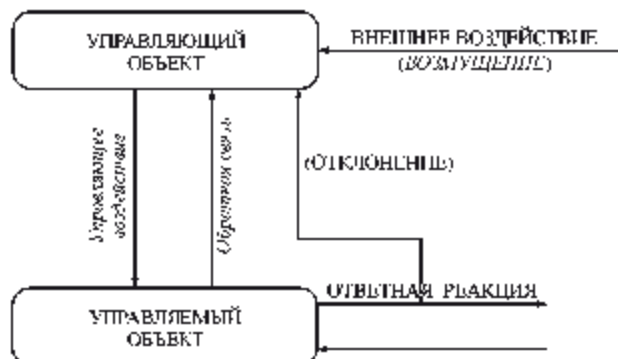


Рис. 3. Принципиальная схема регулирования в живых системах.
Регулирование по возмущению и по отклонению

она непосредственно связана с дифференциацией начальной морфологической структуры – стволовой клетки – в конечную высокоспециализированную структурную и функциональную единицу.

Функциогенез – функциональное созревание морфологических структур, предопределенное генетической программой, однако в весьма значимой степени зависящее от влияния факторов внутренней и внешней среды.

Корректирующий эффект, суть которого заключается в том, что очень многие функциональные структуры человеческого организма обладают способностью к спонтанной (независимой от внешних управляющих воздействий) активности, которая не всегда в достаточной степени является адекватной состоянию целостного организма, и это обуславливает целесообразность и необходимость внешних управляющих корректирующих воздействий.

Однако не у всех функциональных структур такая способность к самовозбуждению выражена в достаточной или даже в минимальной степени, например, скелетная мускулатура. Приведение ее в состояние функциональной активности возможно только при поступлении внешних управляющих сигналов. Это принято обозначать как *пусковой эффект*. Такое влияние проявляется не только в краткосрочном воздействии, но и в весьма долговременном, в частности *адаптационно-трофическом эффекте*, т. е. достаточно долговременных приспособительных изменениях метаболических процессов, обеспечивающих трофику (питание) клеток, тканей и органов.

Поскольку целостный организм представлен совокупностью морфологических и физиологических систем, равно как и их составных частей, то, естественно, крайне необходимым представляется их *координация* и *интеграция* в интересах целостного организма в самых разнообразных условиях внешней среды и активности.

Решение этих задач достигается совместной координированной деятельностью трех групп механизмов регулирования: 1) *местной саморегуляции*, 2) *нервно-рефлекторной регуляции* и 3) *гуморальной (химической) регуляции*, что схематически показано на рис. 4.



Рис. 4. Общая схема регуляторных механизмов

На данной схеме в общем виде отражено взаимодействие регуляторных механизмов, которые в частном случае оказывают влияние на все уровни организации живой материи. На уровне целостного организма регуляторные механизмы реализуются в виде *физиологической системы*, под которой понимается совокупность взаимодействующих органов, совместный эффект выражается в той или иной функции целостного организма, например дыхании, кровообращении, пищеварении и т. п.

Местная саморегуляция представляет собой эволюционно самый древний организм, который обеспечивает указанные выше эффекты за счет расположенных в тканях самих органов или в непосредственной близости от них специфических морфофункциональных структур, вырабатывающих управляющее воздействие. К ним относятся метаболизм (без исключения во всех клетках), водители ритма (например, сердце), интрамуральные (внутристеночные) нервные образования (иногда обозначаемые как метасимпатический отдел вегетативной нервной системы), аксон-рефлексы, биологически активные вещества, проявляющие свой эффект в непосредственной близости от места их секреции (*ауто-* и *паракриния*) и некоторые другие реже встречающиеся механизмы.

Нервно-рефлекторная регуляция, как следует из названия, осуществляется по механизму рефлекса. Рефлекс – это ответная реакция целостного организма на воздействие факторов внешней и внутренней среды, осуществляемая с обязательным участием центральной нервной системы, а у человека – и коры головного мозга. Более подробно этот вопрос будет рассмотрен ниже. Сейчас отметим, что рефлексы по своему происхождению делят на врожденные (безусловные) и приобретенные в процессе индивидуальной жизнедеятельности (условные). Следует заметить, что физиология пережила достаточно длительный этап, на котором нервно-рефлекторная регуляция рассматривалась как единственный или, по крайней мере, самый главный механизм регуляции (принцип нервизма, появление которого связано с именем выдающегося французского ученого К. Бернара, а у нас в стране – И. М. Сеченова и И. П. Павлова). В настоящее время этот вопрос рассматривается не столь категорично, однако в учебной литературе иногда упоминается эта не вполне современная точка зрения.

Химическая, или гуморальная, регуляция (*humor* – влага, жидкость, лат.) – регуляция жизнедеятельности, осуществляемая через жидкие среды организма (кровь, лимфу, тканевую жидкость) с помощью биологически активных веществ, выделяемых клетками, тканями и органами в процессе их функционирования. Биологически активные вещества – это обширная и весьма разнообразная группа органических соединений, участвующих или способных участвовать в осуществлении каких-либо функций организма и обладающих высокой специфичностью действия. К таким веществам относятся гормоны (*hormao* – греч.: приводить в движение, побуждать), которые вырабатываются клетками эндокринной системы (система внутренней секреции). Отсюда распространенный термин «гормональная, или эндокринная, регуляция». Кроме того, в эту группу включают ферменты, простагландины, биогенные амины, кинины, витамины и др. Сведения о них представлены в специальной литературе. В рамках данного учебного пособия считаем возможным дать очень краткую характеристику только лишь эндокринной системы, что представлено в табл. 1.

Таблица 1

Функциональная характеристика желез внутренней секреции

Железа	Гормоны	Место действия	Физиологический эффект
Эпифиз	Мелатонин	Пигментные клетки Половые железы	Пигментация кожи Половое поведение
Гипофиз, передняя доля	Гормон роста	Весь организм	Ускоряет рост костей и мышц, стимулирует синтез белка
	Тиреотропин	Щитовидная железа	Синтез и секреция гормонов щитовидной железы
	Адренокортикотропный гормон	Кора надпочечников	Синтез и секреция гормонов коры надпочечников (глюкокортикоидов)
	Половые гормоны	Яичники, семенники	Стимулирует выработку половых клеток и половых гормонов
	Пролактин	Молочная железа	Разрастание ткани, продукция молока
Гипофиз, промежуточная доля	Меланоцит-стимулирующий гормон	Пигментные клетки	У человека малоопределенно, возможно участие в пигментных клетках сетчатки глаза
Гипофиз, задняя доля	Антидиуретический гормон	Почки Артериолы	Стимулирует обратное всасывание воды Повышает артериальное давление
	Окситоцин	Гладкие мышцы матки	Сокращение, изгнание плода
Щитовидная железа	Йодтиронины	Весь организм	Рост и развитие, стимулирует обмен веществ
	Тиреокальцитонин	Кости	Обмен кальция и фосфора
Паращитовидные железы	Паратгормон	Кости, почки, пищеварительный тракт	Обмен кальция и фосфора
	Кальцитонин	Кости	Обмен кальция и фосфора
Вилочковая железа	Тимозин	Весь организм	Обеспечивает специфическую и неспецифическую резистентность
Поджелудочная железа	Инсулин	Весь организм	Регулирует обмен углеводов
	Глюкагон	Печень	Синтез и распад гликогена
Кора надпочечников	Глюкокортикоиды	Весь организм	Стимулируют глюконеогенез, подавляют вилочковую железу
	Минералокортикоиды	Почки	Обмен электролитов и воды
	Половые гормоны	Весь организм	Аналогично половым железам

Окончание таблицы 1

Железа	Гормоны	Место действия	Физиологический эффект
Мозговое вещество надпочечников	Катехоламины (адреналин, норадреналин)	Весь организм	Регулирует работу сердца и тонус кровеносных сосудов, стимулирует распад гликогена и жиров
Яички	Тестостерон	Весь организм	Стимулирует рост и развитие, половое поведение, вторичные половые признаки
Яичники	Эстрогены	Весь организм	Стимулирует рост и развитие организма по женскому типу, вторичных половых признаков, половое поведение
	Прогестерон	Матка Молочные железы	Обеспечение беременности Стимулирует развитие

Следует иметь в виду, что, помимо желез внутренней секреции, сведения о которых представлены в вышеприведенной таблице, различают еще диффузную эндокринную систему, т. е. эндокринные клетки, диффузно рассеянные в очень многих тканях. Эти клетки вырабатывают истинные гормоны, играющие также очень важную роль в жизнедеятельности.

Таким образом, регулирование физиологических функций осуществляется комплексно и с точки зрения психофизиологии представляет структурный элемент поведенческого акта. Весьма аргументированно интеграция этих механизмов представлена в концепции *функциональной системы*, разработанной во второй половине XX в. академиком П. К. Анохиным, которая в схематическом виде представлена на рис. 5.

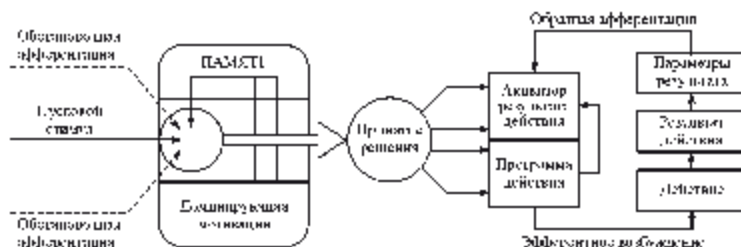


Рис. 5. Схема функциональной системы (по П. К. Анохину)

Эта концепция нашла много сторонников в нашей стране и за рубежом. Ей посвящена обширная литература.

3. СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ НЕЙРОНА

Несмотря на то что клеточное строение живых тканей было доказано еще в 1839 г. (Т. Шванн) и клетка рассматривается как элементарный уровень организации живой материи, нервная система считалась исключением из клеточной теории. И только

ко в 1891 г. в Германии В. Вальдейер доказал клеточное строение нервной ткани и ввел понятие *нейрон* – нервная клетка. В настоящее время нейрон рассматривают как структурно-функциональную единицу нервной системы, потому что его свойства и функции можно представить как элементарные предшественники и функциональные модули, на которых базируются свойства и функции нервной системы в целом.

Морфологически нервную систему делят на центральную (расположенную в полостях позвоночного канала и черепа) и периферическую (выходящую за их пределы и достигающую всех частей тела). Однако с функциональной точки зрения такое разделение принципиального значения не имеет, так как и структурно, и функционально нервная система представляет единое целое, как это будет достаточно понятно из нижеследующего изложения. Помимо нервных клеток в центральной нервной системе (ЦНС) имеются и другие – глиальные клетки, *глионы*, выполняющие опорную и трофическую функции. Межклеточное пространство заполнено цереброспинальной жидкостью (ликвор) как составной частью внутренней среды организма.

В нервной системе, как ориентировочно подсчитано, находится 10^{11} нейронов, размеры которых колеблются от 4 до 130 мкм. Нервные клетки при всем их разнообразии имеют одинаковые черты строения. Различают тело, заполненное цитоплазмой, и отростки, покрытые мембраной. Мембрана представляет собой молекулярную структуру, обладающую необычными свойствами, она относится к так называемым полупроницаемым мембранам, т. е. характеризуется избирательной проницаемостью к веществам, находящимся внутри и снаружи нейрона. Эта способность меняется в зависимости от состояния нервной клетки. В мембране локализованы механизмы, обеспечивающие активный транспорт, т. е. с использованием энергии макроэргов, а потому – в сторону высокой концентрации веществ. В мембране имеются молекулярные рецепторы, обладающие высокочувствительностью к определенным химическим веществам.

Внутри нейрона, как и всякой живой клетки, различают ряд органелл. Наиболее существенные из них следующие:

- *ядро* – носитель наследственной информации (ДНК);
- *эндоплазматический ретикулум* – выпячивания мембраны внутрь нейрона, выполняющая роль фильтра, а также обеспечивают синтез липидов и белков;
- *аппарат Гольджи* – транспорт, сортировка и выведение веществ, составляющих основу метаболизма;
- *лизосомы* – внутриклеточное переваривание веществ;
- *рибосомы* – синтез белков;
- *митохондрии* – энергетическое обеспечение всех процессов.

Нервные клетки отличаются друг от друга по форме и размерам тела, по числу отростков, по функциональной значимости. В зависимости от формы тела различают пирамидные, грушевидные, веретенообразные, многоугольные, овальные, звездчатые и др.

Отростки нейронов представляют собой выросты цитоплазмы. Различают короткие, древовидно ветвящиеся *дендриты*, число которых у одного нейрона составляет от одного до десяти, они проводят импульс только к телу нервной клетки. Редко встречаются нейроны, не имеющие таких отростков, у таких клеток восприятие сигналов осуществляется телом.

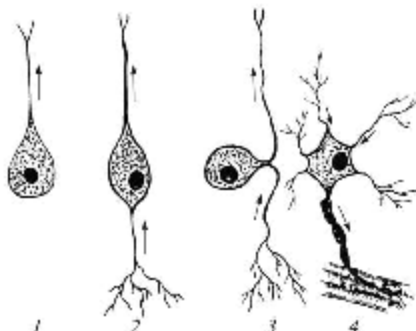


Рис. 6. Классификация нейронов (пояснение в тексте)

Все нервные клетки помимо дендритов всегда имеют один крупный и длинный отросток, обозначаемый как *аксон (нейрит)*, имеющий ветвления, как правило, в самом конце. Аксон проводит нервный сигнал только от тела к периферии, которая контактирует с другим нейроном или иннервируемым органом. Таким образом, нервная клетка со своими отростками строго функционально поляризована.

По количеству отростков различают следующие виды нейронов (рис. 6): 1 – одноотростчатые (униполярные), 2 – двухотростчатые (биполярные), 3 – ложноодноотростчатые (псевдоуниполярные) и 4 – многоотростчатые (мультимодальные).

Функционально различают чувствительные (сенсорные, афферентные), двигательные (моторные, эфферентные) и вставочные (ассоциативные, замыкательные, центральные) нервные клетки. Первые из них несут сигналы от чувствительных окончаний к ЦНС или вышестоящим ее структурам. Вторые – к исполнительным органам. И третьи обеспечивают контакт между клетками ЦНС.

Иногда встречаются обозначения: соматические и вегетативные нейроны, имеющие отношение соответственно к соматическим и вегетативным функциям.

Свойства и функции нервных клеток. Нейроны обладают рядом свойств, что обуславливает целесообразность обозначать их как высокоспециализированные клеточные образования. К ним относятся следующие.

Высокая узкоизбирательная химическая и электрическая чувствительность. В естественных условиях это позволяет воспринимать химические и электрические сигналы крайне малой интенсивности. Однако в экспериментальных лабораторных условиях нейрон реагирует на очень широкий круг воздействий, но значительно более высокой интенсивности и гораздо менее выраженной специфичности.

Специфический трансмембранный транспорт по пассивным и активным механизмам, благодаря чему поддерживается неравенство концентраций ряда веществ, прежде всего минеральных ионов внутри и снаружи нейрона, что является абсолютным условием его естественного функционирования.

Специфический акоплазматический транспорт ряда биологически активных веществ из тела вдоль аксона к его периферии.

Нейросекретция – способность синтезировать и выделять в окружающее пространство некоторые биологически активные вещества, к которым относятся химические передатчики сигнала (*медиаторы* или *нейротрансмиттеры*), *нейромодуляторы*, гормоны и некоторые другие.

Нейроны отличаются высоким уровнем энергетических процессов, который в состоянии покоя по сравнению с другими тканями несущественно меньше, чем в состоянии активности. Энергетика в нейронах осуществляется главным образом по аэробным механизмам, т. е. с использованием кислорода, а основным субстратом окисления является глюкоза.

У нейронов слабо выражена способность к регенерации, что компенсируется очень большим количеством самих клеток.

Все нейроны морфологически и функционально, непосредственно или опосредованно взаимосвязаны в единую нервную систему, обладающую способностью к практически неограниченному количеству вариантов взаимодействия составляющих ее элементов.

Очень большое количество нейронов обладает способностью к спонтанной активности, т. е. находится в деятельном состоянии без видимых побуждающих воздействий.

Для нейрона характерны три *активных* состояния: функциональный покой, возбуждение и торможение.

Благодаря перечисленным свойствам нейрон выполняет функции, которые следует рассматривать как элементарные предшественники психических функций целостного организма: воспринимающую, мнестическую, интегративную, проводниковую и передающую.

Характеристика нейрона в состоянии покоя. Понятие и термин «покой» в физиологии вообще и применительно к нейрону в частности традиционно используется в относительном смысле. Вот поэтому его часто уточняют – функциональный покой. Нейрон в состоянии функционального покоя означает, что клетка не генерирует сигналы, которые идут к другим структурам, по причине отсутствия каких-либо внешних или внутренних воздействий. Однако в таком состоянии в цитоплазме протекает громадное количество метаболических реакций, направленных на обеспечение жизнедеятельности (самосохранения) нейрона, а потому энергично потребляется кислород, необходимый для тканевого дыхания и энергетического обеспечения всех указанных выше свойств и функций.

Особая значимость принадлежит функционированию мембран, которые, в частности, поддерживают динамическое постоянство внутриклеточной среды, весьма существенно отличающееся от среды межклеточного пространства (внутренней среды организма). И эти отличия (неравенства концентраций органических и минеральных веществ, т. е. градиент концентраций) поддерживаются работой так называемых *активных насосов*, которые транспортируют указанные вещества через мембрану в сторону более высоких концентраций, т. е. вопреки чисто физическим предпосылкам. При этом следует иметь в виду, что мембрана не только окружает тело, но и имеет многочисленные выпячивания внутрь, которые также имеются и у многих органов. Вот поэтому существует мнение, что клеточная мембрана является самой главной структурой поддержания жизни. Очевидно, что в абсолютном смысле это не совсем

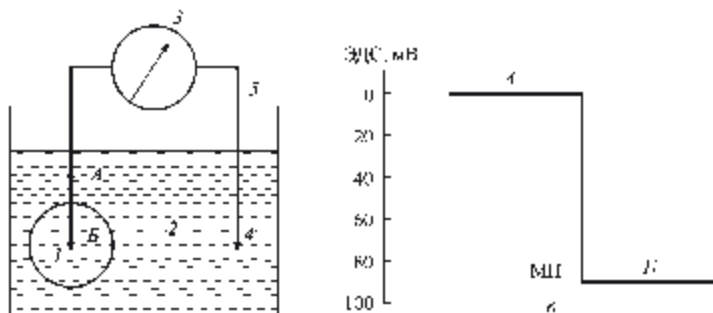


Рис. 7. Схема, демонстрирующая ЭДС на мембране нейрона:

1 – нейрон; 2 – физиологический раствор (0,9 % р-р NaCl), имитирующий межклеточное пространство; 3 – электроизмерительный прибор; 4 – микроэлектрод; 5 – индифферентный электрод; 6 – величина ЭДС в положении А (оба электрода находятся в физиологическом растворе) и в положении В (микроэлектрод внутри клетки). МП – мембранный потенциал в положении В

так, потому что основу составляет метаболизм, поддержание которого на должном качественном и количественном уровне без мембран невозможно.

Именно наличие у мембраны таких свойств обуславливает развитие биоэлектрических процессов, проявление которых схематически показано на рис. 7. В момент, когда микроэлектрод, кончик которого имеет толщину около 1 мкм, проникает внутрь клетки, регистрируется разность потенциалов около 80–90 мВ, что обозначают как *трансмембранную разность потенциалов, или мембранный потенциал (МП), или потенциал покоя*.

Природа этого биоэлектрического феномена после разносторонних исследований нескольких поколений ученых в настоящее время связывается со свойствами клеточной мембраны как полупроницаемой структуры (рис. 8). На рисунке схематически отражено соотношение концентраций ионов внутри и снаружи нейрона. Размеры символов отражают различия концентраций. Стрелками показано потенциальное направление диффузии. Перечеркнутые стрелки – невозможность диффузии.

В состоянии покоя мембрана нейрона для анионов практически непроницаема, а из катионов возможна лишь диффузия ионов K^+ . В результате получается, что внутри клетки заряд анионов больше, чем катионов, а потому она приобретает отрицательный заряд. Вследствие этого к наружной поверхности притягиваются положительные ионы, что и формирует трансмембранную разность потенциалов. Формально это описывается следующим уравнением:

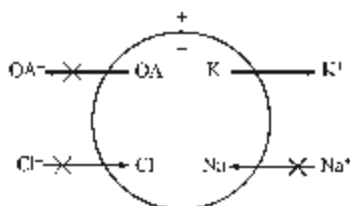


Рис. 8. Схема направления движения ионов через клеточную мембрану. Пояснения в тексте. ОА – органические ионы

$$\text{ЭДС}_{\text{покоя}} = \frac{R \otimes T \ln [K^+]_{\text{ext}}}{F \otimes n [K^+]_{\text{int}}},$$

где R – универсальная газовая постоянная; T – абсолютная температура; F – число Фарадея; n – валентность; $[K^+]_{\text{ext}}$ – концентрация K^+ снаружи нейрона; $[K^+]_{\text{int}}$ – концентрация K^+ внутри нейрона.

Вводя абсолютные значения постоянных при температуре +37 °C, выражение приобретает вид:

$$\text{ЭДС}_{\text{покоя}} = \frac{61,5 \otimes \lg [K^+]_{\text{ext}}}{[K^+]_{\text{int}}}.$$

Вычисленные и полученные экспериментально значения практически совпадают.

Электрическая поляризация мембраны нейрона, существенным образом влияя на его функционирование и достаточно однозначно характеризую состояние покоя, тем не менее не является жестко фиксированным показателем. Величина мембранного потенциала как в естественных, так и в искусственных условиях физиологического эксперимента может меняться. Одним из таких способов служит изменение уровня поляризации под влиянием постоянного электрического тока (рис. 9), подведенного к наружной поверхности клетки. Если подведен катод (напомним, что он имеет отрицательный заряд), то по понятным с физической точки зрения причинам происходит уменьшение трансмембранной разности потенциалов, т. е. *деполяризация*, что обозначают как *физический катэлектротон*. Если подведен анод (положительный электрод), то происходит увеличение трансмембранной разности потенциалов, т. е. *гиперполяризация* мембраны, что обозначают как *физический анэлектротон*.

Возбуждение нейрона. Возбуждение нейрона представляет собой специфическую ответную реакцию на воздействие внешних или внутренних факторов. В естественных условиях функционирования нервных клеток к таким факторам относятся специфические химические вещества – медиаторы (нейротрансмиттеры), двуокись углерода, глюкоза, ряд гормонов, а также некоторые физические и физико-химические факторы (электрический ток, осмотическое давление, величина кислотно-основного состояния, температура межклеточной среды и др.). Значительная часть нервных клеток, как

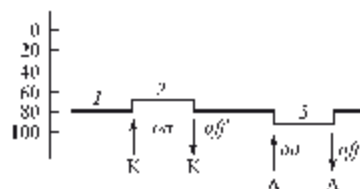


Рис. 9. Изменение уровня поляризации под влиянием постоянного тока.

К – катод; А – анод; on – включение; off – выключение; 1 – исходный уровень; 2 – деполяризация (физический катэлектротон); 3 – гиперполяризация (физический анэлектротон)

уже указывалось выше, обладает способностью к самовозбуждению (спонтанная активность). Однако во всех этих случаях, независимо от действующего фактора, ответная реакция проявляется в виде появления *нервного импульса*, электрическим эквивалентом которого является *пиковый потенциал действия* (ППД) (рис. 10). При воздействии подпороговых раздражителей, т. е. по своей энергии недостаточных, чтобы вызвать нервный импульс, развивается *локальный потенциал*, амплитуда которого зависит от интенсивности раздражителя, однако в силу высокого электрического

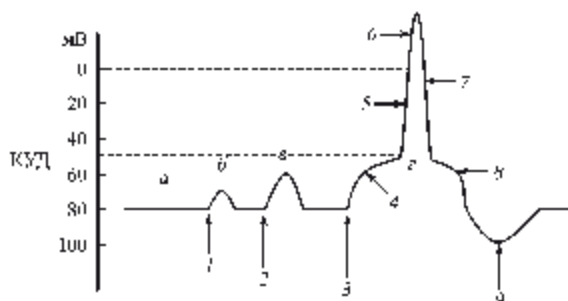


Рис. 10. Электрическая характеристика нервного импульса – пиковый потенциал действия:

а – исходный мембранный потенциал; *б, в* – локальные потенциалы; *з* – пиковый потенциал действия; *1 и 2* – подпороговый раздражитель; *3* – надпороговый раздражитель; *4* – медленная деполаризация; *5* – быстрая деполаризация; *6* – реверсия потенциала; *7* – быстрая реполяризация; *8* – отрицательный следовой потенциал; *9* – положительный следовой потенциал; КУД – критический уровень деполаризации

сопротивления мембраны такой потенциал, быстро затухая, остается практически на месте (что и явилось основанием для его названия).

Если раздражитель достигает пороговой или надпороговой величины, т. е. достаточной для возникновения нервного импульса, то развивается пиковый потенциал действия (ППД). Весьма существенным в этом процессе является механизм, который отражается в понятии *критический уровень деполаризации* (КУД). Это такая степень деполаризации, при которой дальнейший процесс деполаризации идет не за счет энергии раздражителя, а благодаря собственным источникам энергии – макроэргическим соединениям. При этом процесс развивается очень быстро, взрывообразно.

В развитии ППД различают следующие фазы, показанные на рис. 10. Медленная деполаризация, которая, по существу, является локальным потенциалом. Далее следуют фазы быстрой (взрывной) деполаризации, реверсии потенциала (знаки заряда на мембране меняются на противоположные), быстрой реполяризации, отрицательный (деполяризационный) и положительный (гиперполяризационный) следовые потенциалы.

ППД характеризуется следующими свойствами:

- его длительность составляет от 1 до 5 мс, оставаясь неизменной для волокон одного и того же типа независимо от характера и параметров раздражителя;
- его амплитуда составляет 110–120 мВ, оставаясь неизменной независимо от интенсивности раздражителя, подчиняясь так называемому закону «все или ничего»;
- ППД распространяется по проводящим структурам нейрона (аксонам) без decrementa, сохраняя постоянной свою амплитуду.

Когда достаточно прочно устоялось представление о клеточном строении нервной системы, очень актуальным стал вопрос – каким образом сигнал передается с одного нейрона на другой, с нейрона – на исполнительный орган. Благодаря усилиям не-

скольких исследовательских групп на протяжении 30 лет в конце XIX – начале XX в. этот вопрос, по существу, был решен. Наиболее существенный вклад был внесен выдающимся английским нейрофизиологом, лауреатом Нобелевской премии *У. С. Шеррингтоном*, который в 1897 г. обозначил структуры, осуществляющие такие контакты, как *синапс* (гр. *sinapto* – соединять).

Синапсы по своему строению, механизму, локализации весьма разнообразны. В настоящее время различают следующие их виды:

- по механизму передачи сигнала: химические и электрические (последние обозначают как *эфapses*, наличие которых у человека определено не показано);
- по локализации: центральные (в пределах ЦНС) и периферические (нервно-мышечные и вегетативные);
- по расположению контакта относительно нервной клетки (при этом первая часть слова показывает, откуда идет сигнал, а вторая – куда): аксондендритические, аксосоматические, аксоаксональные, дендродендритические, дендросоматические, соматосоматические, соматодендритические и др., встречающиеся гораздо реже. На поверхности одной нервной клетки насчитывается до нескольких десятков тысяч синапсов;
- по конечному эффекту: возбуждающие и тормозные;
- по их эргичности, т. е. по названию того вещества, которое обеспечивает химическую передачу. Например – холинергические, адренергические и др. Ниже будут перечислены наиболее важные из этих вещей. Они получили название *медиаторы*, или *нейротрансмиттеры*.

На рис. 11 представлено схематическое строение синапса. Его размеры столь малы, что его структурные элементы можно различить только в условиях электронной микроскопии.

Пресинаптическая мембрана обладает высокой электрической и очень низкой химической чувствительностью. Когда нервный импульс (пиковый потенциал действия) достигает пресинаптической бляшки, то под его влиянием с участием ионов Ca^{2+} содержимое везикул изливается в синаптическую щель. Следует отметить, что каждый пузырек изливается полностью.

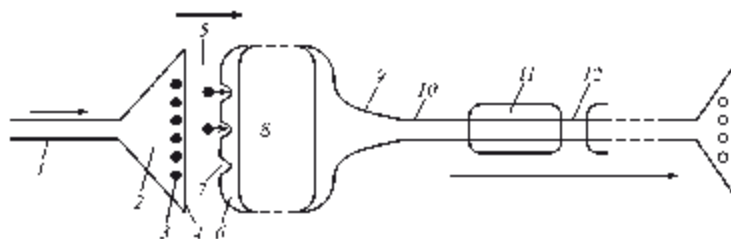


Рис. 11. Схема строения синапса:

1 – пресинаптическая терминаль аксона; 2 – пресинаптическая бляшка; 3 – везикулы (пузырьки), заполненные медиатором; 4 – пресинаптическая мембрана; 5 – синаптическая щель; 6 – постсинаптическая мембрана; 7 – рецептор; 8 – тело клетки; 9 – аксональный холмик; 10 – начальный сегмент аксона; 11 – шванновские клетки, образующие миелиновую оболочку; 12 – перехват Ранвье. Стрелками показано направление распространения сигнала

Медиаторы (нейротрансмиттеры) по своему химическому строению неоднородны. Приводим их группы и наиболее распространенных представителей. Моноамины: *ацетилхолин, серотонин, гистамин* и подгруппа *катехоламины: диоксифениламин (ДОФА), норадреналин (или норэпинефрин), адреналин (эпинефрин)*. Аминокислоты: *гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глутамат, глицин, таурин*. В качестве медиатора выступает упомянутая выше *аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)*. Существует ряд веществ, которые в настоящее время обозначают как «кандидаты» в медиаторы, поскольку у них пока не показано соответствие всем критериям, которыми характеризуются истинные медиаторы. Это – *субстанция Р, аспартат, пролин, тирамин, октопамин* и др.

Синаптическую (химическую) передачу характеризуют следующими общими свойствами:

- 1) принцип Г. Делы (английский нейрофизиолог, лауреат Нобелевской премии 1936 г.): один нейрон – один медиатор;
- 2) амбивалентность: один медиатор, но два эффекта – возбуждательный и тормозной, что зависит от свойств рецепторов на постсинаптической мембране. Однако в пределах одного синапса возможен только один вариант;
- 3) одностороннее проведение – от пресинаптических структур к постсинаптическим;
- 4) более низкая по сравнению с нервными волокнами скорость проведения.

Принцип квантования. Поскольку каждая везикула в синаптическую щель изливается полностью, а число молекул медиатора в везикулах практически одинаково, то количество молекул медиатора, принимающих участие в одном акте передачи, кратно числу излившихся везикул. Вместе с тем существует достаточно строгая количественная зависимость между количеством пришедших нервных импульсов и количеством молекул выделившегося медиатора. Таким образом, здесь происходит перекодирование информации.

Механизмы последующих процессов заключаются в следующем. Выделившиеся в синаптическую щель молекулы медиатора диффундируют по направлению к постсинаптической мембране, которая обладает высокой избирательной химической чувствительностью и очень низкой электрической. Эта высокая химическая чувствительность обусловлена свойствами рецепторов. В результате взаимодействия рецепторов и медиаторов происходит изменение проницаемости постсинаптической мембраны относительно потенциалобразующих ионов и вследствие этого – изменение трансмембранной разности потенциалов.

Медиатор в постсинаптические структуры не проникает, а возвращается обратно в пресинаптическую бляшку. Если это крупные молекулы, то в этом процессе участвуют специфические ферменты, расщепляющие эти молекулы. Таким образом, в пресинаптических структурах количество медиатора восстанавливается в значительной степени за счет ресинтеза.

Изменение трансмембранной разности потенциалов на постсинаптической мембране обозначают как постсинаптический потенциал, который характеризуется рядом специфических особенностей. Наиболее существенные из них следующие.

1. Эти потенциалы могут быть как деполяризационные, так и гиперполяризационные. С учетом этого обстоятельства их обозначают соответственно как *возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП)* и *тормозной постсинаптический потенциал*

(ТПСП). Это зависит от вида рецептора, с которым взаимодействует медиатор. Таким образом, все указанные выше медиаторы в одних синапсах вызывают ВПСР, а в других ТПСР. Исключение составляют гамма-аминомасляная кислота и глицин, которые, как полагают, всегда вызывают только ТПСР.

2. Эти потенциалы не подчиняются закону «все или ничего». Их параметры: амплитуда, длительность и форма – зависят от количества и скорости выделения медиатора в синаптическую щель.

3. Постсинаптические потенциалы обладают способностью к суммации с учетом их знака, принято говорить об алгебраической суммации, т. е. ВПСР и ТПСР могут «нейтрализовать» друг друга, а два ВПСР или два ТПСР приведут к возникновению соответствующего потенциала большей амплитуды.

4. Постсинаптические потенциалы, электротонически затухая, распространяются по мембранам нейрона.

На процесс синаптической передачи существенное влияние оказывают *нейромодуляторы*. Это нейроактивные вещества, которые непосредственно не участвуют в передаче сигнала от пресинаптических структур к постсинаптическим. По своему химическому строению они близки к нейротрансмиттерам, однако отличаются от них по следующим свойствам.

1. Нейромодуляторы синтезируются в теле нейрона и медленно, по механизму аксоплазматического транспорта, достигают терминали аксона за несколько часов.

2. Из пресинаптических структур эти вещества диффундируют в разные стороны, т. е. в пространство вокруг синапса.

3. Они пролонгируют или ограничивают эффект нейромедиатора, это влияние развивается медленно и длится долго – до нескольких часов.

4. Нейромодуляторы в нейроне не ресинтезируются, т. е. являются веществами «одноразового пользования».

Проводниковая и передающая функции нейрона. Как отмечалось выше, на теле нейрона находится несколько десятков тысяч разномодальных синапсов, которые как одновременно, так и последовательно на дендритах и теле вызывают как ВПСР, так и ТПСР. И те и другие, затухая, распространяются по мембране нейрона с временной и пространственной суммацией (что, как указывалось выше, и является механизмом интегративной функции нейрона). В результате этих процессов область аксонального холмика и начального сегмента аксона достигает условно нами обозначаемого как «суммарный» постсинаптического потенциала, который может быть как деполяризационным, так и гиперполяризационным, равно как и многофазовым различной амплитуды.

Мембрана указанной части нейрона (аксональный холмик и начальный сегмент аксона) обладает очень высокой электрической чувствительностью. Это проявляется в том, что, если «суммарный» ПСП в виде деполяризации, то он как электрический раздражитель вызывает появление пикового потенциала действия, т. е. нервного импульса. Если «суммарный» ПСП в виде гиперполяризации, то он появления нервного импульса не вызывает, а, наоборот, приводит к снижению возбудимости. Природа этого явления будет рассмотрена ниже. Таким образом, «суммарный» ПСП, будучи результатом интегративной деятельности нейрона (интеграция поступившей к нему информации), обуславливает на выходе нейрона (напомним, единственным выходе) перекодированный результат этой интеграции в код нервной импульсации (рис. 12).

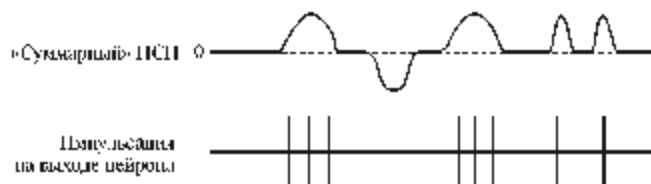


Рис. 12. Схема взаимосвязи результатов интегративной деятельности нейрона и его выходной сигнализации

Возникшие в начальной части нервные импульсы распространяются по направлению к терминали аксона. Нервное волокно обладает двусторонней проводимостью, но односторонним проведением. В экспериментальных условиях легко показать, что если в нервном волокне посередине вызвать нервный импульс, то он будет распространяться в одну и другую сторону. Однако за нервным импульсом вследствие следовых потенциалов тянется «хвост» пониженной возбудимости, что исключает возможность ППД распространяться назад, что и обуславливает в естественных условиях одностороннее проведение возбуждения.

Нервы состоят, как правило, из большого количества нервных волокон, изолированных друг от друга, т. е. несколько напоминают многожильный электрический кабель. При этом в составе одного нерва могут проходить нервные волокна различной морфологической структуры и функциональной значимости и, как оказалось, проводящие нервные импульсы с различной скоростью, что впервые было установлено американскими исследователями И. Эрлангером и Г. Гассером (лауреатами Нобелевской премии 1944 г.). На основании своих данных они создали наиболее распространенную в настоящее время (но не единственную) классификацию, представленную в табл. 2. В этой таблице волокна типа А и В – толстые, мякотные, покрытые миелиновой оболочкой, а типа С – безмякотные.

Таблица 2

Классификация типов нервных волокон

Тип	Диаметр, мкм	Скорость проведения, м/с	Функция
A _α	12–22	70–120	Моторные волокна скелетных мышц, эфферентные волокна от мышечных рецепторов
A _β	8–12	40–70	Афферентные волокна от рецепторов прикосновения
A _γ	4–8	15–40	Афферентные волокна от рецепторов прикосновения и давления, эфферентные волокна к мышечным веретенам
A _δ	1–4	5–15	Афферентные волокна от рецепторов температуры, давления, боли

Окончание таблицы 2

Тип	Диаметр, мкм	Скорость проведения, м/с	Функция
B	1–3,5	3–18	Преганглионарные вегетативные волокна
C	0,5–2	0,5–30	Постганглионарные вегетативные волокна, афферентные волокна от рецепторов боли, давления и температуры



Рис. 13. Схема поступательного распространения нервного импульса

В зависимости от степени миелинизации нервных волокон, т. е. от толщины слоя с большим электрическим сопротивлением, проведение нервного импульса хотя и осуществляется принципиально одинаково, но с разной скоростью.

В тонких волокнах, когда миелиновый слой практически отсутствует, проведение осуществляется поступательно, как это показано схематически на рис. 13.

Невозбужденный участок нейрона электроположителен снаружи и электроотрицателен внутри. Сама мембрана обладает достаточно большим сопротивлением. Вот поэтому между соседними участками аксона в силу законов электродинамики возникают петли электрического тока, силы которого более чем достаточно (очень высокий коэффициент надежности в силу закона «все или ничего»), чтобы вызвать ППД, т. е. нервный импульс. И так далее, поступательно, по направлению от начала аксона к его периферической терминали. В результате ППД, сохраняя свою амплитуду и тем самым способность возбудить следующий соседний участок, распространяется в указанном направлении.

Во втором варианте мы имеем дело с толстыми мякотными волокнами, имеющими миелиновую оболочку, образованную шванновскими клетками. Проведение нервного импульса (пикового потенциала действия) происходит несколько иначе, что обуславливает гораздо более высокую скорость его распространения (рис. 14). В таком случае петли тока возникают между перехватами Ранвье, отстоящими один от другого на 4–6 мм. Но и в этом случае величины ППД оказывается более чем достаточно, чтобы деполяризовать мембрану в области перехвата Ранвье более чем до критического уровня и вызвать ППД такой же самой амплитуды. Нервный импульс распространяется скачкообразно, т. е. сальтаторно, и, соответственно, с более высокой скоростью, как это представлено в табл. 2.

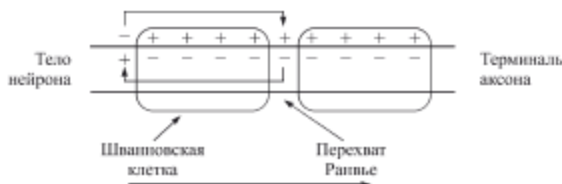


Рис. 14. Схема сальтаторного проведения нервного импульса в миелинизированных волокнах

Когда нервный импульс достигает аксональной терминали, то запускается процесс, совершенно аналогичный тому, который был описан относительно пресинаптических структур, но теперь его уже рассматривают как передающую функцию нейрона.

Нейрон в состоянии торможения. Хотя термин «торможение» в физиологии существует со времен Р. Декарта (XVII в.), и в настоящее время в его толковании встречаются определенные трудности. Неслучайно И. П. Павлов говорил о торможении как о «проклятом вопросе в физиологии». Вместе с тем это понятие используется очень часто, нередко как состояние, противоположное возбуждению. Описано много различных ситуаций, обозначаемых этим термином. Достаточно трудно дать определение торможению, которое охватывало бы все эти ситуации. В качестве попытки сделать это предлагается следующая трактовка. *Торможение — это такое состояние возбудимой структуры (любой степени сложности — от клетки до целого организма), при котором происходит ослабление, замедление или полное прекращение ответной реакции, а также ее отсутствие при условиях, при которых она обычно развивается.*

В лабораторных экспериментальных условиях существует большое количество способов, позволяющих вызвать такое состояние, однако в естественных условиях это всегда возникает в результате возбуждения или самой исследуемой структуры, или отстоящей, но контактирующей с ней. Непосредственным механизмом торможения является снижение возбудимости. *Возбудимость — способность особым образом организованных тканей к специфическому ответу на воздействие раздражителя.* Количественной мерой возбудимости является величина пороговой интенсивности этого раздражителя, т. е. его наименьшая величина, при которой он вызывает специфическую ответную реакцию. В физиологии принято возбудимость количественно выражать через величину, обратную пороговой интенсивности, т. е.:

$$E = \frac{1}{J_{\text{пор}}},$$

где E — возбудимость; $J_{\text{пор}}$ — пороговая интенсивность раздражителя.

Применительно к нейрону возникновение специфической ответной реакции — нервного импульса (пикового потенциала действия) возможно лишь тогда, когда степень деполяризации мембраны достигает ее критического уровня, как это рассматривалось выше. Отсюда следует, что величина пороговой интенсивности раздражителя находится в прямой количественной зависимости от разницы между величинами мембранного потенциала и критического уровня деполяризации мембраны. Наиболее

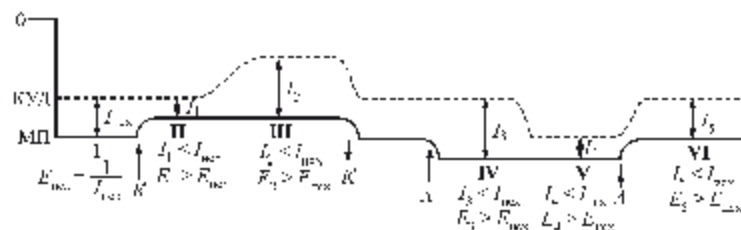


Рис. 15. Изменение возбудимости в результате изменения степени поляризации МП и критического уровня ее деполяризации (КУД):

K – катод; A – анод; E – возбудимость; J – пороговая интенсивность.

Остальные пояснения в тексте

демонстративно это проявляется при действии на мембрану постоянного тока (физический электротон). Изменение возбудимости при этом принято обозначать как *физиологический электротон*. Схематически это показано на рис. 15.

Из этой схемы следует, что в условно исходном состоянии (I) величина возбудимости $E_{\text{кк}}$ принимается за величину сравнения. При развитии физического катэлектротона (II) порог снижается, соответственно возбудимость повышается. Такое состояние было обозначено как *физиологический катэлектротон*. Однако при длительном действии катода постоянного тока, что в 1888 г. установил студент Императорской военно-медицинской академии (которым он стал после окончания Санкт-Петербургского университета) Б. Ф. Вериго, возбудимость понижается (III). Развивается так называемая *катодическая депрессия Вериго*. Впоследствии было установлено, что при длительной деполяризации уменьшается абсолютная величина КУД, что и приводит к повышению пороговой интенсивности.

В условиях физического анэлектротона (IV) порог повышен, соответственно, возбудимость снижена. Обозначается как *физиологический анэлектротон*, а при длительном действии анода – *анодическая экзальтация* (V). В последнем случае, как нетрудно понять из схемы на рис. 15, выключение тока может вызвать ППД.

Таким образом, изменение возбудимости обусловлено вполне конкретными механизмами. Эта схема демонстрирует принципиальную сторону дела, т. е. возможно громадное количество промежуточных вариантов, что и отражает разнообразие состояний в реальных условиях жизнедеятельности.

Снижение по сравнению с исходным состоянием уровня возбудимости обозначают как *рефрактерность* (фр. *refractaire* – невосприимчивый). Различают абсолютную рефрактерность – полную потерю возбудимости, относительную рефрактерность – временно пониженную и, как правило, постепенно восстанавливающуюся, а также *рефрактерный период* – период пониженной возбудимости или полное ее отсутствие, наступающий, в частности, в процессе или после возбуждения.

Рассматривая проблему возбудимости, следует иметь в виду и некоторые другие факторы, которые влияют на оценку этого свойства. К таковым относится временная характеристика возбудимости.

Это проявляется на зависимости пороговой интенсивности от длительности раздражителя. По мере того как совершенствовались технические возможности эксперимента и накапливался фактический материал относительно различных возбудимых объектов, формулировалась и общая закономерность в этой зависимости (рис. 16).

При графическом изображении эта зависимость представляет собой равноугонную гиперболу, которую обозначают «кривая „сила – длительность“», или кривая Гюорвега – Вейса – Лапики (имена ее первооткрывателей).

На этой зависимости выделяют следующие показатели: *полезное время* – наименьшая длительность раздражителя, при которой он вызывает ответную реакцию; *реобазис* – наименьшая пороговая интенсивность раздражителя при неограниченном времени его действия; *хронаксия* – наименьшая длительность порогового раздражителя величиной в две реобазисы. Последний показатель используется для характеристики функционального состояния возбудимых структур, а метод, используемый для этого, получил название *хронаксиметрия*.

Величина пороговой интенсивности зависит также от скорости нарастания раздражителя, возрастая при увеличении времени нарастания (рис. 17). Это явление получило обозначение *аккомодация*. Вследствие этого свойства медленно нарастающий электрический ток практически субъективно не ощущим по сравнению с импульсным. Однако явление аккомодации для раздражителей разной физической модальности выражено не в одинаковой степени.

Нервный импульс вследствие наличия следовых потенциалов и изменения значения критического уровня деполаризации тянет за собой «хвост» пониженной возбудимости или ее полное отсутствие. Вследствие этого всякий возбудимый субстрат имеет вполне определенные ограничения по количеству циклов возбуждения за единицу времени. Этот феномен Н. Е. Введенским был обозначен как *лабильность* (или функциональная подвижность), под которой он понимал скорость протекания элементарных физиологических процессов в возбудимой ткани. Лабильность определяется как максимальная частота раздражения, которую ткань способна воспроизводить без трансформации ритма.

Из изложенного следует, что существует определенное количество причин, из-за которых возбудимость нейрона оказывается сниженной, вследствие чего снижается или

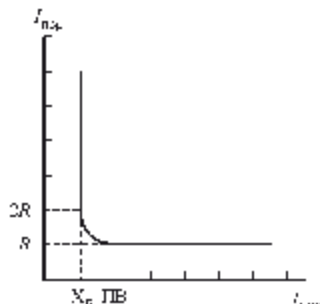


Рис. 16. Зависимость пороговой интенсивности ($I_{п.к.}$) от длительности раздражителя ($t_{им}$):

R – реобазис; PB – полезное время;
 X_p – хронаксия

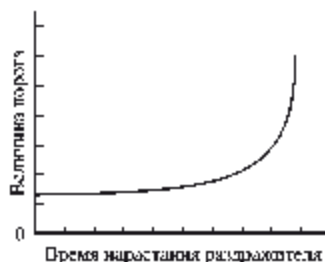


Рис. 17. Зависимость величины пороговой интенсивности от времени ее нарастания

полностью исчезает его способность реагировать на воздействие раздражителя, т. е. развивается торможение. Из числа таких ситуаций наиболее часто в естественных условиях встречаются следующие:

- гиперполяризация постсинаптической мембраны в виде ТПСП, что обозначают как *постсинаптическое торможение*;
- длительная деполяризация постсинаптической мембраны, приводящая к состоянию по типу катодической депрессии, что нередко обозначается как *пессимальное торможение*;
- снижение возбудимости вследствие следовых потенциалов ППД – *торможение вслед за возбуждением*;
- длительная деполяризация пресинаптической терминали аксона под влиянием медиатора аксо-аксонального синапса, вследствие чего она утрачивает способность проведения нервного импульса;
- гиперполяризация мембраны пресинаптической терминали аксона в результате эффекта, обусловленного аксо-аксональным синапсом. Два последних случая обозначают как *пресинаптическое торможение*.

Возбудительное и тормозное взаимодействие нейронов. Нервная система человека содержит около 10^{11} – 10^{12} нервных клеток, которые соединены между собой и представляют громадную нервную сеть, которая морфологически и функционально структурирована в отдельные блоки (ядра, центры и т. д.). Такое структурирование, функциональная организация представляется абсолютным условием жизнедеятельности, что обеспечивается изначально возбудительным и тормозным взаимодействием нейронов.

Возбудительное взаимодействие основывается на описанной выше передаче нервного импульса от одного нейрона к другому, вызывая в последнем также возбуждение. Такое взаимодействие проявляется в явлениях *иррадиации возбуждения (дивергенции)* и *реверберации*, показанных на рис. 18.

Таким образом, возбуждение обладает потенциальной возможностью охватить всю нервную систему, что с жизнью несовместимо. В роли ограничителя такой обширнейшей иррадиации возбуждения выступает тормозное взаимодействие нейронов, которое проявляется в виде *возвратного торможения*, *реципрокного торможения*, *конвергенции*, *латерального торможения* и некоторых других (рис. 19).

Возвратное торможение играет роль временного ограничителя возбуждения. Реципрокное (сопряженное) торможение обеспечивает координацию активности антагонистов (например, мышц сгибателей и разгибателей). Благодаря конвергенции (схож-

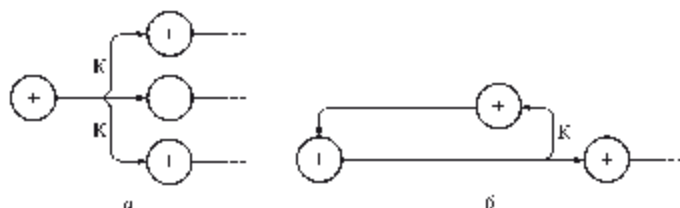


Рис. 18. Схема возбудительного взаимодействия нейронов в виде иррадиации (а) и реверберации (б); К – пресинаптические коллатерали аксона

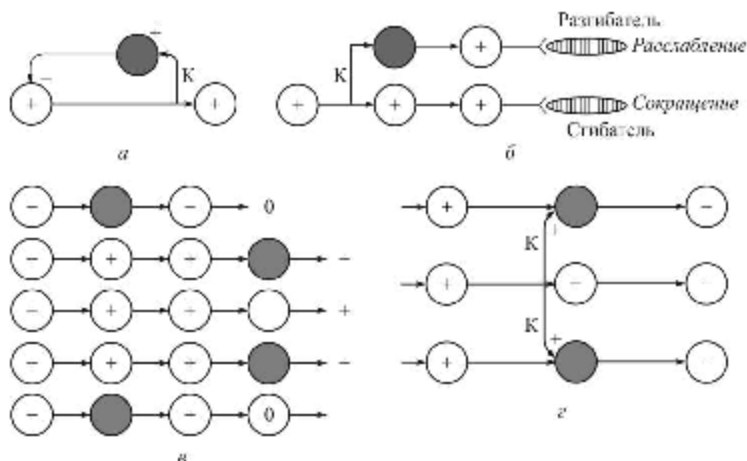


Рис. 19. Схема тормозного взаимодействия нейронов:

а – возвратное торможение; б – реципрокное торможение; в – конвергенция; г – латеральное торможение; К – пресинаптическое коллатеральное возбуждение; «+» – возбуждение и возбуждающее влияние; «-» – торможение и тормозное влияние; 0 – отсутствие влияния. Затемнены тормозные нейроны

денно) возбуждение с большой площади концентрируется на один выход (принцип «общего конечного пути»). Латеральное торможение обеспечивает на выходе с пространного рецептивного поля «контуринированный» образ.

Как было отмечено выше, помимо нейронов в ЦНС имеются еще *глиальные клетки (глионы)*, которых больше, чем нервных клеток, более чем в 10 раз. Глионы заполняют пространство между нейронами и морфологически характеризуются большим разнообразием. Их функции достаточно разнообразны. Во-первых, они играют роль поддерживающих структур, опорных клеток. Во-вторых, принимают участие в обеспечении трофики нервных клеток. И, в-третьих, глионы с нейронами образуют функциональный блок по восприятию и переработке поступающей информации.

4. СВОЙСТВА И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

Морфологические структуры нервной системы, обозначаемые чаще всего по их форме, локализации, цвету, расположенные в разных отделах ЦНС (ядра, узлы, ганглии и т. п.), как правило, объединены в комплексы по принципу их участия в управлении той или иной функцией целостного организма. Это обстоятельство послужило основой для введения И. П. Павловым понятия *нервный центр*. Под нервным центром понимают совокупность образований различных уровней ЦНС, вплоть до коры головного мозга, совместная деятельность которых обеспечивает выполнение той или иной функции целостного организма. Так, например, говорят о дыхательном, пищеварительном, дви-

гательном и аналогичных им нервных центрах. Выделение этого понятия имеет не только теоретическое, но и сугубо практическое значение. Например, при расстройстве какой-либо двигательной функции для врача принципиально важно знать, на каком уровне нервной системы произошло нарушение (так называемая топическая диагностика).

В структуре нервного центра различают (рис. 20) *сегментарный* и *надсегментарный* уровни. Сегментарный уровень включает нейроны ЦНС (эфферентные, вставочные и афферентные), которые имеют непосредственные (без синаптического переключения, за исключением вегетативных путей) проекцию на исполнительный орган.

Надсегментарные структуры нервного центра оказывают влияние на исполнительный орган опосредованно через сегментарные или нижерасположенные надсегментарные структуры. Коровый отдел НЦ обеспечивает психический компонент деятельности, в том числе осознание и принципиальную возможность произвольного управления. Наличие сегментарного и надсегментарного уровней в основе НЦ отражает совершенствование в процессе эволюции управления, обеспечивая интеграцию ЦНС в этом процессе, а также координацию с другими функциями и вовлечение обеспечивающих механизмов.

Микроструктура нервных центров представлена нейронами (их тела и отростки), имеющими многочисленные контакты (синапсы), нейроглиальными клетками, интерстициальной жидкостью, из чего следует, что рассматриваемые ниже свойства базируются на свойствах указанных элементарных структур. К числу основных свойств относятся следующие.

1. Наличие афферентных и эфферентных связей с другими центрами, расположенными ниже, выше и на том же уровне. Эти связи морфологически представлены как обозначенные по анатомической номенклатуре проводящими путями (трактами), так и диффузно расходящимися нервными волокнами. В данном случае афферентными обозначают все приходящие со всех сторон связи, а эфферентными – соответственно все выходящие, т. е. в данном случае они не являются синонимами понятий «чувствительные» и «двигательные».

2. Одностороннее проведение возбуждения от афферентного входа на эфферентный выход, что обусловлено аналогичным свойством непременно принимающих в этом участие синапсов.

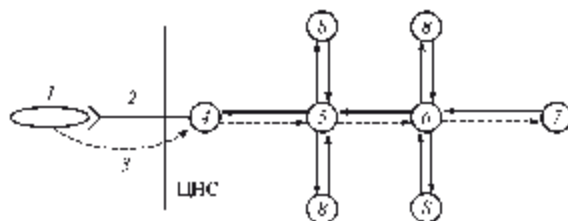


Рис. 20. Строение нервного центра.

1 – эффиктор; 2 – периферическое эфферентное волокно; 3 – обратная афферентация; 4 – сегментарный уровень НЦ; 5 – надсегментарный уровень I порядка; 6 – надсегментарный уровень II порядка; 7 – корковый надсегментарный уровень; 8 – сопряженные структуры

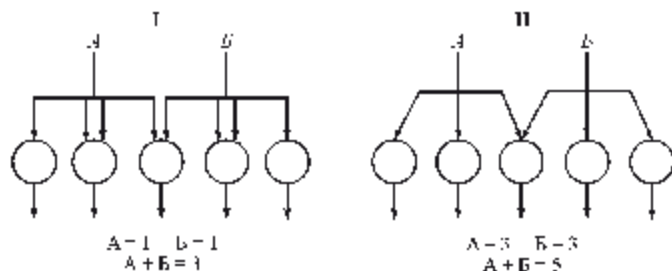


Рис. 21. Явление облегчения (I) и окклюзии (II)

3. Центральная задержка, связанная с прохождением сигнала через синапсы, что занимает от двух-трех до нескольких десятков миллисекунд.

4. Пространственная и временная суммация, аналогичная той, которая имеет место в отдельном нейроне. Это свойство лежит в основе таких явлений, как *облегчение* и *окклюзия* (рис. 21). Облегчение возникает тогда, когда в пуле (совокупности) нейронов только часть афферентных входов дают эфферентные синапсы (т. е. вызывают ППД в последующем звене). В результате перекрытия двух и более пулов количество эффективных взаимодействий становится больше.

Окклюзия (закупорка) возникает в том случае, когда в пределах одного пула все синапсы эффективны, при перекрытии нейронных пулов и при одновременном раздражении двух видов их суммарный эффект оказывается меньше их простой арифметической суммы.

5. Посттетаническая потенция – возрастание возбудимости в результате временной суммации.

6. Последствие, т. е. затягивание ответа по отношению к моменту и длительностью действия входного сигнала.

7. Тоническая активность – наличие постоянной активности вне воздействия входных сигналов, причиной чего чаще всего является наличие внутренних *нейсмерков* (водитель ритма), а также суммация подпороговых воздействий.

8. Трансформация ритма, т. е. частота выходных сигналов не совпадает с частотой входных, это свидетельствует о том, что в нервном центре происходят не просто переключения сигнала, а обработка информации, поступающей с этим сигналом.

9. Пластичность, т. е. способность нервного центра изменять свою функциональную роль в интересах исполнительного органа. Это свойство основано в значительной степени на обратной афферентации.

10. Высокая утомляемость, проявляющаяся в том, что при развитии утомления при той или иной деятельности целостного организма первичный очаг утомления локализован в центре, а не в исполнительном органе, хотя субъективно мы связываем его именно с исполнительным органом, чаще всего с мышцей.

11. Нервные центры характеризуются высокой чувствительностью к недостатку кислорода, различной в зависимости от уровня ЦНС. Так, при полной гипоксии клетки коры погибают через 5–6 мин, центры ствола мозга восстанавливают свою функцию

через 15–20 мин, а спинномозговые центры – через 20–30 мин после полного прекращения доставки O_2 кровью. Следует также заметить, что нервные центры вследствие высокой химической чувствительности нейронов характеризуются зависимостью от воздействия очень обширной группы нейрорактивных веществ, встречающихся в бытовой обстановке, применяемых в медицине, а также обладающих токсическим действием.

Как уже указывалось выше, все виды деятельности целостного организма связаны с функционированием нервных центров. Взаимодействие и координация их активности обеспечивают целесообразность и упорядоченность этой деятельности. В основе такой упорядоченности лежит взаимодействие нервных центров. Среди механизмов такого взаимодействия следует рассмотреть *принцип доминанты*. Этот принцип был введен в 1923 г. академиком А. А. Ухтомским как общий рабочий принцип нервной системы, обеспечивающий осуществление временно господствующего рефлекса. Характерные свойства доминантного очага: повышенная возбудимость, стойкость возбуждения, выраженная способность к суммации и инертность возбуждения. Благодаря этим свойствам всякие посторонние раздражители только усиливают доминанту, которая в период своего существования затормаживает активность других нервных центров. По существу, доминанта представляет собой механизм выбора наиболее существенных в данный момент факторов, не только биологических, но и социальных, и предпочтительное на них реагирование.

По представлению А. А. Ухтомского, механизм доминанты связан с функциональным объединением, *констелляцией*, нервных центров, состоящих из относительно подвижного кортикального компонента и из относительно инертного компонента, включающего в себя подкорковые, вегетативные и гуморальные факторы.

Эти механизмы поведенческого уровня поддерживаются взаимозависимостью возбуждения и торможения, основанной на рассмотренных выше механизмах возбуждительно-тормозного взаимодействия и проявляющейся, в частности, *индукцией*, т. е. наведением торможения возбуждением и наоборот. Если наведение происходит одновременно с первичным процессом, говорят об *одновременной индукции*, а если вслед за первичным – о *последовательной индукции*. В зависимости от вида наводимого процесса – возбуждения или торможения – это обозначают соответственно как *положительную* или *отрицательную индукцию*. Таким образом, возможны четыре конкретных варианта индукции, показанных на рис. 22.

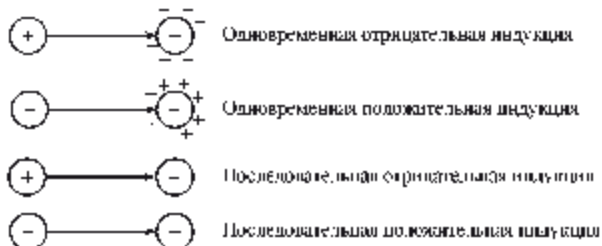


Рис. 22. Схематическое представление об индукционных отношениях в нервных центрах:

«+» – возбуждение; «-» – торможение

5. ФУНКЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Функции нервной системы в целом могут быть определены как регуляторные. Для обеспечения этой роли целесообразно различать и разделять (морфологически и функционально) *сенсорный, моторный, вегетативный и психический компоненты* ее деятельности. Сенсорная функция заключается в восприятии раздражителей внешней и внутренней среды, биологически значимых для жизнедеятельности организма человека. Моторная заключается в формировании адекватной позы, а также в целесообразных движениях отдельных частей тела друг относительно друга и в перемещении всего тела в пространстве. Вегетативная функция заключается в регуляции деятельности внутренних органов, сосудов, а также в адапционно-трофических влияниях на все структуры организма. Психическая функция, которая будет рассмотрена ниже, неразрывно связана и неотделима от перечисленных выше. Схематически это представлено на рис. 23.

По морфологическим критериям, но очень условно с функциональной точки зрения, принято выделять *центральную нервную систему* (ЦНС), расположенную в полостях позвоночного канала и черепа, а также *периферическую нервную систему*. К последней относятся нервные волокна в составе нервов, выходящих из этих полостей и идущих практически ко всем структурам человеческого тела – рецепторам, скелетным мышцам, внутренним органам, сосудам и даже самим нервам. Однако совершенно очевидна условность такого разделения, потому что и анатомически,

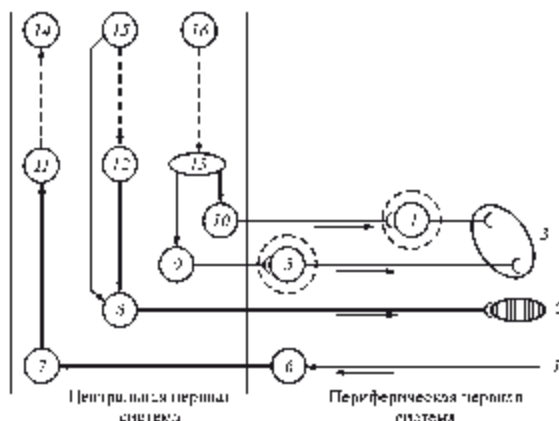


Рис. 23. Структурно-функциональная организация нервной системы:

1 – чувствительное окончание; 2 – скелетная мышца; 3 – внутренний орган; 4 – парасимпатический ганглий; 5 – симпатический ганглий; 6 – периферический сенсорный нейрон; 7 – центральный сенсорный нейрон; 8 – сегментарный моторный нейрон; 9 – сегментарный симпатический нейрон; 10 – сегментарный парасимпатический нейрон; 11, 12, 13 – надсегментарный сенсорный, моторный и вегетативный нейроны; 14, 15, 16 – корковые сенсорный, моторный и вегетативный центры



Рис. 24. Спинной мозг и спинальные нервы

из них выходит пара спинальных нервов (симметрично по одному справа и слева). Строение сегмента грудного отдела схематически представлено на рис. 25.

На срезе спинного мозга различают серое вещество (2), где находятся преимущественно тела нейронов, и белое вещество (1), в котором проходят проводящие пути. Через задние корешки (6) в спинной мозг входят чувствительные волокна, которые или контактируют со вставочными нейронами (8) в задних рогах (3), или поднимаются вверх. В боковых рогах (9) расположены тела преганглионарных вегетативных нейронов (10), а в передних рогах (4) – мотонейроны (11). Отростки вегетативных и моторных нейронов выходят через передние корешки (7), которые, соединяясь с задними корешками, образуют спинальные (спинномозговые) нервы. Последние всегда являются смешанными, т. е. содержат двигательные (моторные и вегетативные) и чувствительные волокна, и уже в таком составе идут к передним и задним частям тела.

Чувствительная и моторная иннервация спинным мозгом организована по сегментарному принципу. Из шейного отдела иннервируется задняя часть головы, шея, передняя часть верхних конечностей. Грудной отдел обеспечивает чувствительность и моторику задней части рук, кожи и мышц груди и живота; поясничный – области таза и передней части нижних конечностей; крестцовый – ягодиц и задней части ног. Относительно вегетативной иннервации принцип сегментации не выдерживается столь строго, в общем можно говорить об иннервации внутренних органов и сосудов шеи, грудной, брюшной и тазовой полостей, а также половых органов. Более детально это будет описано ниже.

Проводниковый аппарат спинного мозга рассматривают как составную часть *интеграционного аппарата*, обеспечивающего двустороннюю связь спинного мозга

и функционально нервная система представляет единое целое, поэтому в последующем изложении, структурированном по отделам ЦНС, будут описываться не только центральные образования, но и их периферические проекции.

В пределах того или иного отдела ЦНС принято различать *сегментарные образования* (чувствительные, моторные, вегетативные, ассоциативные), *надсегментарные структуры*, а также *восходящие и нисходящие пути* с их морфофункциональной характеристикой.

Спинной мозг. Спинной мозг расположен в позвоночном канале, сверху он продолжается в головной мозг. Его длина составляет у взрослого человека 42–45 см, масса около 30 г. Внешний вид спинного мозга и конского хвоста показан на рис. 24.

Спинной мозг состоит из 31 сегмента: 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1 копчикового. Из каждого

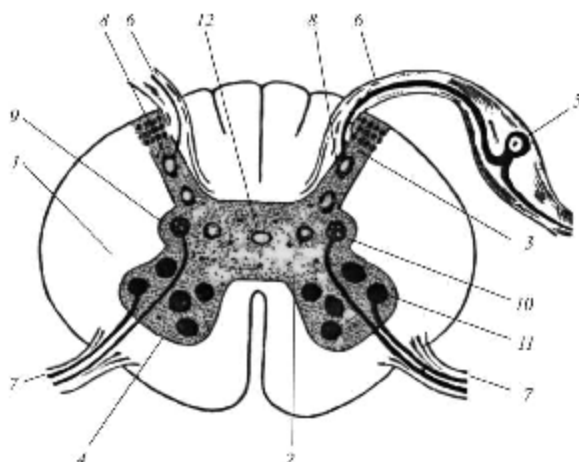


Рис. 25. Поперечный разрез спинного мозга (грудной отдел):

1 – белое вещество; 2 – серое вещество; 3 – задние рога; 4 – передние рога; 5 – чувствительный ганглий; 6 – задние корешки; 7 – передние корешки; 8 – вставочный нейрон; 9 – боковые рога; 10 – вегетативный (симпатический) нейрон; 11 – моторный нейрон; 12 – центральный канал

с интеграционными центрами головного мозга, к которым относят кору полушарий большого мозга, промежуточный мозг, средний мозг и мозжечок.

В частности, восходящие, т. е. сенсорные, пути в составе спинного мозга идут и выполняют первое синаптическое переключение в нежном и клиновидном ядрах, оливе продолговатого мозга, мозжечке, зрительном бугре, четверохолмии, ретикулярной формации моста.

Нисходящие пути несут эфферентные сигналы от коры полушарий большого мозга, среднего мозга (крышки, красного ядра, ретикулярной формации), заднего мозга (вестибулярных ядер), продолговатого мозга (ретикулярной формации, оливы).

Таким образом, благодаря сегментарным структурам спинного мозга осуществляется двигательная, чувствительная и вегетативная иннервация большей части тела человека. Значительная часть органов обладает способностью к локальной саморегуляции, однако поддержание жизни организма только лишь за счет спинного мозга невозможно из-за остановки дыхания. Спинной мозг представляет собой последнюю передающую инстанцию сигналов к исполнительным органам от вышестоящих структур головного мозга – от продолговатого мозга до коры полушарий большого мозга.

Головной мозг с точки зрения филогенеза, эмбриогенеза, строения и функций делит на продолговатый мозг, задний мозг (мост и мозжечок), средний мозг, промежуточный мозг (таламус и гипоталамус) и конечный мозг (базальные ядра, обонятельный мозг, плащ). Эти образования показаны на рис. 26–29.



Рис. 26. Правая наружная поверхность головного мозга

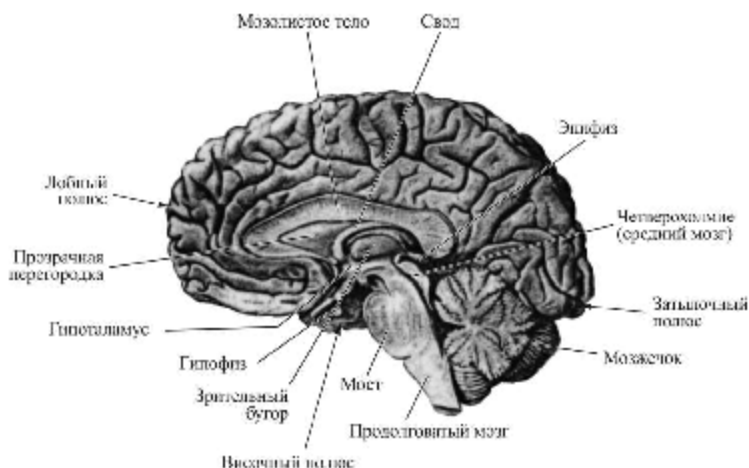


Рис. 27. Правая внутренняя поверхность головного мозга



Рис. 28. Верхняя поверхность головного мозга

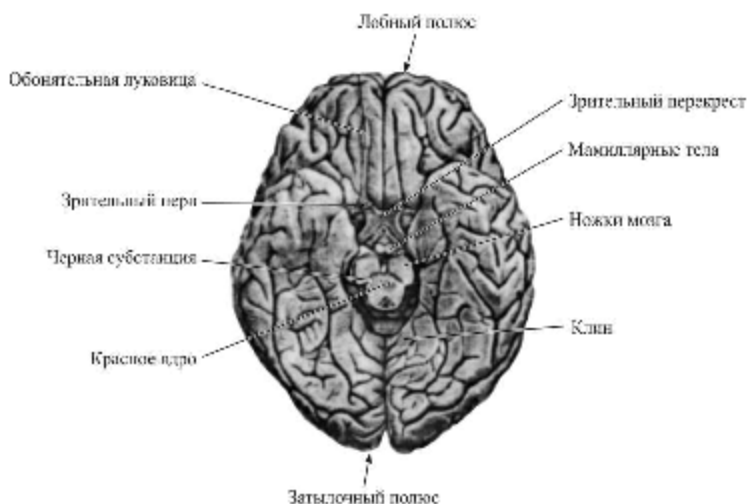


Рис. 29. Нижняя поверхность головного мозга

Продолговатый мозг. Эта относительно небольшая по своим размерам структура внешне представляет переход спинного мозга в головной (длина 25 мм, наибольшая ширина 22 мм, толщина 14 мм и масса 6 г). В нем, помимо сегментарного аппарата и проводящих путей, имеются уже и надсегментарные образования.

Сегментарный аппарат представлен ядрами четырех последних пар черепных нервов, осуществляющих чувствительные, моторные и вегетативные (парасимпатические) функции.

Подъязычный нерв (XII пара) – двигательный нерв, иннервирующий мышцы языка и обеспечивающий связанные с ним функции (перемешивание пищи в полости рта, фонетическая функция). Следует иметь в виду, что в составе этого нерва, равно как и других, о чем указывалось выше, проходят чувствительные волокна от рецепторов мышц языка. Получение этой обратной связи (афферентации) – важное условие осуществления указанных функций.

Добавочный нерв (XI пара) – двигательный, обеспечивает иннервацию мышц шеи и затылка.

Блуждающий нерв (X пара) – во-первых, содержит двигательные волокна, идущие к мышцам глотки и гортани; во-вторых, в его составе очень много эфферентных парасимпатических волокон, иннервирующих внутренние органы грудной и брюшной полостей; в-третьих, от этих органов в чувствительное ядро блуждающего нерва поступает афферентная сигнализация.

Языкоглоточный нерв (IX пара) – также связан с тремя функциями: эфферентные волокна к мышцам глотки и гортани, эфферентные парасимпатические волокна к окологлоточным железам и афферентные пути от рецепторов языка и гортани.

Таким образом, рефлекторные сегментарные функции достаточно разнообразны, они связаны с движениями головы, языка, глотки и гортани, слюноотделением, а также с парасимпатической регуляцией внутренних органов грудной и брюшной полостей.

Надсегментарный аппарат продолговатого мозга представлен главным образом ядрами ретикулярной формации, от которых идут проводящие пути к сегментарному аппарату спинного мозга, регулируя его моторную, сенсорную и вегетативные функции (координируя симпатические и парасимпатические влияния), а также интегрируя функционирование структур, обеспечивающих жевание, глотание, пищеварение, дыхание, гемодинамику. Однако эта интегративная деятельность недостаточна для деятельности указанных физиологических систем на уровне, поддерживающем постоянство внутренней среды.

Через продолговатый мозг и от его структур проходят проводящие пути: восходящие – в зрительный бугор, мост, мозжечок; нисходящие – в спинной мозг; проходящие – от коры полушарий большого мозга, красного ядра, черного вещества в спинной мозг.

Задний мозг. Этот отдел головного мозга представлен главным образом двумя крупными структурами – мостом и мозжечком.

Мост (или Варолиев мост, по имени итальянского анатома С. Varolio, XVI в.) имеет вид поперечно расположенного валика на передней поверхности (см. рис. 26, 27), его длина по срединной линии 2,5 см, ширина 3–3,5 см и толщина – 2,5 см, средняя масса 16–18 г.

В этой структуре начинаются (заканчиваются) четыре пары черепных нервов, связанные со следующими функциями.

Преддверно-улитковый нерв (VIII пара) несет информацию от рецепторов слуха и вестибулярного аппарата и переключается через ядра моста на пути в вышележащие структуры. Различают с каждой стороны по два улитковых и по четыре вестибулярных ядра.

Улитковые ядра – структуры, имеющие отношение к слуховой чувствительности, связаны с ядрами среднего мозга (нижние бугорки) и зрительным бугром промежуточного мозга. Первое из них имеет отношение к осуществлению двигательных ориентировочных рефлексов (поворот головы, глаз, у животных – ушей в сторону звукового раздражителя), второе – одно из звеньев системы, обеспечивающей слуховое восприятие.

Вестибулярные ядра обеспечивают переключение афферентации из преддверия к мотонейронам спинного мозга и черепных нервов (нижнее и боковые ядра), в мозжечок (верхние и средние ядра), к вегетативным центрам (боковое ядро), в зрительный бугор и далее кору полушарий большого мозга (среднее ядро). Такое многообразие связей отражает разнообразие реакций на раздражение рецепторов преддверия – вестибуло-моторные, вестибуло-вегетативные и вестибуло-сенсорные реакции.

Лицевой нерв (VII пара) – смешанный нерв, в состав которого входят чувствительные, двигательные (моторные) и парасимпатические волокна. Этот нерв несет сенсорную (вкусовую, вкус сладкого) информацию от передней части языка; иннервирует мимическую мускулатуру, а также подчелюстную и подъязычную слюнные железы и слезные железы.

Отводящий нерв (VI пара) – двигательный нерв, иннервирующий отводящие мышцы глаза.

Тройничный нерв (V пара) – обеспечивает тактильную и болевую чувствительность от лица, а также проприоцептивную чувствительность от мышц лица, шеи, нёба и среднего уха.

Надсегментарный аппарат моста связан с вестибуло-кохлеарными ядрами, восходящими сенсорными путями, а также с ретикулярной формацией, которая участвует в составе дыхательного центра в регуляции дыхательной ритмики.

Мозжечок. Эта структура является самой крупной после полушарий большого мозга частью головного мозга (см. рис. 26, 27). Он имеет ромбовидную форму, ширину в среднем 10 см, длину по средней линии – 3–4 см, толщину – 4–5 см, среднюю массу – около 135 г. Поверхность образована серым веществом, образующим кору мозжечка, под которой находится белое вещество. Оно содержит афферентные и эфферентные волокна, связывающие мозжечок со стволом мозга и формирующие ножки мозжечка: верхние, средние и нижние. Верхние ножки связывают его со средним мозгом, средние – с мостом и нижние – с продолговатым мозгом.

Мозжечок имеет весьма сложную морфофункциональную организацию, что очень наглядно проявляется при его поражении или экспериментальном удалении. Полное удаление ведет к гибели животного, а частичное проявляется в следующем:

- *дисэквивалирия* – нарушение способности удерживать равновесие;
- *тремор* – дрожание конечностей и головы;
- *атаксия* – нарушение величины, скорости и направленности движений;
- *асинергия* – нарушение координации двигательной активности;
- *адиодохокинез* – нарушение правильного быстрого чередования движений;
- *астазия* – качательные и дрожательные движения;
- *дисметрия* – неспособность с необходимой точностью выполнить произвольное движение;

- *астения* – общая физическая слабость и быстрая утомляемость;
- *дисартрия* – нарушение речи.

При этом также отмечаются нарушения сенсорики и вегетатики (кровообращения, дыхания, пищеварения).

Однако наиболее значимыми являются функции мозжечка, связанные с двигательной активностью, которые формировались в процессе эволюции и в определенном виде отражаются в организации двигательной активности человека. Древний мозжечок обеспечивает локомоции за счет мышц туловища, как это было у древних обитателей водной среды. Старый мозжечок связан с использованием для перемещения конечностей, т. е. по относительно твердой поверхности. И новая часть мозжечка обеспечивает координацию сложных движений, в том числе и приобретенных в процессе обучения.

Суммируя все вышесказанное, функции мозжечка можно представить следующим образом:

- регуляция позы и мышечного тонуса;
- сенсомоторная координация позы и целенаправленных движений (во взаимодействии с лобной корой);
- координация быстрых (метательных) целенаправленных движений, осуществляемых по команде из коры;
- контроль висцеральных функций;
- осуществление адаптационно-трофических функций путем вовлечения соответствующих вегетативных и соматических центров.

Средний мозг (см. рис. 27) по сравнению с другими отделами имеет относительно небольшие размеры. Отсюда начинаются две пары двигательных черепных нервов:

- *блоковый нерв (IV пара)* – иннервирует верхнюю косую мышцу глаза;
- *глазодвигательный нерв (III пара)* – содержит двигательные соматические волокна, идущие к пяти мышцам глазного яблока, за счет которых совершаются весьма разнообразны, тонкие, хорошо скоординированные движения, без которых невозможно полноценное зрительное восприятие. Кроме того, в составе этого нерва имеются парасимпатические волокна, обеспечивающие уменьшение диаметра зрачка и аккомодацию глаза, за счет чего происходит изменение преломляющей силы хрусталика глаза.

Средний мозг осуществляет замыкательную функцию благодаря тому, что к его верхним и нижним бугоркам (крыша среднего мозга) подходят афферентные пути от зрительной и слуховой сенсорных систем. Из него выходят рассмотренные выше эфферентные пути к мышцам глаз, головы, шеи, что и обеспечивает двигательные ориентировочные рефлексы (поворот головы и глаз) на световые и звуковые раздражители. Следует иметь в виду, что хотя четверохолмие нередко обозначают как подкорковые зрительные и слуховые центры, но непосредственного отношения к этим видам перцепции они не имеют, поскольку у них отсутствуют прямые связи с сенсорными структурами промежуточного мозга и коры полушарий большого мозга.

Надсегментарный аппарат (помимо указанной функции четверохолмия) среднего мозга представлен красным ядром, черной субстанцией и ретикулярной формацией, основная роль которых заключается в координации моторики.

Красное ядро – является основным коллектором путей экстрапирамидной системы, обеспечивающей произвольную двигательную активность. Это ядро получает пути от базальных ганглиев, мозжечка, коры и посылает нисходящие пути к сегментарным мотонейронам непосредственно или через ретикулярную формацию.

Функции черной субстанции связывают с обеспечением тонких двигательных актов, чем объясняют то, что у человека она развита сильнее, чем у других представителей животного мира.

Промежуточный мозг (см. рис. 27). Это образование представляет собой крупную структуру, в состав которой входят таламический мозг и подталамическая область. В таламическом мозге особое внимание привлекает собственно таламус, или зрительный бугор.

Таламус (зрительный бугор). Имеет яйцевидную форму, его длина составляет около 40 мм, ширина – 16 мм, высота – 20 мм, состоит главным образом из серого вещества, разделенного прослойкой белого вещества на отдельные ядра, имеющие различное функциональное назначение.

Выделяют, в частности, следующие группы.

I. Передние ядра, которые являются подкорковыми центрами обоняния и принимают участие как в обеспечении перцептивных процессов, так и в рефлекторных реакциях.

II. Вентролатеральные ядра выполняют функцию подкоркового центра общей чувствительности.

III. Медиальные ядра, играющие роль интегративного центра промежуточного мозга.

IV. Задние ядра (подушка) – подкорковые центры зрения.

V. Срединные ядра – подкорковые центры вестибулярной и слуховой чувствительности.

VI. Ретикулярные ядра, входящие в неспецифическую активирующую систему мозга.

В целом функции таламуса разделяют на сенсорные (коллектор практически всех входящих чувствительных путей); моторные, через которые обеспечивается связь мозжечка и базальных ганглиев с двигательной корой; вегетативные – через висцеральный мозг; неспецифические, оказывающие тонические влияния на структуры головного мозга, и ассоциативные.

Подбугорная область (гипоталамус) расположена непосредственно под зрительным бугром, по топографическому принципу ее делят на переднюю, промежуточную, заднюю и дорсальную области, в которых выделяют до 40 ядер.

Это относительно небольшое образование (масса 5 г) выполняет исключительно важные функции, связанные с поддержанием постоянства внутренней среды. Это достигается благодаря следующим особенностям строения и специфическим свойствам гипоталамуса:

- имеет афферентный вход из зрительного бугра, среднего мозга, лимбической системы и др.;

- обладает селективной химической чувствительностью к ряду веществ (ионы, глюкоза, гормоны и др.), осмотической чувствительностью, термочувствительностью;

- имеет эфферентный выход в лимбическую систему, зрительный бугор, средний мозг и другие структуры;

- обладает способностью к нейросекреции, синтезируя истинные гормоны (вазопрессин и окситоцин), которые выделяются в межклеточное пространство в задней доле гипофиза, а также рилизинг-факторы – биологически активные вещества, регулирующие деятельность передней и средней долей гипофиза.

В области гипоталамуса выделяют поведенческие центры жажды, насыщения, голода, полового влечения и др.

Обеспечивают координацию симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы. С некоторой степенью условности принято считать задний гипоталамус интегратором симпатического, а передний – парасимпатического отдела.

В целом гипоталамус – область, обеспечивающая поддержание постоянства внутренней среды, интеграцию вегетативных функций, координацию работы нервной и гуморальной систем, мотивационно-эмоциональную сферу, поведение. В условиях очень сложной патологии с отключением конечного мозга, за счет гипоталамуса возможно поддержание жизнедеятельности на примитивном (как иногда выражаются, на «растительном») уровне.

Конечный мозг. Конечный мозг представлен двумя полушариями большого мозга, в каждом из которых выделяют базальные ядра, обонятельный мозг и плащ.

Базальные ядра (как синонимы используются термины *базальные ганглии*, *узлы основания головного мозга*, *подкорковые ядра*, *стриопаллидарная система*, рис. 30) представляют собой скопление серого вещества в глубине белого вещества полушарий.

Нередко из этих образований по морфофункциональным признакам выделяют полосатое тело (хвостатое ядро вместе со скорлупой) и чечевицеобразное ядро (бледный шар и скорлупа), а также более крупное объединение – стриопаллидарную систему (полосатое тело вместе с бледным шаром).

Функциональная организация всех этих структур заключается в том, что они получают сигналы от медиального бугра таламуса, от коры (лобной, височной и затылочной) и от черного вещества среднего мозга. Полосатое тело оказывает тормозящее влияние на бледный шар, от которого идут пути к сегментарным мотонейронам. Базальные ядра правого и левого полушарий связаны между собой. Самый главный эфферентный путь идет к зрительному бугру и крыше среднего мозга.

Функциональная значимость базальных ядер заключается в следующем:

– они представляют собой высший отдел экстрапирамидной системы, обеспечивающей непроизвольную двигательную активность. При этом бледный шар оказывает

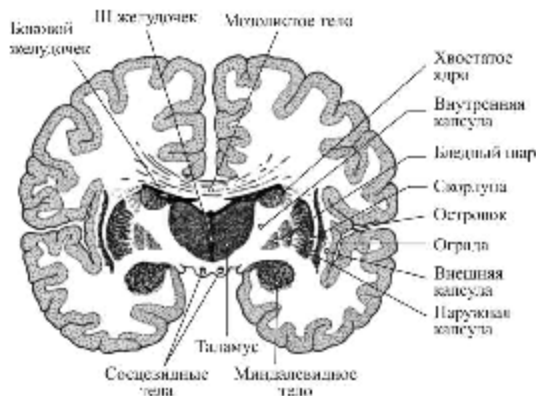


Рис. 30. Схема расположения базальных ядер на фронтальном сечении

активирующее, а полосатое тело – тормозящее влияние. Вот поэтому при гиперфункции полосатого тела наблюдается гипокинезия, а при гипофункции – гиперкинезы. В целом эти структуры:

- обеспечивают стереотипные медленные движения;
- принимают участие в регуляции вегетативной функции;
- являются связующим звеном между ассоциативными и двигательными областями коры;
- полосатое тело принимает участие в интеграции условно-рефлекторной деятельности;
- скорлупа имеет отношение к организации пищевого поведения;
- при полном поражении ограда человек утрачивает речевую функцию при сохранении сознания;
- миндалевидное тело относят к подкорковому обонятельному центру.

Разнообразна и специфична по своим проявлениям патология базальных ядер, которая проявляется в следующем:

- развивается синдром Паркинсона (дрожательный паралич), что, очевидно, связано с разрушением тормозного пути (дофаминергического) от черной субстанции, т. е. гиперактивность базальных ганглиев;

- при повреждении полосатого тела возникает *атетоз* – медленные червеобразные движения кистей и пальцев рук, а также *хорея* – судорожные подергивания мимических мышц, а также нарушения памяти в виде *ретро-* и *антероградной амнезии*.

Таким образом, базальные ядра являются центром интеграции моторики, эмоций, психики. При этом каждая из этих функций может быть усилена или заторможена при активации отдельных образований.

Обонятельный мозг (рис. 31). Эту структуру нередко обозначают и как *висцеральный мозг*, и как *лимбическую систему*, хотя строго анатомически они во всех деталях не вполне совпадают.

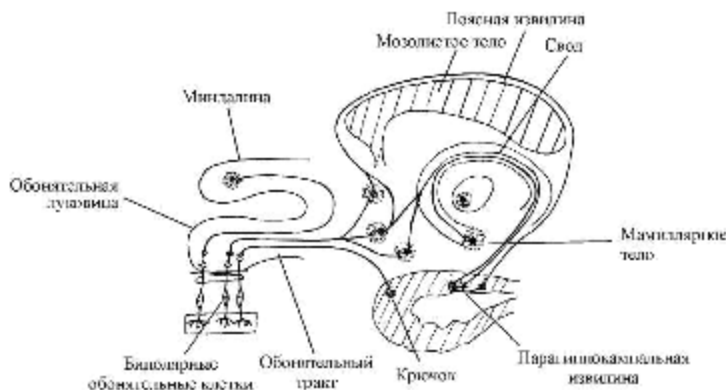


Рис. 31. Схема связей обонятельного мозга

Для этой структуры характерно циклическое взаимодействие между указанными структурами, многочисленные афферентные и эфферентные связи и пластичность синаптических структур.

Функциональная значимость обонятельного мозга весьма разнообразна:

- настрой человека и побуждение к действию;
- интеграция вегетативных функций;
- эмоциональное оформление поведенческой активности и ее организация, в том числе и социального поведения (миндалина);
- память, воспроизведение эмоционально значимой информации;
- цикл «бодрствование – сон»;
- внимание;
- поддержание постоянства внутренней среды.

Плащ (см. рис. 26–29). Эта структура представлена корой, площадь которой составляет 1500–2000 см², и белым веществом. В строении коры выделяют четыре доли (лобную, теменную, затылочную и височную). На наружной поверхности выделяют девять борозд и двенадцать извилин, на внутренней – соответственно восемь и десять, которые позволяют достаточно определенно относить те или иные функции к конкретным участкам коры.

Отделы коры, имеющие характерное клеточное строение и нервные связи, участвующие в выполнении определенных функций, обозначают как корковые центры. Их поражение проявляется в утрате присущих им функций.

Центры плаща принято делить на *проекционные* и *ассоциативные*.

Проекционные центры в онтогенезе формируются раньше, чем ассоциативные, в них заканчиваются восходящие сенсорные пути или начинаются нисходящие двигательные пути. К их числу как наиболее существенные относятся следующие:

- проекционный центр тактильной, болевой, температурной и проприоцептивной чувствительности (задняя центральная извилина);
- проекционный центр двигательных функций (передняя центральная извилина). Здесь также просируется проприоцептивная чувствительность;
- центр схемы тела (теменная доля) – оценка положения тела и отдельных его частей в пространстве;
- центр слуха (височная доля);
- центр зрения (затылочная доля);
- центр обоняния (внутренняя поверхность височной доли);
- центр вкуса, расположен там же, где и центр обоняния;
- центр висцеральной чувствительности (в нижней части передней и задней центральных извилин);
- центр вестибулярной чувствительности (височная доля).

Ассоциативные центры формируются позже, они связаны с развитием мыслительных процессов и речи. Для них характерны многочисленные связи с проекционными центрами. Основными ассоциативными центрами являются следующие:

- центр стереогнозиса, т. е. узнавание предметов на ощупь (теменная доля);
- центр пракиси, т. е. целенаправленных привычных движений (теменная доля), у правшей – в левом полушарии, у левшей – в правом, у некоторых людей эти центры формируются в обоих полушариях, такие люди в одинаковой степени владеют правой и левой руками;

- ассоциативный центр зрения, зрительной памяти (в затылочной доле). При его поражении развивается зрительная *агнозия*, т. е. неузнавание предметов;
- ассоциативный центр слуха, или акустический центр речи (центр Вернике, височная доля). При его поражении развивается сенсорная *афазия*, утрата способности понимать речь, хотя при этом сохраняется звуковое восприятие;
- двигательный центр речи (центр Брока, лобная доля). При поражении этого центра возникает моторная афазия (утрата речи), хотя речь окружающих больной понимает;
- анализатор письменной речи (центр *лексии*), расположен в теменной доле. При его поражении развивается *алексия* – больной видит буквы и слова, но не понимает их смысла и не может прочесть текст;
- двигательный анализатор письменных знаков (центр графии), расположен в лобной доле рядом с передней центральной извилиной. Обеспечивает точные тонкие движения руки, необходимые для написания букв, цифр, для рисования;
- все указанные речевые центры имеют одностороннюю локализацию в коре полушарий большого мозга: у правой – в левом полушарии, у левой – в правом. Эти центры развиваются на протяжении всей жизни;
- центр сочетанного поворота головы и глаз в противоположную сторону (лобная доля).

До сих пор несколько неопределенно стоит вопрос о корковой локализации психических функций (*френология*). Для некоторых из них четко ограниченного места «не оказалось», что дало основания американскому физиологу и психологу К. Лешли прийти к заключению, что мозг функционирует как единое целое. С другой стороны, наш отечественный исследователь А. Р. Лурия, основоположник нейропсихологии, и его активно работающая и в настоящее время школа заняты проблемой мозговой локализации высших психических функций и их нарушений при локальных повреждениях мозга.

В строении конечного мозга прослеживается довольно четкая симметрия, чего нельзя сказать о его функциях. В настоящее время общепринятой является точка зрения о функциональной асимметрии, что отчетливо проявляется при нарушении взаимодействия между полушариями, при фармакологическом выключении одного из них, односторонних повреждениях. Иногда говорят о доминировании у человека левого полушария, хотя, очевидно, логичнее ставить вопрос о функциональной дифференцировке. На основании анализа многочисленных данных для правой функциональной специфика «левое полушарие – правое полушарие» заключается соответственно в следующем: вербальное – невербальное, время – пространство, анализ – синтез, последовательное – одновременное восприятие, абстрактное – конкретное восприятие, рационально – интуитивно.

Раздел II

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ (ВОСПРИЯТИЕ)

Под восприятием, или перцепцией (от лат. *perceptio*), понимают совокупность процессов, обеспечивающих формирование идеальной (субъективной) модели объективно существующей реальной действительности. Достаточно оснований утверждать, что восприятие является первоосновой психики как в филогенезе, так и в онтогенезе.

Самые примитивные живые организмы, и не только животные, но и растения, обладают способностью тем или иным образом реагировать на факторы внешней среды, что принято обозначать как *раздражимость*. В процессе эволюции эта способность совершенствовалась, появилось свойство *возбудимость* – дифференцированное реагирование специализированных тканей, что в свою очередь привело к формированию *органов чувств* и поведенческих реакций высокой степени сложности, на которых базируется психика – психические состояния, процессы, свойства.

В процессе онтогенеза восприятию также принадлежит ключевая роль в психическом развитии. При недостаточности развития сенсорных систем страдает не только способность воспринимать сигналы внешней среды, но и психика в целом. В самых тяжелых случаях, когда новорожденные лишены зрения, слуха и кожной чувствительности, развитие даже на биологическом уровне оказывается невозможным.

В 1923 г. в Харькове выдающийся отечественный педагог и психолог И. А. Соколянский (1889–1960) создал школу-клинику для слепоглухонемых детей, где начались исследования, связанные с этой проблемой. В 1941 г. эта школа фашистами была сожжена, погибли почти все дети. Работы были продолжены только в 1955 г., когда под Москвой в Загорске (ныне Сергиев Посад) с активным участием А. И. Мещерякова был открыт дом-интернат Института дефектологии АПН СССР для слепоглухонемых. К 1975 г. было выпущено 50 детей, получивших общее среднее образование. Четверо из первого выпуска поступили на факультет психологии МГУ, в числе которых была О. И. Скороходова, которая не только успешно окончила университет, но и защитила кандидатскую диссертацию и написала замечательную, широко известную книгу «Как я воспринимаю, представляю и понимаю окружающий мир». Этот пример демонстрирует чрезвычайную сложность проблемы и возможность решения ее.

Проблема содержит и чрезвычайной важности философский аспект – гносеологический. Насколько правильно и точно в наших ощущениях отражены объективные свойства реально существующих предметов и явлений внешнего мира?

Выдающийся немецкий физиолог И. Мюллер (1801–1858) на основании убедительных экспериментальных данных (явление зрительного фосфена – возникновение ощущения света при механическом воздействии на глаз) в 1826 г. сформулировал закон специфических энергий органов чувств. В нем утверждалось:

- одни и те же причины в разных органах чувств вызывают различные ощущения;
- одни и те же ощущения могут быть вызваны различными причинами. Ощущения – суть энергии чувств.

Его блестящий ученик, врач, физик, физиолог Г. Гельмгольц (1821–1894), развивая идеи своего учителя, создал теорию символов: «Я обозначил ощущения как символы внешних явлений, и я отверг за ними всякую аналогию с вещами, которые они представляют».

Такой подход был подвергнут убедительному критическому анализу немецким философом-материалистом Л. Фейербахом (1804–1872) и был обозначен как физиологический идеализм. Небезынтересным является тот факт, что он в 1830 г. анонимно опубликовал трактат «Мысли о смерти и бессмертии», где отвергалась идея бессмертия души.

Однако уже в 1872 г. блестящий экспериментатор Э. Дюбуа-Раймон произнес свою известную речь «О границах познания природы». В ней он сформулировал «семь мировых загадок», которые не будут решены наукой (*Ignoramus et ignorabimus* – не знаем и не узнаем): 1) природа материи и силы; 2) происхождение движения; 3) происхождение и сущность живого; 4) целесообразность в природе; 5) происхождение ощущения и сознания; 6) происхождение мышления; 7) свобода воли.

1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Для обозначения морфофункциональных образований, обеспечивающих восприятие, в литературе встречается несколько очень близких по своей семантике терминов: органы чувств, анализаторы, афферентные системы, сенсорные системы. В отечественной литературе наиболее часто используется термин «анализаторы», введенный И. М. Сеченовым и И. П. Павловым. Более того, И. П. Павлов рассматривал работу анализаторов наравне с условным рефлексом как основной механизм психической деятельности человека.

Под восприятием, или перцепцией, принято понимать совокупность процессов, в результате которых в нашем сознании формируется идеальная (субъективная) модель окружающей нас реальной (объективной) действительности. Эта реальная действительность воздействует на человека через *раздражители*, которые по своей природе представляют собой материальное явление, т. е. поток энергии того или иного вида (механической, тепловой, энергии электромагнитных колебаний) и химическое строение растворимых или летучих веществ.

Совокупность процессов, обеспечивающих восприятие, состоит из следующих последовательных этапов:

- количественная обработка раздражителя вспомогательными структурами анализатора;
- рецепция – трансформация специфической энергии раздражителя в неспецифический процесс – нервное возбуждение;
- кодирование информации о параметрах раздражителя через параметры нервного возбуждения;
- передача этой информации в вышележащие структуры анализатора с аналитико-синтетической обработкой данной информации;
- возникновение ощущений – субъективных эквивалентов элементарных признаков (раздражителей) предметов и явлений;

- формирование образа – интеграция информации обо всех элементарных признаках в единый нейродинамический комплекс;
- опознание образа, отнесение воспринимаемого образа к известному данному конкретному человеку, классу предметов, критерием чего является возможность *вербализации* (т. е. обозначить словом, назвать), или адекватное на него реагирование, или манипулирование с ним.

Отмеченные этапы имеют разные механизмы и реализуются в разных звеньях анализатора, со строением и свойствами которых мы теперь познакомимся.

Восприятие является первоосновой, базой для развития *представлений*, под которыми понимают субъективные образы предметов и явлений на основе их применения или же продуктивного воображения. В процессе индивидуального жизненного опыта человек сталкивается с предметами одной категории, но с весьма большим разнообразием размеров, форм, цветов и большим количеством различающихся конкретных характеристик. Все это дает не только одиночный акт восприятия, не только фиксацию в памяти этих конкретных образов, но и формирование обобщенного образа, в котором ведущим признаком является его наиболее существенная, определяющая характеристика, а второстепенные детали выполняют вспомогательную роль. Этот механизм и лежит в основе индивидуального опознания образа.

Вместе с тем степень обобщения в представлении может быть столь велика, что приводит к появлению *понятий* – абстракций, которые человеком уже не могут быть описаны как характерный образ внешнего мира. Например, конкретный стул дает конкретный чувственный образ. Многообразие фасонов, форм, оформления стульев через их восприятие приводит к формированию обобщенного представления о стуле, которое охватывает все конкретные варианты. Далее – предмет мебели уже включает большое разнообразие разнородных предметов и утрачивает конкретику. И так далее. Чем больше степень обобщения, абстрагирования – тем больше мы удаляемся от конкретного образа. Но вместе с тем этот же механизм, развивающийся в обратном направлении, позволяет понять конкретную сущность какого-нибудь «дикивинного» предмета, с которым мы никогда в жизни не сталкивались.

Сколько у человека органов чувств? И достаточно ли этого, чтобы обеспечить нашему организму получение всей необходимой информации как о событиях внешнего мира, так и о состоянии внутренней среды? Нередко приходится слышать, что человек обладает пятью чувствами – зрением, слухом, вкусом, обонянием и осязанием. И как выражение обостренной, даже загадочной чувствительности иногда говорят о «шестом чувстве», не имея в виду что-либо конкретного, а скорее нечто близкое к интуиции.

Но так ли это? Ведь на самом деле, если более внимательно проанализировать наши ощущения, то мы со всей очевидностью можем насчитать не пять их видов, и даже не шесть, а существенно больше, в зависимости от степени дифференциации в их характеристике.

С некоторой степенью условности, учитывая анатомическое единство и общность функций в современной физиологии, по И. П. Павлову, различают восемь анализаторов. Среди них – *зрительный, слуховой, вестибулярный* (или статокINETический), *вкусовой, обонятельный, кожный, двигательный* (дающий ощущения о работе опор-

но-двигательного аппарата, т. е. кинестетический, или проприоцептивный) и *висцеральный* (анализатор внутренних органов, или интероцептивный).

Но это совсем не означает, что у человека возможны только восемь ощущений. Их гораздо больше. Почти все анализаторы обеспечивают несколько, иногда очень много различных ощущений. Например, зрительный – широкое многообразие световых и цветовых оттенков, размеров пространства и т. д. Функционирование слухового анализатора обеспечивает формирование ощущений звуков различной высоты и громкости. При помощи кожного анализатора мы обладаем тактильной, вибрационной, температурной и болевой чувствительностью. Ниже все они будут рассмотрены. Вместе с тем обращает на себя внимание, что такие анализаторы, как двигательный и висцеральный, более бедны ощущениями, да они и не очень определены, что совсем не говорит о меньшей их функциональной значимости.

Если задуматься над этим перечнем, то, естественно, возникает вопрос – а почему восемь анализаторов? Достаточно ли людям этих органов чувств? И действительно, среди различных представителей животного мира можно обнаружить обладающих такими анализаторами, каких у человека нет. Например, многие рыбы способны воспринимать напряжение магнитного поля, летучие мыши ориентируются благодаря способности реагировать на ультразвуки. И эти примеры – неисключительны. Поэтому ответ на поставленный вопрос можно найти только с учетом эволюции животного мира и тех воздействий, которые имели *биологическую значимость*, т. е. сигнализировали о пище, опасности, своих собратьях и т. п. И потому, если мы теперь обратимся к нашим органам чувств именно с такой точки зрения, то станет очевидным, что они воспринимают раздражители, которые являются признаками биологически важных для человека явлений и предметов. И притом не только внешней среды, но и внутренней.

Действительно, если не говорить о зрении и слухе, биологическая значимость которых очевидна, как бы мы ориентировались в пищевых продуктах без вкуса и обоняния? Возможно ли было бы определить тепло или холод без температурной чувствительности? Смогли бы мы определить параметры движения и положение тела в пространстве без вестибулярного анализатора? И это можно сказать без всяких исключений о каждой сенсорной системе! Ни одна из них не является лишней. Все они в целом обеспечивают восприятие практически всех биологически значимых в процессе эволюции человека раздражителей.

Вместе с тем приходится учитывать и то обстоятельство, что на самых последних этапах эволюции (ничтожных по своей длительности по сравнению со всей историей развития животного мира) появились связанные с техническим прогрессом факторы, которые, несомненно, биологически значимы, однако для восприятия их нет соответствующих органов чувств. Например, ионизирующее излучение, электромагнитные поля сверхвысоких частот и др. И в этом особая опасность таких воздействий, так как человек непосредственно их не способен ощутить, а начинает чувствовать только их опосредованные (нередко опасные для здоровья) последствия.

Но люди не обречены на узошь представлений о мире в результате ограниченных возможностей своих органов чувств. Нас очень интересуют явления, не воспринимаемые нашими анализаторами. И вот здесь на помощь приходят различные технические

приспособления, которые позволяют нам «видеть» инфракрасное излучение, «слышать» ультразвуки и радиоволны, «ощущать» ионизирующее излучение, ориентироваться в невесомости. И это не только исключительные ситуации.

Благодаря союзу психологии, физиологии и техники, в принципе, становится возможным вернуть зрение слепым и слух глухим, хотя для решения этих задач необходимо преодолеть очень много как теоретических, так и технических трудностей.

Строение анализаторов. Несмотря на разнообразие тех ощущений, которые возникают при работе наших органов чувств, можно найти ряд принципиально общих признаков в их строении и функционировании. В целом можно сказать, что анализаторы, сенсорные системы представляют собой совокупность взаимодействующих образований периферической и центральной нервной системы, осуществляющих восприятие и анализ информации о явлениях, происходящих как в окружающей среде, так и внутри самого организма.

Благодаря функционированию анализаторов обеспечивается одна из важнейших сторон психической деятельности человека. Именно поэтому попытки проникнуть в тайны человеческой психики, если эти попытки базировались на естественно-научной, а не схоластической основе, как правило, предполагали и изучение механизмов деятельности органов чувств.

Для того чтобы нам разобраться в этих механизмах, составим четкое представление о том материальном субстрате, в котором и происходят интересующие нас процессы. Принципиальная схема строения анализаторов представлена на рис. 32. Это не означает, что все органы чувств устроены совершенно одинаково, одна-

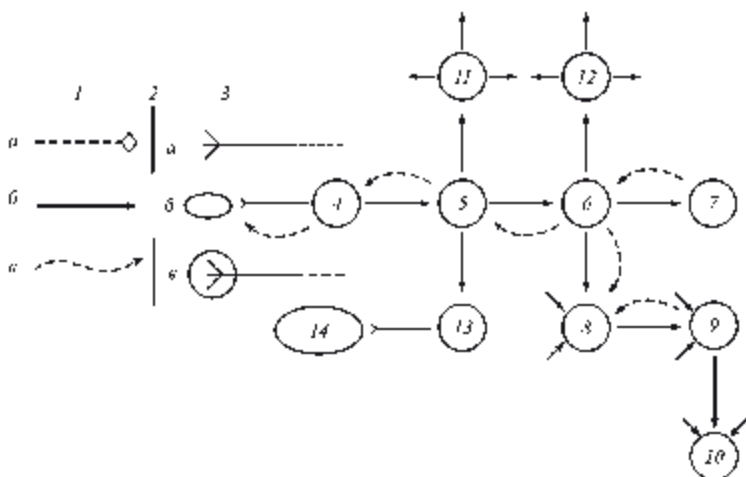


Рис. 32. Общая схема структуры анализатора (пояснения в тексте)

ко в принципиальном отношении – это однотипные структуры. Имеющиеся же в каждом из них особенности будут разобраны нами при рассмотрении конкретных вопросов.

На этой схеме, производящей впечатление довольно сложной, но в то же время значительно упрощенной, показаны основные структурно-функциональные элементы анализатора: 1 – раздражители различной модальности, которые не являются структурными элементами анализатора, но для их восприятия и функционируют наши органы чувств. Среди этих раздражителей следует выделить *адекватные* (1б), которые проникают через вспомогательные структуры (2) и взаимодействуют с рецепторами (3), и *неадекватные* (1а и 1в), которые задерживаются вспомогательными структурами и не достигают рецепторов.

Рецепторы по своему строению и функционированию довольно разнообразны. Пока выделим из них наиболее простые, эволюционно самые древние – свободные нервные окончания (3а); специализированные рецепторные клетки (3б), которые через синапс контактируют с последующими элементами, и инкапсулированные нервные окончания (3в), занимающие по своим свойствам промежуточное положение между двумя, представленными выше. Восходящие пути идут от них сходным образом: 4 – тело периферического сенсорного нейрона, которое расположено в периферическом сенсорном ганглии. 5 – первый (сегментный) центральный сенсорный нейрон, тело которого расположено в задних рогах спинного мозга, а также в ядрах чувствительных черепных нервов, в продолговатом мозге, в мосту, в среднем мозге; 6 – переключающие (релейные) ядра зрительного бугра (таламуса), отростки которых восходят в первичную проекционную зону коры головного мозга (7).

Путь (3–7) характеризуется строгой *мономодальностью*, т. е. проводит информацию о раздражителях какого-то одного вида энергии. 8 – ассоциативные ядра таламуса, отличительным свойством которых является *гетеромодальность*, т. е. они получают информацию от различных переключающих ядер, связанных с воздействием раздражителей разной модальности. 9 – вторичная проекционная зона коры, куда сходится информация обо всех элементарных признаках воспринимаемого объекта. 10 – ассоциативная кора, имеющая очень богатые связи и функционирующая как единое целое. 11 – ретикулярная формация стволовой части мозга. 12 – неспецифические ядра таламуса, входящие в состав неспецифической активирующей системы мозга, которая повышает или снижает тонус (возбудимость) специфических (связанных с определенной функцией) структур всей центральной нервной системы. 13 – двигательные и вегетативные центры, через которые происходит замыкание соответствующих рефлексов, проявляющихся в активности тех или иных *эффекторов* (14), т. е. исполнительных органов.

Штриховыми линиями показаны нисходящие пути, функциональная значимость которых состоит в адаптации состояния нижележащих структур к состоянию вышестоящих.

Следует заметить, что практически все анализаторы (кроме обонятельного) после первого центрального сенсорного нейрона полностью или частично переходят на противоположную сторону ЦНС, биологическая целесообразность чего иногда достаточно очевидна, а иногда отчетливо не выявлена (табл. 3).

Нейрофизиологическая характеристика сенсорных систем

Анализатор	Адекватный раздражитель	Ресепторы	Специфические проводящие пути	Корковые проекции (по Броdmannу)	Биологическая значимость и характер ощущений
1	2	3	4	5	6
Зрительный	Электромагнитные волны (396–760 nm)	Палочки и колбочки сетчатки	Биполярные клетки сетчатки → ганглиозные клетки сетчатки → наружное коллатеральное тело → зрительная кора	Затылочная доля (поля 17, 18, 19)	Восприятие окружающих предметов: яркость, контрастность, цвет, удаленность, размеры, перемещение в пространстве
Слуховой	Механические колебания (16–20 000 Гц)	Волосковые клетки кортиева органа улитки	Биполярные клетки спирального ганглия → коллатеральные ядра моста → верхняя олива → внутреннее коллатеральное тело → зрительная кора	Высокая доля (поля 41, 42, 22, 5, 7, 21)	Восприятие звука: громкость, высота тона, тембр, модуляция, спектр, направление на источниках
Вестибулярный (стадометрический)	Сила, возникающая в результате земного притяжения, углового вращения, линейного ускорения, равномерного вращения	Волосковые клетки полукружных каналов и отолитового аппарата	Биполярные нейроны вестибулярного ганглия → вестибулярные ядра (ядра Дейтерса и Швальбе) → центральные ядра таламуса	Средняя и нижняя височные извилины (дорсальная поверхность, поля 20, 21, 22)	Восприятие положения головы относительно вектора силы земного притяжения, изменение скорости и направления движения, вращения. Вестибулоосесорные, вестибуломоторные и вестибуловетеративные реакции
Вкусовой	Молекулы веществ, растворимых в воде	Хеморецепторные клетки вкусовых почек	Биполярные нейроны ганглиев черепных нервов (лицевого, языкоглоточного, блуждающего) → ядро одиночного пучка → вентромедиальная область таламуса	Сильная борозда (поля 3, 1, 2, 43)	Восприятие вкуса (кислый, горький, соленый, сладкий и их многочисленные сочетания во взаимодействии с тактильной температурой, обонятельной и триггерной чувствительностью)
Обонятельный	Молекулы летучих веществ (растворимых в воде у водных животных)	Хемочувствительные волоски обонятельных клеток	Центральные отростки обонятельных клеток → обонятельная луковица → субкаллозальный ганглий	Обонятельный мозг (перепараметры формации коры), типологам	Восприятие запаха

Кожный	1. Механическое воздействие на кожу (сила, скорость развития усиления, ускорение). 2. Внутритканевая температура	Тельца Мейснера, Пачини, Руффини, Гольджи – Маццони, диски Мерзеля, колбы Крузе, свободные нервные окончания, сплетения вокруг волосяных луковиц (периферические отростки нейронов ганглиев черепных и спинных нервов)	Центральные отростки нервов спинных нервов → нервные задние рога спинного мозга (нежнейшего и клонического ядер продолговатого мозга, чувствительное ядро тройничного нерва) → центральные, параспинальные, висцеральные, латеральные ядра таламуса	Поясная извилина, I и II соматосенсорные зоны, постцентральная извилина (поля 1, 2, 3, 43)	А. Восприятие на основе тактильной чувствительности (привосприятие, давление, вибрация). Указание предметов на ощупь. Б. Восприятие на основе латеральных ощущений – теплоты (горячий), нейтральный, холодный. Восприятие на основе интеграции ощущений: холодно, нейтрально, тепло, жарко
Двигательный (проприоцептивный, кинестетический)	Сила и скорость в растяжении рецепторов при сокращении, расслаблении, растяжении мышц и изменение положения сустава	Механорецепторы (свободные и инкапсулированные нервные окончания) интрафузальных мышечных веретен, сухожильный орган Гольджи, связок, суставных сумок, надкостницы, суставных поверхностей	Нейроны ганглиев спинных и черепных нервов → нежнейшее и клоническое ядра → заднелатеральное ядро таламуса	Передняя центральная извилина	«Темное мышечное чувство». Восприятие положения сустава, отдельных частей тела и на этой основе восприятие схемы тела
Интероцептивный (висцеральный, внутренний)	Давление, температура, химический состав и физиологические параметры	Баро- и механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, осморорецепторы, ионорецепторы, глюкозорецепторы, свободные нервные окончания в стенках полых органов, на поверхности слизистых, на внутренних поверхностях сосудов, в межклеточном пространстве, в ЦНС	Афферентные волокна в составе вегетативных нервов (с перекрещиванием и без в вегетативных ганглиях) → их сегментарные ядра → → центральные задне-двигательные и заднелатеральные ядра таламуса	Нижний отдел пост- и пренатальной извилины, обонятельный мозг (поля 3, 1, 2, 8, 12)	Отсутствие ощущений о состоянии внутренних органов при их нормальном состоянии; ощущения растяжения, распирания, тошноты, боли и т. п. при нарушении их деятельности, чувства аппетита, голода, жажды, насыщения, удовлетворения физиологических потребностей

Теперь попытаемся разобраться, как же «работают» отдельные звенья анализаторов, имея в виду опять-таки закономерности, общие для всех сенсорных систем. О частностях речь впереди. Очевидно, что логичнее всего начинать рассмотрение этого вопроса с *рецепторов* (от лат. *recipere* – принимать). Несмотря на очень большое разнообразие этих структур по строению, все они выполняют, как это уже отмечалось, одну и ту же функцию – трансформацию специфической энергии раздражителя в неспецифический процесс нервного возбуждения. Естественно, что, поскольку организм сталкивается с различными видами энергии, постольку различны и механизмы этой трансформации, хотя конечный итог качественно одинаков.

Имеется несколько признаков, по которым классифицируют рецепторы. Основной среди них – по модальности, т. е. по виду энергии, раздражителя. С этой точки зрения различают следующие виды рецепторов.

Механорецепторы, которые воспринимают механическую энергию, к ним относятся рецепторы тактильной, слуховой, вестибулярной, проприоцептивной (двигательной) и отчасти висцеральной чувствительности.

Достаточно широко представлены *хеморецепторы* – обоняние, вкус, рецепторы сосудов и внутренних органов. Эта группа, однако, достаточно разнообразна по классу воспринимаемых химических раздражителей – это и углекислый газ, и кислород, и ионы водородные, и практически бесконечный перечень вкусовых и обонятельных воздействий. Можно сразу обратить внимание и еще на одну особенность этих образований: они воспринимают раздражители не только внешней, но и внутренней среды, т. е. межклеточной жидкости и плазмы крови.

Отдельно говорят об *осморорецепторах*, воспринимающих изменения осмотического давления в межклеточной жидкости. Кроме того, каждый анализатор имеет терморецепторы, реагирующие на величину абсолютной температуры. В зрительном анализаторе – *фоторецепторы*, воспринимающие электромагнитное излучение в видимой части спектра. Это у человека, а у некоторых других представителей животного мира имеются *электрорецепторы* (рецепторные органы системы боковой линии рыб).

Иногда выделяют и болевые рецепторы (или *ноцицепторы*), хотя по этому поводу и нет единства взглядов, о чем будет сказано ниже.

Говоря о классификации рецепторов, следует также отметить, что по локализации, как это предложил выдающийся шотландский физиолог, лауреат Нобелевской премии У. С. Шеррингтон, среди них различают *экстерорецепторы* (наружные), *интерорецепторы* (внутренние) и *проприорецепторы* (рецепторы в структурах опорно-двигательного аппарата).

Кроме того, по морфологическим признакам, которые в свою очередь обусловлены эволюционными и эмбриологическими причинами, выделяют, как это показано и на рис. 32, *свободные нервные окончания*, *инкапсулированные нервные окончания* и *специализированные рецепторные клетки*.

К этому следует добавить, что рецепторы также различают по способу реагирования на действие раздражителя. Те из них, которые генерируют рецепторный потенциал на начало или конец действия раздражителя, обозначают как *фазические*, или быстро адаптирующиеся (например, фоторецепторы); а те, которые оказываются возбужденными на протяжении всего действия раздражителя, получили название *тонические*, или неадаптирующиеся, медленно адаптирующиеся (например, терморецепторы).

Далее рассмотрим в общем виде схему процессов, происходящих в начальной части сенсорной системы. Она представлена на рис. 33.

Теперь попытаемся разобраться, как же «работают» отдельные звенья анализаторов, имея в виду опять-таки закономерности, общие для всех сенсорных систем. О частностях речь впереди. Очевидно, что логичнее всего начинать рассмотрение этого вопроса с *рецепторов* (от лат. *recipere* – принимать). Несмотря на очень большое разнообразие этих структур по строению, все они выполняют, как это уже отмечалось, одну и ту же функцию – трансформацию специфической энергии раздражителя в неспецифический процесс нервного возбуждения. Естественно, что, поскольку организм сталкивается с различными видами энергии, постольку различны и механизмы этой трансформации, хотя конечный итог качественно одинаков.

Имеется несколько признаков, по которым классифицируют рецепторы. Основной среди них – по модальности, т. е. по виду энергии, раздражителя. С этой точки зрения различают следующие виды рецепторов.

Механорецепторы, которые воспринимают механическую энергию, к ним относятся рецепторы тактильной, слуховой, вестибулярной, проприоцептивной (двигательной) и отчасти висцеральной чувствительности.

Достаточно широко представлены *хеморецепторы* – обоняние, вкус, рецепторы сосудов и внутренних органов. Эта группа, однако, достаточно разнообразна по классу воспринимаемых химических раздражителей – это и углекислый газ, и кислород, и ионы водородные, и практически бесконечный перечень вкусовых и обонятельных воздействий. Можно сразу обратить внимание и еще на одну особенность этих образований: они воспринимают раздражители не только внешней, но и внутренней среды, т. е. межклеточной жидкости и плазмы крови.

Отдельно говорят об *осморорецепторах*, воспринимающих изменения осмотического давления в межклеточной жидкости. Кроме того, каждый анализатор имеет терморецепторы, реагирующие на величину абсолютной температуры. В зрительном анализаторе – *фоторецепторы*, воспринимающие электромагнитное излучение в видимой части спектра. Это у человека, а у некоторых других представителей животного мира имеются *электрорецепторы* (рецепторные органы системы боковой линии рыб).

Иногда выделяют и болевые рецепторы (или *ноцицепторы*), хотя по этому поводу и нет единства взглядов, о чем будет сказано ниже.

Говоря о классификации рецепторов, следует также отметить, что по локализации, как это предложил выдающийся шотландский физиолог, лауреат Нобелевской премии У. С. Шеррингтон, среди них различают *экстерорецепторы* (наружные), *интерорецепторы* (внутренние) и *проприорецепторы* (рецепторы в структурах опорно-двигательного аппарата).

Кроме того, по морфологическим признакам, которые в свою очередь обусловлены эволюционными и эмбриологическими причинами, выделяют, как это показано и на рис. 32, *свободные нервные окончания*, *инкапсулированные нервные окончания* и *специализированные рецепторные клетки*.

К этому следует добавить, что рецепторы также различают по способу реагирования на действие раздражителя. Те из них, которые генерируют рецепторный потенциал на начало или конец действия раздражителя, обозначают как *фазические*, или быстро адаптирующиеся (например, фоторецепторы); а те, которые оказываются возбужденными на протяжении всего действия раздражителя, получили название *тонических*, или неадаптирующихся, медленно адаптирующихся (например, терморецепторы).

Далее рассмотрим в общем виде схему процессов, происходящих в начальной части сенсорной системы. Она представлена на рис. 33.

Взаимодействие афферентной системы с раздражителем, по существу, начинается еще до рецептора. У многих анализаторов имеются так называемые вспомогательные структуры, которые выполняют задачу некоторой количественной обработки сигнала; трансформации, перехода в другой вид энергии здесь не происходит. Это, например, роговица, зрачок и хрусталик в зрительном анализаторе; ушная раковина, барабанная перепонка и слуховые косточки в слуховом и т. п. Благодаря функциям вспомогательных структур рецепторы защищены от воздействия чрезвычайно сильных или неадекватных раздражителей. Но вместе с тем здесь осуществляется проведение энергии адекватных воздействий, возможно ее концентрирование на единицу площади, несложный анализ, который заключается в выделении некоторых составных частей раздражителя. За счет вспомогательных структур может происходить понижение или повышение чувствительности сенсорного органа в целом.

В конечном итоге энергия раздражителя достигает рецепторной клетки, которая содержит субстрат, способный трансформировать эту энергию в биологические процессы. Такими свойствами обладают только рецепторы, и механизмы трансформации оказываются различными, но в конечном итоге все они приводят к возникновению *рецепторного потенциала*. Таким образом, механизм работы рецепторных образований тесно связан с протекающими в них биоэлектрическими явлениями.

Очень важным моментом является то обстоятельство, что энергия адекватного раздражителя служит только начальным толчком, ее просто не хватило бы, чтобы произвести столь энергоемкие изменения в мембране. Но благодаря этому начальному толчку запускается система высвобождения энергии из «биологических аккумуляторов», которыми являются фосфорорганические соединения с макроэргическими связями (аденозинтрифосфорная и аденозиндифосфорная кислоты, креатинфосфат). Именно в этом, т. е. в генерации рецепторного потенциала, качественно однотипного во всех рецепторах, и заключается первичный рецепторный акт – трансформация специфической энергии раздражителя в неспецифический процесс возбуждения (механизм биологического усиления).

Кодирование информации в сенсорной системе. Своеобразной и очень важной особенностью рецепторного потенциала, отличающей его от большинства других потенциалов действия, является четкая количественная зависимость его параметров от качественных и количественных характеристик раздражителя. Здесь, в рецепторе, начинаются процессы кодирования информации и одновременно ее анализ. Кодирование на рецепторном уровне обеспечивается, во-первых, высокой избирательной чувствительностью. Среди громадного множества воздействий на рецептор только адекватные раздражители обуславливают возникновение рецепторного потенциала. И во-вторых, амплитуда рецепторного потенциала пропорциональна логарифму интенсивности раздражителя. Именно в этой части афферентной системы происходит логарифмическое преобразование сигнала, т. е. переход на гораздо более экономный код, позволяющий при помощи сравнительно небольших изменений биологического сигнала передавать информацию о диапазоне изменений на 9–12 порядков, возможных в естественных условиях.

Рецепторный потенциал является первым звеном в цепи последующих событий, развивающихся в афферентной системе. В специализированных рецепторных клетках этот потенциал обуславливает выделение в синапс медиатора, вещества, которое обе-

спешивает передачу возбуждения химическим путем. Такой способ передачи в человеческом организме является практически повсеместным.

Между количеством и скоростью выделения медиатора, с одной стороны, и параметрами рецепторного потенциала, с другой (его амплитудой и длительностью), имеется строгая количественная зависимость. Благодаря этому та информация о раздражителе, которая закодирована параметрами рецепторного потенциала, теперь перекодируется в параметрах выделения медиатора. В результате воздействия этого химического передатчика на постсинаптическую мембрану возникает так называемый *генераторный потенциал*, который, по существу, представляет собой разновидность постсинаптического потенциала. Но очень существенным является то обстоятельство, что между амплитудой и длительностью генераторного потенциала, с одной стороны, и количеством и скоростью выделения медиатора, с другой, существует однозначная количественная зависимость. Это и составляет на данном этапе механизм перекодирования и передачи информации о параметрах адекватного раздражителя. В рецепторах, представленных свободными или инкапсулированными нервными окончаниями, сигнал на периферии афферентной системы, как уже отмечалось, отсутствует, в этом случае рецепторный потенциал выполняет функции и генераторного потенциала. На следующем этапе возникает нервный импульс (пиковый потенциал действия).

Всякий самый элементарный раздражитель обладает большим набором параметров. Это его модальность, интенсивность, длительность и др.

Кодирование информации о модальности обеспечивается избирательной чувствительностью рецептора только к определенному виду энергии. Цепочка нейронов, идущих к соответствующей проекционной зоне коры больших полушарий, получила название «*меченой линии*», по которой идет поток нервной импульсации, параметры которой несут информацию об интенсивности раздражителя, как это схематически показано на рис. 34.

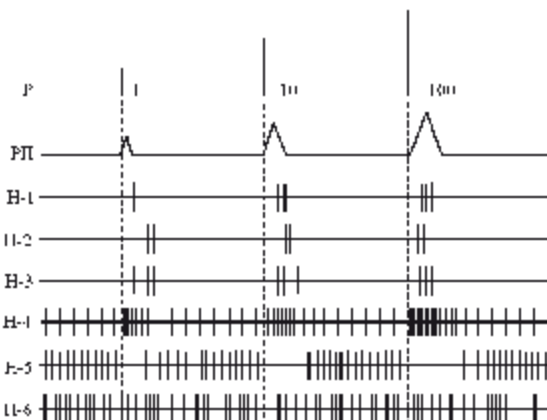


Рис. 34. Основные типы нейронного импульсного кода (пояснения в тексте)

Рассмотрим воздействие трех раздражителей (Р), весьма существенно различающихся по своей интенсивности – 1; 10 и 100 условных единиц. На схеме это для удобства изображения показано в логарифмическом масштабе. Как уже отмечалось ранее, на уровне рецептора происходит логарифмическое преобразование сигнала, т. е. амплитуда рецепторного потенциала (РП) прямо пропорциональна логарифму интенсивности раздражителя. Однако на уровне нейрона эта ситуация значительно разнообразнее. Прежде всего, следует заметить, что ряд нейронов вне воздействия раздражителя не генерирует потенциалы действия. Их называют «молчащие» нейроны (на схеме это Н-1, Н-2 и Н-3). Значительная часть нейронов (и центральных, и периферических) по определенным причинам обладает «самопроизвольной», или спонтанной, активностью даже вне воздействия на рецепторы раздражителей.

Условно и несколько упрощенно можно выделить шесть вариантов реагирования, т. е. кодирования информации такими нейронами. На схеме нервные импульсы, как это бывает при небольшой скорости записи, показаны вертикальными штрихами.

Н-1 («молчащий») – информация об интенсивности кодируется количеством нервных импульсов в ответе.

Н-2 («молчащий») – информация об интенсивности кодируется величиной латентного, или скрытого, периода, т. е. временем от момента воздействия раздражителя до появления нервного импульса; как правило, усиление раздражителя приводит к укорочению латентного периода.

Н-3 («молчащий») – информация об интенсивности кодируется изменением распределения нервных импульсов в ответе нейрона.

Н-4 – нейрон, обладающий относительно низкочастотной ритмической, спонтанной активностью – временным возрастанием частоты, и тем дольше, чем сильнее раздражитель.

Н-5 – нейрон, обладающий относительно высокочастотной ритмической спонтанной активностью – временным прекращением или урежением активности. Чем сильнее раздражитель – тем сильнее выражена такая тормозная реакция.

Н-6 – нейрон, обладающий неритмической спонтанной активностью – характер реакции выявляется только после соответствующей статической обработки (вероятностное кодирование). При одиночных ответах такая закономерность визуально не проявляется.

Хотя это и выглядит достаточно сложно, но на самом деле все происходит еще гораздо сложнее, потому что восходящие афферентные пути представляют собой не просто параллельно идущие каналы связи, а элементы с чрезвычайно сложным взаимодействием. И в результате этого взаимодействия в каждом звене анализатора один и тот же признак закодирован по-разному. Естественно, возникает вопрос, а что дает такое взаимодействие, какая в этом биологическая целесообразность? А дело заключается в том, что анализаторы человека обеспечивают не просто ощущение элементарных воздействий – света, звука, давления и т. п., – а опознавание образа реального предмета внешнего мира. Такие реальные предметы и явления, естественно, обладают весьма большим количеством раздражителей, которые падают одновременно или в определенной последовательности не только на совокупность рецепторов одной сенсорной системы, но даже и на различные афферентные системы. Нейрофизиологической основой такого взаимодействия в пределах одного анализатора является принцип рецептивных полей.

Рецептивное поле представляет собой совокупность рецепторов, замыкающихся на один нейрон того или иного порядка афферентной системы. Принцип структуры рецептивного поля представлен на рис. 35. Эта схема демонстрирует, что сигналы, приходящие с различных рецепторов или различных нейронов, взаимодействуют между собой. Таким образом, всякая последующая нервная клетка интегрирует информацию, посылаемую несколькими нервными элементами предыдущего порядка. Соответственно этому структура рецептивных полей для нейронов различных уровней различна.

Однако было бы некоторым упрощением представлять афферентную систему в виде такого ветвящегося дерева. В реальных условиях все значительно сложнее. Во-первых, необходимо иметь в виду, что эти структуры не являются совершенно стабильными образованиями. В результате межнейронного взаимодействия рецептивные поля могут в определенных пределах менять свою форму, перекрываться одно другим. Во-вторых, даже одиночное рецептивное поле по своей структуре неоднородно. Принято различать его центр и периферию. Они по-разному реагируют на воздействующий стимул. Как правило, центральная часть отвечает на включение раздражителя (так называемая оп-реакция), а периферические – на выключение (off-реакция). Строение и свойства рецептивных полей в пределах одной сенсорной системы весьма разнообразны, что соответственно повышает информационную емкость наших анализаторов. К этому еще необходимо добавить, что элементы в пределах одного поля также взаимодействуют между собой, в конечном итоге усиливая или ослабляя выходной сигнал.

Но если бы наши сенсорные системы были способны только односложно реагировать на начало или конец действия раздражителя, то в таких условиях практически невозможным было бы восприятие признаков и опознание образов (что и представляет собой конечную цель работы анализаторов). Оказывается, что в сложных нейронных структурах, проецирующихся на рецепторную периферию, имеются своеобразные элементы, которые обладают врожденной способностью реагировать только на один какой-либо признак, выделяя его из множества других. Этот признак, конечно, по своей структуре гораздо более сложен, чем элементарный раздражитель, падающий на одиночный рецептор. Такие нейроны были названы *детекторами*. Впервые они обнаружены в зрительной системе лягушки, это были детекторы контраста, детекторы движения, детекторы затемнения и детекторы закрученного края. Этих четырех типов лягушке было достаточно, чтобы осуществлять всю необходимую зрительную деятельность: своевременно замечать опасность, распознавать свою добычу – летящих насекомых, и др. Естественно, что у более высокоорганизованных животных набор таких детекторов значительно богаче. Да и в настоящее время имеются основания го-

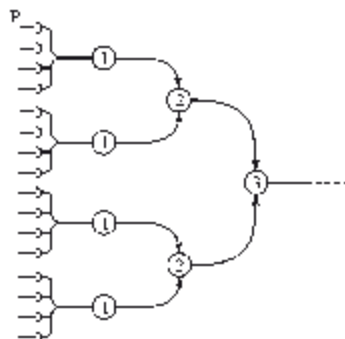


Рис. 35. Принципиальная структура рецептивного поля:
P – рецепторы; 1, 2, 3 – нейроны первого, второго, третьего порядков

ворить не только о врожденных детекторах, но и о приобретенных в процессе индивидуальной жизнедеятельности. Если это так, то тогда значительно легче объяснить механизм узнавания предметов на основании принципа детектирования.

Общие свойства анализаторов. Мы отметили, что в строении анализаторов много общего, принципиально они устроены однотипно. Это позволяет нам предполагать, что имеются и такие свойства, которые присущи всем органам чувств. И наше предположение достаточно обосновано. Действительно, можно выделить ряд общих, как их называют, *психофизиологических*, или *психофизических*, свойств анализаторов.

1. Чрезвычайно высокая чувствительность к адекватным раздражителям. Как уже отмечалось, эта чувствительность близка к теоретическому пределу, и, по существу, такой уровень чувствительности в технике во многих случаях пока еще недостижим. Можно было бы даже сказать, что если бы чувствительность наших органов чувств оказалась на порядок выше, то это бы только затруднило нашу жизнь. В этом случае мы бы в буквальном смысле слышали, как растут растения, как бежит кровь по сосудам, броуновское движение молекул и т. п.

Количественной мерой чувствительности является пороговая интенсивность, т. е. наименьшая интенсивность раздражителя, воздействие которого дает ощущение. Эту зависимость обычно выражают соотношением:

$$E = \frac{k}{I_{\text{пор}}},$$

где E – чувствительность, или возбудимость, системы; $I_{\text{пор}}$ – пороговая интенсивность; k – коэффициент пропорциональности.

Из этого следует: чем ниже пороговая интенсивность, или, как часто говорят, просто – порог, тем выше чувствительность, и наоборот.

2. Все анализаторы обладают дифференциальной, или различительной, или контрастной, чувствительностью, т. е. способностью устанавливать различие по интенсивности между раздражителями. Эта функция анализатора определяется наименьшей величиной (называемой разностным, или дифференциальным, порогом), на которую следует изменить силу раздражителя, чтобы вызвать едва заметное, минимальное изменение ощущения.

Данное положение впервые было введено немецким физиологом Э. Вебером в середине прошлого века. В своих опытах он накладывал на кожу руки груз известного веса. Усиление ощущения давления возникало лишь в том случае, когда накладывали дополнительный груз, на определенную величину превышающий вес действовавшего ранее груза. Так, если на кожу руки давит гирия весом 100 г, то для усиления ощущения давления нужно добавить гирию весом не менее 3 г. Если же на кожу давит гирия весом 200 г, то для возникновения минимального ощущения увеличения давления нужно добавить гирию весом уже 6 г и т. д., т. е. в общем виде:

$$K = \frac{\Delta I}{I_{\text{исх}}},$$

где ΔI – прирост интенсивности раздражителя; $I_{\text{исх}}$ – исходная интенсивность раздражителя; K – постоянная величина.

Аналогичные соотношения были показаны применительно практически ко всем органам чувств. Эти данные были подвергнуты математическому анализу немецким физиком Г. Фехнером (1860), который вывел формулу:

$$S = k \cdot \log \frac{I}{I_{\text{пор}}},$$

где S – интенсивность ощущения; I – оцениваемая интенсивность раздражителя; $I_{\text{пор}}$ – пороговая интенсивность; k – коэффициент пропорциональности.

Из этого соотношения следует, что интенсивность наших ощущений пропорциональна интенсивности раздражителя. Данное положение вошло в физиологию и психологию как основной психофизический закон Вебера – Фехнера. Однако, как впоследствии было показано американским физиологом С. Стивенсом (1960), более общим видом является степенная зависимость:

$$S = k \cdot (I \div I_{\text{пор}})^n.$$

Кроме того, был установлен ряд и других психофизических закономерностей. В частности, что пороговая величина зависит от времени действия раздражителя (t) (закон Бунзена – Роско):

$$I_{\text{пор}} \cdot t = \text{const};$$

от площади раздражителя (A) (закон Рикко):

$$I_{\text{пор}} \cdot A = \text{const}.$$

Из этого, естественно, следует, что всякий анализатор обладает определенным диапазоном интенсивностей ощущения, что принято выражать через количество едва заметных приростов – *just noticeable difference* (или используется аббревиатура JND).

3. Характерным для анализаторов является их свойство приспосабливать уровень своей чувствительности к интенсивности раздражителя. Это свойство получило название *адаптация*. В общем виде в процессе адаптации при высоких интенсивностях воздействующих раздражителей чувствительность понижается и, наоборот, при низких – повышается. В нашей жизни примеров тому очень много. Например, если мы опаздываем к началу киносеанса, то, войдя в зрительный зал, сначала ничего не видим. Но проходит несколько минут, и начинают хорошо различаться и зрители, и кресла, и мы без труда находим свободное место. Но вот выходим в ярко освещенное помещение и снова ничего не видим – мы «ослеплены», но эта «слепота» очень быстро проходит. Таким образом, благодаря адаптации поддерживается относительная стабильность интенсивности наших ощущений независимо от интенсивности воздействующих раздражителей.

Так что же, здесь явное противоречие закону Вебера – Фехнера? Нет, никакого противоречия нет. Основной психофизический закон предполагает оценку наших

ощущений на стабильном уровне адаптации. Когда же чувствительность меняет свой уровень, то, как это очевидно из разобранных примера, меняется и соотношение между интенсивностью ощущения и интенсивностью раздражителя.

4. Помимо адаптационных процессов повышение чувствительности анализаторов осуществляется и в результате их *сенсibilизации*. Это явление менее четко выражено по сравнению с адаптацией, оно проявляется на уже установившемся адаптационном уровне и при использовании раздражителей пороговой или немного превышающей ее интенсивности. В этом случае, если для измерения чувствительности мы пользуемся необходимыми психофизиологическими приборами, то при определенной частоте предъявления раздражителей удастся отметить некоторое, количественно не очень значительно выраженное, возрастание чувствительности. Значение сенсibilизации заключается, очевидно, в более тонкой настройке органов чувств соответственно характеру воздействий.

5. Близкой к сенсibilизации является тренируемость анализаторов. Это свойство заключается как в повышении чувствительности, так и в ускорении адаптационных процессов под влиянием самой сенсорной деятельности, протекающей на пределе его чувствительности. По сравнению с сенсibilизацией тренируемость представляет собой более медленно развивающийся процесс, но обеспечивающий сохранение повышенной чувствительности гораздо более значительный срок. В повседневной жизни и в литературе мы можем найти достаточно много примеров, когда под влиянием особенностей трудовой деятельности ощущения человека, как говорят, «обостряются». Именно в этом смысле употребляют выражения «чуткие пальцы пианиста», «наметанный глаз охотника», «тонкий слух музыканта» и многие другие. Все эти примеры говорят об упражняемости, тренируемости наших органов чувств, что дает иногда весьма значительное повышение чувствительности, обеспечивая тем самым более совершенное реагирование на раздражители внешней и внутренней среды.

6. Своеобразным свойством анализаторов является их способность некоторое время сохранять ощущение после прекращения действия раздражителя. Такая «инерция» ощущений обозначается как *последствие*, или *последовательные образы*. Очевидно, каждый человек без всякого труда может вспомнить, и не только вспомнить, но и немедленно проверить это явление. Действительно, стоит нам посмотреть на яркую электрическую лампочку и затем закрыть глаза, как мы сможем убедиться в наличии такой инертности зрения. На примере зрения это выражено особенно ярко, но практически у всех анализаторов имеется это свойство.

Естественен вопрос – а не извращает ли последовательный образ наши представления о реальном внешнем мире? Можно ли в таком случае «доверять» нашим ощущениям? Вполне! Более того, следовые процессы в анализаторах абсолютно необходимы для восприятия и опознания образов. В частности, если человеку только на сотые доли секунды предъявить какую-либо достаточно хорошо освещенную и не очень сложную картинку, то, несмотря на столь кратковременную экспозицию, исследуемый вполне правильно опишет это изображение. Но если теперь вслед за первым предъявлением сразу же дать второе в виде какого-либо неоформленного образа, то второе изображение «сотрет» первое, и человек уже не сможет опознать показанный ему первый тест.

Длительность последовательного образа очень сильно зависит от интенсивности раздражителя и в некоторых крайних случаях будет даже ограничивать возможности

анализатора, например по восприятию прерывистых стимулов или при необходимости срочно перейти к восприятию раздражителей слабой интенсивности.

7. Анализаторы в условиях нормального функционирования находятся в постоянном взаимодействии. И такое взаимодействие вполне «рационально», биологически оправданно. Проявляется оно в том, что раздражитель, падающий на какую-либо одну афферентную систему, вызывает изменения функционального состояния не только этой афферентной системы, но и других. Обратите внимание, что подавляющее большинство предметов и явлений внешнего мира представляют собой очень богатую гамму порой весьма разнообразных раздражителей, воспринимаемых различными органами чувств. В настоящее время уже вполне можно представить принципиальные нейрофизиологические механизмы, по которым в нашем сознании формируется единый образ на основе информации, поступающей по различным афферентным каналам.

Весьма своеобразным проявлением взаимодействия является *викарирование* (от лат. *vicarius* – заменяющий) органов чувств, или их взаимозаменяемость. Сразу же надо оговориться, что такое замещение в прямом смысле этого слова никогда не бывает и не может быть полным. Например, слепой человек не сможет увидеть едущий автомобиль, но, воспринимая звук его двигателя, вибрацию почвы, запах выхлопных газов и некоторые другие признаки, он безошибочно опознает его. Именно за счет этой замечательной способности к викарированию люди, лишенные некоторых, иногда даже нескольких анализаторов живут полноценной жизнью, воспринимая окружающий нас мир во всем многообразии его проявлений.

8. Все вышеперечисленные свойства анализаторов связаны с формированием ощущений как отражений реальной действительности. Но вместе с тем постоянный приток импульсов по афферентным системам имеет очень большое значение в поддержании тонуса центральной нервной системы. Вял человек или бодр, клонит его ко сну или он в активном состоянии – в значительной мере зависит от приходящей афферентной импульсации. Когда рассматривалась принципиальная схема строения анализаторов, то отмечалось, что все афферентные системы, помимо специфических проекций в кору головного мозга (первичная и вторичная сенсорные зоны), имеют связи с неспецифическими ядрами зрительного бугра и ретикулярной формации (неспецифическая активирующая система мозга). Эти образования головного мозга оказывают как активирующее, так и тормозное влияние практически на все отделы центральной нервной системы.

Таким образом, нами разобраны механизмы и свойства анализаторов, при помощи которых специфическая энергия адекватного раздражителя трансформируется в процессе нервного возбуждения. Распространение этого возбуждения до высших уровней ЦНС способствует формированию ощущения. **Характер ощущения детерминирован объективными качествами раздражителя.** Благодаря описанным механизмам и свойствам анализатор из громадного множества разнообразных явлений внешнего мира или внутренней среды выделяет и воспринимает только те изменения, которые являются для него адекватными. Он обладает механизмами, позволяющими оценить интенсивность этого раздражителя, его длительность, локализацию в пространстве, частоту следования или модуляцию, сравнить его с аналогичными воздействиями.

Однако это аналитические процессы, и если бы все заканчивалось только ими, то окружающий нас мир представлялся бы нам не в виде образов, предметов, событий,

явлений, а в виде какой-то какофонии звуков, мельканий, обонятельных и вкусовых ощущений и т. д. Что, кстати, и бывает иногда при некоторых видах очень серьезных психических заболеваний. Следовательно, существуют еще механизмы синтеза, которые, интегрируя эти элементарные процессы, приводят к формированию образа и опознанию его.

Как уже упоминалось, начальным этапом такого синтеза является принцип детектирования, т. е. функционирование таких нервно-рецепторных комплексов, для которых адекватным воздействием, по существу, является уже достаточно сложный набор элементарных раздражителей, обозначаемый как признак. Было отмечено, что это врожденная способность нервных образований. Можно, в принципе, считать, что чем выше уровень афферентной системы, тем больше становится сложность выделяемых признаков. И вместе с тем на высших уровнях сенсорной системы функционируют элементы, которые интегрируют информацию, получаемую от различных детекторов, и «сравнивают» ее по нескольким признакам с хранящимися в памяти эталонами. Таким образом, заключительный этап афферентного синтеза является выработанным в процессе индивидуальной жизнедеятельности механизмом.

Сенсорные системы человека весьма существенно различаются по количеству передаваемой информации, что, естественно, имеет свою биологическую целесообразность, сформировавшуюся в процессе эволюции, как это показано в табл. 4.

Таблица 4

Сравнительная характеристика информационных возможностей сенсорных систем человека
(по: Циммерману М., 1996)

Вид восприятия	Количество рецепторов	Количество афферентных волокон	Суммарная пропускная способность, бит/с	Пропускная способность осознанного восприятия, бит/с
Зрение	$2 \cdot 10^6$	$2 \cdot 10^6$	$1 \cdot 10^7$	40
Слух	$3 \cdot 10^4$	$2 \cdot 10^4$	$1 \cdot 10^5$	30
Кожное	$1 \cdot 10^7$	$1 \cdot 10^6$	$1 \cdot 10^6$	5
Вкус	$3 \cdot 10^3$	$1 \cdot 10^3$	$1 \cdot 10^3$	1 (?)
Обоняние	$7 \cdot 10^7$	$1 \cdot 10^5$	$1 \cdot 10^5$	1 (?)

Примечание: знак (?) отражает то, что данные ориентировочные.

Понимание природы работы анализаторов, механизмов восприятия, расширение и углубление наших знаний по этим вопросам достигается использованием большого разнообразия методов исследования, применяемых как в психологии, так и в физиологии. Сама проблема комплексная, а поэтому требует комплекса методик, применяемых поэтапно, в определенной последовательности. Эта последовательность включает:

1) *метод интроспекции*, т. е. самонаблюдения, позволяющий уяснить для себя (в том числе и непременно для исследователя) характер субъективных феноменов в той или иной конкретной ситуации с последующим переносом на других людей;

2) *методы экспериментальной психологии* (по существу, психофизики), дающие возможность количественно охарактеризовать ощущения и восприятия приборными методами, которых в настоящее время большое разнообразие;

3) *метод условного рефлекса*, введенный академиком И. П. Павловым. В данном аспекте это означает, что возможность выработать условный рефлекс, в котором в качестве условного раздражителя служит тот или иной образ или его признак, свидетельствует о его восприятии;

4) большое разнообразие электрофизиологических методов, которые дают возможность проследить процессы во всех звеньях анализатора;

5) последнее время используются такие высокоинформативные методы, как компьютерная томография, позитронно-эмиссионная томография, функциональная магнитно-резонансная томография и др., позволяющие «заглянуть» внутрь черепа, не нанося ему никаких повреждений, и наблюдать за работой мозга;

6) использование клинических данных, ибо, как учил И. П. Павлов, «болезнь – это эксперимент, поставленный самой жизнью»;

7) использование биологических моделей, т. е. проведение исследований на экспериментальных животных, с известной обоснованностью и осторожностью экстраполируя полученные данные на человека.

2. ЗРЕНИЕ

Бесконечно многообразен круг явлений в природе, связанных со светом. Свет – носитель энергии Солнца, которая усваивается растениями и в той или иной мере поглощается практически всеми объектами на Земле. Свет – носитель информации, как в тех случаях, когда предметы сами обладают способностью к излучению, так и тогда, когда они только отражают, рассеивают или пропускают его. Это свидетельствует о том, что трудно ограничиваемое разнообразие окружающих нас предметов и явлений в большей или меньшей степени связано со светом. Отсюда и следует исключительная биологическая значимость светового излучения.

Теория эволюции жизни на Земле очень наглядно демонстрирует, что если тот или иной фактор на протяжении очень длительного периода биологически столь важен, то формируются и закрепляются механизмы реагирования на этот фактор. Мы не имеем возможности рассматривать все аспекты фотобиологии, а ограничимся только информационной значимостью света; глазом как органом, обеспечивающим восприятие этого фактора и трансформацию его в нервное возбуждение, а также закономерностями зрения как совокупностью процессов, благодаря которым воспринимается передаваемая светом информация.

Трудно переоценить значение в жизни человека ощущений, связанных со зрением. Сравнительно несложные расчеты показывают, что самую большую часть информации о внешнем мире мы получаем через зрительный анализатор. По неперечислимому многообразию деталей и оттенков, по своей красочности и полноте зрительные ощущения несравненно богаче всех других. Благодаря работе нашего органа зрения достигается в очень большой степени соответствие между процессами в организме и факторами, событиями, явлениями внешней среды.

Когда говорят о зрительной системе, зрительном анализаторе, понимают достаточно большую совокупность образований, выполняющих функции построения светового изображения на светочувствительных элементах, трансформацию энергии электромагнитного излучения в нервное возбуждение, кодирование и перекодирование



Рис. 36. Схема строения зрительного анализатора

информации о зрительном образе и его опознание. Такое многообразие и сложность функций осуществляется благодаря работе удивительнейших по своим свойствам отдельных структур анализатора. Иногда это такие свойства, которые не могут быть воспроизведены даже самыми совершенными техническими устройствами.

На рис. 36 показана в общих чертах схема строения зрительного анализатора человека. Благодаря свойствам светопреломляющего аппарата глаза, изображение рассматриваемого предмета фокусируется на сетчатую оболочку, содержащую светочувствительные рецепторные элементы — специализированные клетки, палочки и колбочки. В этих структурах происходит трансформация специфической энергии внешнего раздражителя, т. е. электромагнитного излучения, в процесс нервного возбуждения, выражающегося появлением в определенном ритме нервных импульсов — пиковых потенциалов действия, распространяющихся по зрительной системе к центрам. Этот путь не прост. Да и сама сетчатая оболочка — структура очень сложная, но об этом немного позже.

Волокна зрительного нерва в полости черепа делятся примерно поровну, и одна часть переходит на противоположную сторону. А далее их путь аналогичен — они проходят через структуры головного мозга, но всякий раз претерпевая многочисленные переключения. Это происходит главным образом в среднем (четверохолмьи) и промежуточном мозге (наружное коленчатое тело), достигая в конечном итоге затылочной области коры, где расположены высшие зрительные центры.

На этом пути происходит неоднократное перекодирование информации. Ведь каждая рецепторная клетка работает по принципу: «да — нет», т. е. более чем о наличии или отсутствии ее раздражения она информировать не может. Тем не менее этого оказывается достаточно, чтобы в конечном итоге сформировалась многосложная картина зрительного ощущения. Это достигается благодаря интеграции, суммированию таких элементарных сигналов в пределах рецептивного поля, а также в результате работы специфических нейронов — детекторов, реагирующих на определенные признаки объектов.

Глаз. Для обеспечения работы нервного аппарата зрительного анализатора созданием изображения рассматриваемого предмета на световоспринимающем слое рецепторов. Органом, который обеспечивает фокусирование и фиксирование изображения, является глаз. Это настолько своеобразный орган, что до сих пор не перестает удивлять исследователей своими исключительными свойствами. Даже в настоящее время не могут быть созданы технические системы, в полной мере моделирующие только его оптические свойства, не говоря уже о других его возможностях.

Строение глаза схематически представлено на рис. 37 и 38. Подобно тому как в фотоаппарате получается изображение на светочувствительной пленке, в глазу на

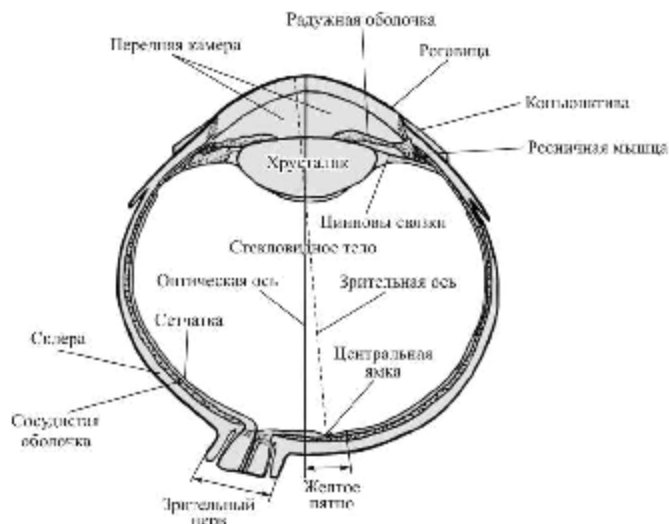


Рис. 37. Строение глаза

так называемой сетчатой оболочке формируются изображения рассматриваемых предметов. Однако попадающие в глаз световые лучи, прежде чем они достигнут сетчатки, проходят через несколько преломляющих сред – переднюю и заднюю поверхности роговой оболочки, влагу передней камеры, хрусталик и стекловидное тело.

Ход лучей зависит от показателей преломления и радиуса кривизны этих поверхностей. Преломляющая сила оптической системы глаза в целом равна около $59 D$ при рассматривании далеких предметов и $70,5 D$ при рассматривании близких предметов. Преломляющая сила роговой оболочки равна $43,05 D$, хрусталика – $19,11 D$ и $33,06 D$ (для дали и близи соответственно). Напомним, что преломляющую, или оптическую,

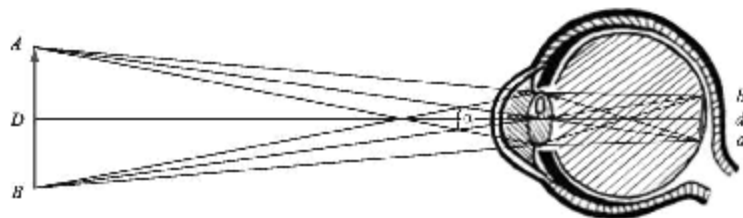


Рис. 38. Построение изображения в глазу

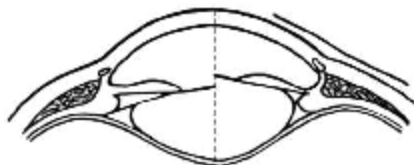


Рис. 39. Механизм аккомодации. Левая половина рисунка изображает хрусталик при рассматривании удаленного предмета, правая – при рассматривании близкого предмета, при этом увеличивается выпуклость хрусталика

силу линзы принято выражать в диоптриях – D , она обратно пропорциональна фокусному расстоянию f_1 линзы, выраженному в метрах:

$$D = 1/f_1.$$

Для ясного видения предмета необходимо, чтобы лучи от всех его точек попадали на поверхность сетчатки, т. е. были здесь сфокусированы. Совершенно очевидно, что для обеспечения такого фокусирования при рассматривании разноудаленных предметов глаз должен обладать способностью изменять свою преломляющую силу. Таким механизмом является *аккомодация* (от лат. *accomodatio* – приспособление) (рис. 39). Сущность этого свойства заключается в том, что кривизна хрусталика может меняться в зависимости от степени растяжения капсулы, в которую он заключен. Связки между краем этой капсулы и так называемым ресничным телом находятся в натянутом состоянии, и их натяжение передается капсуле, сжимающей и уплотняющей хрусталик. При сокращении ресничных мышц тяга связок ослабевает, и хрусталик в силу своей эластичности принимает более выпуклую форму.

Способность к аккомодации обычно характеризуют объемом аккомодации, отражающим диапазон расстояний, на которых человек может фокусировать на сетчатке изображения предметов. У глаза молодого человека с нормальным зрением этот диапазон простирается от 10 см (ближайшая точка ясного видения) до «бесконечности» (дальняя точка ясного видения). Однако с возрастом эластичность хрусталика уменьшается, вследствие чего ближайшая точка отодвигается. Это состояние называется «старческая дальнозоркость», что не совсем правильно, или пресбиопия.

Для того чтобы возратить способность человеку читать на удобных для него дистанциях (а таковой принято считать расстояние около 30 см), люди начинают пользоваться фокусирующими очками. В возрасте после 42–45 лет это совершенно нормальное явление. Стремление избежать ношения очков и связанное с этим перенапряжение аккомодационного аппарата влекут за собой еще более существенное ухудшение зрения.

Вместе с тем ношение очков становится необходимым не только с возрастом, но и в результате врожденных особенностей оптической системы глаза (так называемых аномалий рефракции). Среди них различают близорукость, или миопию, и дальнозоркость, или гиперметропию (рис. 40).

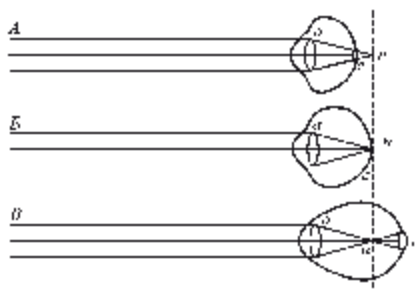


Рис. 40. Схема рефракции в дальнозорком (А), нормальном (Б) и близоруком (В) глазу; a – хрусталик; c – сетчатка; n – точка фокусирования

При близорукости параллельные лучи фокусируются перед сетчаткой, поэтому такие люди четко видят только близко расположенные предметы, а для рассматривания отдаленных объектов (т. е. в быту практически постоянно) должны пользоваться рассеивающими стеклами, уменьшающими преломляющую силу оптической системы и тем самым отодвигающими фокус к сетчатке.

При дальнозоркости параллельный пучок света фокусируется позади сетчатки, вследствие этого лица с такой особенностью зрения даже при помощи максимального аккомодационного усилия не могут сфокусировать на сетчатке изображения близко расположенных объектов. Удастся четко видеть лишь удаленные объекты, да и то при известном напряжении. Фокусирующие очки восстанавливают нормальные взаимоотношения.

К аномалиям рефракции относится также и *астигматизм*, т. е. неодинаковое преломление лучей в разных меридианах. Скорректировать такое зрение можно только при помощи сложных стекол, имеющих соответственно разные радиусы кривизны по меридианам.

Вместе с тем далеко не безразлично, на какой участок сетчатки попадет изображение. Сетчатая оболочка по своей структуре, как это будет показано немного ниже, весьма неоднородна, и местом, приспособленным для рассматривания деталей предмета, является ее центральная часть (центральная ямка). Вот поэтому человек произвольно и автоматически поворачивает свои глаза так, чтобы изображение рассматриваемого предмета или его деталей попадало именно на этот участок сетчатки. Аппаратом, обеспечивающим эту функцию фиксации изображения, являются глазные мышцы. Расположены они и функционируют таким образом, что обеспечивают поворот глазного яблока в любом направлении и позволяют помещать на центральной ямке изображение любого предмета, находящегося или появляющегося в поле зрения.

Отечественным ученым А. Л. Ярбусом при помощи специального приспособления были зарегистрированы движения глазного яблока при рассматривании различных предметов. Данные одного из таких опытов представлены на рис. 41. Не правда ли, несколько неожиданная получилась картина? Глаз «обводит» контуры объекта, задерживаясь и возвращаясь неоднократно к наиболее тонким его деталям.

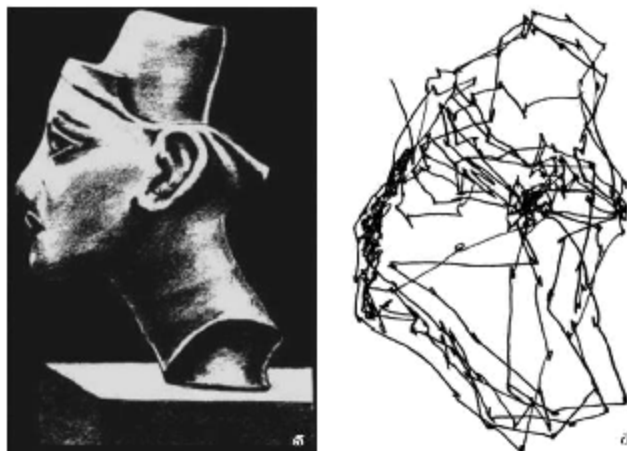


Рис. 41. Запись движений глаза (б) при рассматривании в течение двух минут фотографии скульптурного портрета египетской царицы Нефертити (а)

Может сложиться впечатление, что при рассматривании того или иного предмета наше ощущение «складывается» из отдельных фрагментов, возникающих при их проецировании на центральную ямку сетчатки. Но такое предположение является ошибочным. Оказалось, что когда показывали очень простые изображения по частям, передвигая перед небольшим отверстием, то человек не узнавал большинство из них. Вы можете легко повторить этот опыт. Следовательно, целостное восприятие и опознание образа происходит при одновременной полной проекции изображения на сетчатку с попеременным фиксированием взгляда на деталях этого объекта.

Светоощущение. Свет, в отличие от принятого представления в физике, – это есть субъективный образ, возникающий в результате воздействия электромагнитных волн длиной от 390 до 720 нм на рецепторные структуры зрительного анализатора. Из этого следует, что первым этапом в формировании светоощущения является трансформация энергии раздражителя в процесс нервного возбуждения. Это и происходит в сетчатой оболочке глаза, строение которой в схематическом виде представлено на рис. 42.

Непосредственно светочувствительными элементами являются зрительные рецепторы – палочки и колбочки. Первые из них обладают высокой чувствительностью, но не способны к цветовосприятию, они обеспечивают зрение в сумерках. Вторые – характеризуются низкой чувствительностью, работают только при высокой освещенности, но обеспечивают цветное зрение. Возникшее в рецепторах возбуждение через биполярные и ганглиозные клетки по волокнам зрительного тракта попадает в центральную нервную систему. Горизонтальные и амакриновые клетки меняют взаимодействие между элементами сетчатки и обеспечивают тем самым ее перестройку

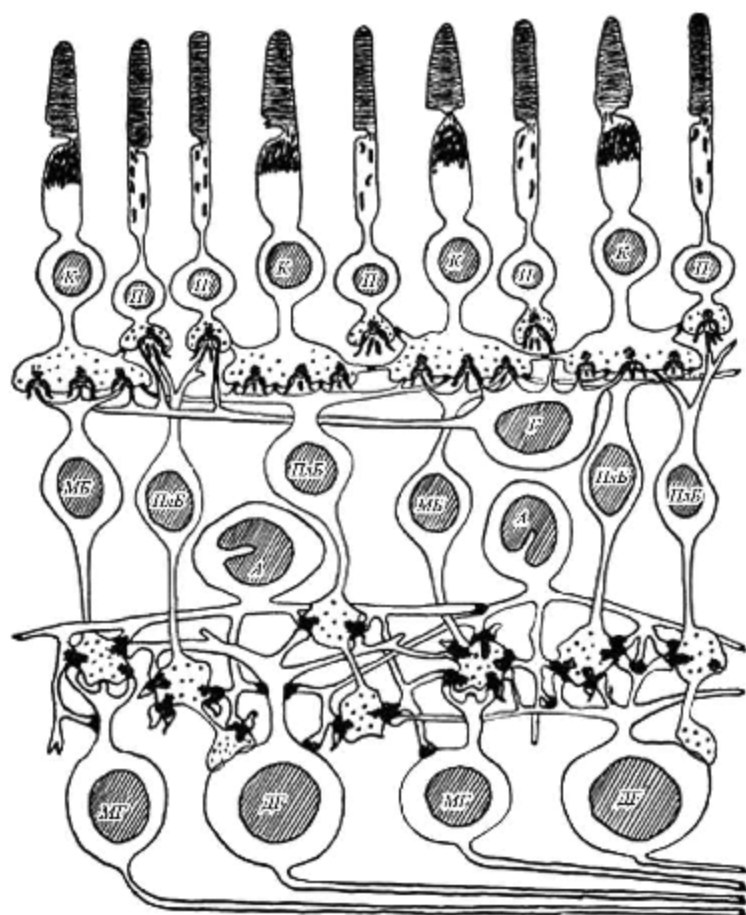


Рис. 42. Схема строения сетчатки:

К – колбочки; П – палочки; МБ – миниатюрные биполярные клетки (связаны только с колбочками); ПлБ – плоские биполярные клетки (связаны с колбочками и палочками); Г – горизонтальная клетка; А – амакриновые клетки; МГ – миниатюрные (колбочковые) ганглиозные клетки; ДГ – диффузные ганглиозные клетки

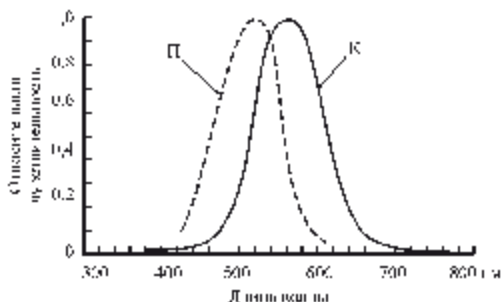


Рис. 43. Спектральная чувствительность колбочкового (К) и палочкового (П) зрения

в зависимости от характера падающих раздражителей. Кроме того, существует слой пигментных клеток, имеющих отростки, заходящие между рецепторами, что обеспечивает более благоприятные условия для работы светочувствительных элементов.

Колбочковая и палочковая световоспринимающие системы, помимо различий по абсолютной чувствительности, имеют неодинаковую и спектральную чувствительность, как это показано на рис. 43. Колбочковое зрение наиболее чувствительно к излучению с длиной волны 554 нм, а палочковое — 505 нм. Это, в частности, проявляется в изменении соотношения по яркости в дневное и сумеречное или ночное время. Например, днем в саду самыми яркими кажутся плоды, имеющие желтую, оранжевую или красноватую окраску, ночью же — зеленые. Днем в поле выделяются яркие маки, по сравнению с которыми голубые васильки кажутся неприметными. После захода солнца в сумерках картина меняется.

Трансформация энергии электромагнитного излучения в процесс нервного возбуждения происходит в рецепторах. В наружном сегменте палочки имеется особый фоточувствительный пигмент *родопсин*, а во внутреннем — ядро и митохондрии, обеспечивающие энергетические процессы в рецепторной клетке. При действии электромагнитных волн видимой части спектра происходит расщепление молекулы родопсина. С использованием энергии так называемого биологического усилителя это приводит к развитию рецепторного потенциала, который запускает цепь взаимосвязанных процессов, приводящих в конечном итоге к возникновению в ганглиозных клетках обычного распространяющегося пикового потенциала действия, т. е. нервного возбуждения.

В темноте происходит восстановление, регенерация родопсина. Витамин А является непосредственным участником этих реакций. В организме он синтезироваться не может, мы его получаем только с пищей. Если же концентрация этого вещества снижается, то зрение существенно ухудшается. Особенно это становится заметным в условиях пониженной освещенности — в сумерках, ночью. Такое состояние получило название *гемералопия*, или, в просторечье, «куриная слепота».

Чувствительность рецепторных элементов сетчатки приближается к теоретически возможному максимуму. Для возникновения потенциала действия, что в конечном

итоге приводит к зрительному ощущению, достаточно, чтобы палочкой был поглощен 1–2 кванта света. Всегда ли нужна такая чрезвычайно высокая чувствительность? Конечно, нет. Ведь мы даже чаще бываем в хорошо освещенных помещениях, и, следовательно, рецепторы подвержены интенсивнейшей бомбардировке. Однако орган зрения позволяет нам видеть как в самых густых сумерках, так и при ярком солнечном освещении. Возможным это становится потому, что глаз обладает замечательным свойством – менять свою светочувствительность в зависимости от условий освещенности. Это свойство получило название *зрительная адаптация*.

Освещенность же в естественных условиях меняется на 6–9 порядков, примерно в таком же диапазоне соответственно меняется и световая чувствительность. Это обеспечивается несколькими механизмами. К ним относится изменение диаметра зрачка, который выполняет функцию, аналогичную диафрагме фотоаппарата. Как в зависимости от условий освещенности фотограф пользуется пленками различной чувствительности, так и глаз имеет две таких «пленки»: одна предназначена для работы в сумерках – палочковая, вторая – для высокой освещенности – колбочковая. Но в отличие от всех технических систем чувствительность каждой из них способна также меняться посредством изменения концентрации фотопигментов, благодаря функционированию пигментного эпителия, в результате перестройки взаимодействия между элементами сетчатки, меняется чувствительность и зрительных центров. В целом это и позволяет очень тонко приспосабливать наше зрение к условиям освещенности.

Удивительнейшую особенность в работе светоприемников глаза заметил А. Л. Ярбус. Он создал оригинальное приспособление в виде располагаемой на роговице присоски с миниатюрной лампочкой. Естественно, эта присоска двигалась вместе с глазным яблоком, и потому изображение источника света всегда падало на одно и то же место сетчатки, на один и те же рецепторы. При этом было замечено, что у человека ощущение света возникает только в момент включения и выключения лампочки, но когда она горит постоянно – человек не видит ее. Весьма своеобразный факт! Ведь мы привыкли непрерывно видеть предмет при его рассматривании. Оказалось, что рецепторы сетчатки работают по *on-off*-типу, т. е. реагируют только на включение или выключение светового раздражителя. Непрерывность же наших ощущений связана с тем, что глаз постоянно совершает микродвижения, благодаря которым изображения перемещаются по сетчатке, «включая» и «выключая» при этом всякий раз новые рецепторы.

Чувствительность различных участков сетчатки к свету неодинакова. Установлено, что область центральной ямки, где палочки почти совсем отсутствуют, а имеются только колбочки, имеет самую низкую абсолютную чувствительность. Участки сетчатки, отдаленные от центра на 10–12°, имеют самую высокую плотность палочковых рецепторных элементов на единицу площади; это место отличается самой высокой световой чувствительностью, которая далее к периферии постепенно снижается. Эта особенность зрения наглядно проявляется при рассматривании слабо светящихся предметов в темноте (например, циферблат часов). Если смотреть на них прямо, то они не видны, если же под углом 10–12°, то заметны достаточно отчетливо.

На сетчатке имеется еще одно своеобразное место, которое совершенно лишено рецепторов и потому к свету нечувствительно. Это так называемое слепое пятно, или диск зрительного нерва, т. е. здесь отростки ганглиозных клеток группируются в зрительный нерв. «Слепое пятно» в поле зрения расположено кнаружи под углом



Рис. 44. Опыт Мариотта.

Закройте левый глаз, а правым непрерывно смотрите на крест. При определенном расстоянии рисунка от глаза (подберите его, приближая и отодвигая рисунок) белый круг исчезнет, так как его изображение будет проецироваться на слепое пятно сетчатки.

в среднем около 15° и имеет угловые размеры около 1° . При обычной зрительной работе человек его не замечает, но в наличии такого участка легко убедиться при помощи широко известного опыта Мариотта (рис. 44).

Однако всем хорошо известно, что мы не только обладаем светоощущением, но и различаем световые раздражители по яркости. Это понятие настолько прочно вошло в бытовой и специальный язык, что мы не всегда полностью даем себе отчет в том, что ведь яркость, по существу, – это субъективная характеристика наших ощущений при восприятии излучения различной интенсивности. Количественная зависимость между силой раздражителя и интенсивностью ощущения описывается рассмотренным нами выше психофизическим законом Вебера – Фехнера, т. е. ощущение усиливается пропорционально логарифму интенсивности раздражителя, а минимальный порог, ощутимый человеком, составляет 3–5 % независимо от абсолютной величины (в некотором диапазоне) раздражителя. Субъективным выражением световосприятия служит яркость черно-серо-белого (плавный переход от «абсолютно черного» до «абсолютно белого») изображения и степень контраста.

Цветовосприятие. Окружающий нас мир трудно перечислить в разнообразии цветовых оттенков, а между тем цвет – это также отражение в наших ощущениях такой физической характеристики, как спектральный состав излучения. Природа цвета впервые объяснена английским физиком Исааком Ньютоном. Именно ему впервые удалось, поместив призму перед отверстием в затемненной комнате, разложить «белый» свет на его составные семь частей. Почему семь? Совершенно случайно. Под влиянием некоторых бытовых традиций он выбрал это число, хотя с таким же основанием можно было бы выделить 10, 15 и т. д.

Итак, цветовосприятие есть субъективный образ спектра излучения, т. е. характеристики его частотных составляющих. Но как возникает цветовосприятие? Этот вопрос очень долго не давал покоя многим поколениям исследователей, и история его особенно богата блестящими именами. Наш великий соотечественник М. В. Ломоносов, немецкий поэт И. В. Гете, английский физиолог Т. Юнг, немецкие физиологи И. Мюллер, Г. Гельмгольц, Э. Гернинг... И это очень неполный перечень. Однако, несмотря на блестящие догадки, лишь сравнительно недавно нам стал понятен механизм цветовосприятия.

Рецепторами, обеспечивающими цветовосприятие, являются колбочки. В сетчатке человека выделено три типа их, каждый из которых содержит специфический пиг-

мент, отличающийся характерной чувствительностью. Это – *эритролаб*, имеющий максимум чувствительности в длинноволновой части спектра (красночувствительный); *хлоролаб* – средней (зеленочувствительный) и *цианолаб* – в коротковолновой (синечувствительный) (рис. 45).

Таким образом, глаз человека имеет три цветоприемника (как, кстати, и в цветном телевизоре), но каждый из них, являясь наиболее чувствительным к определенной длине волны, все-таки воспринимает излучение и других участков спектра. Вследствие этого при попадании на сетчатку лучей того или иного спектрального состава возникает строго определенное по интенсивности возбуждение каждого из цветоприемников, которое достигает зрительных центров и находит соответствующее субъективное выражение. Вот поэтому при наличии только трех цветоприемников возможно несравнимо большее количество субъективных характеристик (человек различает около 150 цветовых тонов).

А если у разных людей будут колбочки с неодинаковой спектральной чувствительностью? Или же будет отсутствовать какой-либо вид цветовоспринимающих рецепторов? Поймут ли такие люди друг друга при обозначении и опознании цветов? Опыт показывает, что далеко не всегда. Обнаружены особенности цветовосприятия у различных рас. Широко известны отклонения в цветовом зрении у некоторых людей. Их часто называют дальтониками, что не совсем верно. (Термин «дальтонизм» связан с именем известного английского физика и химика Д. Дальтона (1766–1844), страдавшего слепотой на красный и зеленый цвета.) Правильнее говорить о выпадении или ослаблении одного или нескольких цветоприемников. Когда они сохранены полностью, то это обозначается как *трихроматизм*, т. е. трехцветное зрение; когда какой-либо выпадает и остается только два – *дихроматизм* (двухцветное); соответственно *монохроматизм* (одноцветное), когда функционирует только один цветоприемник, и полная *ахроматизм* (бесцветное), когда колбочковый аппарат полностью не функционирует.

При нарушении способности воспринимать красные цвета явление получило название *протанопия*. Нарушение восприятия зеленой части спектра называется *дейтеранопией*. И, наконец, *тританопия* сопровождается нарушением восприятия цветов вокруг синего – сине-желтого, фиолетово-красного. Естественно, в каждой группе имеется подразделение в зависимости от степени ослабления (или изменения) того или иного цветоприемника.

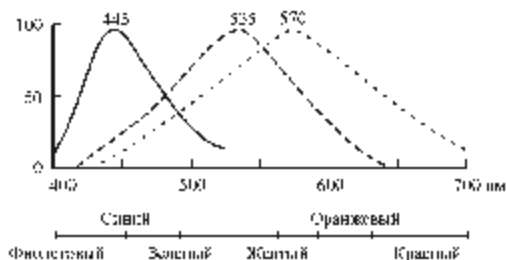


Рис. 45. Спектральная чувствительность трех видов колбочек

Исследование цветового зрения производится с помощью специальных полихроматических таблиц или же с использованием предназначенных для этих целей приборов, называемых аномалоскопами. В первом случае выводы делаются на основании субъективного отчета исследуемого, во втором – объективно.

Если палочки, хотя и неравномерно, имеются практически на всех участках сетчатки (за исключением центральной ямки), то цветовоспринимающие рецепторы – колбочки, занимают более ограниченное пространство. Наше периферическое зрение бесцветно. Границы цветных полей зрения представлены на рис. 46.

Как уже отмечалось ранее, колбочки характеризуются низкой чувствительностью, поэтому в условиях пониженной освещенности, в сумерках, ночью наше зрение становится бесцветным. Отсюда поговорка: «В темноте все кошки серые».

Психофизиологические характеристики цветовых ощущений выражаются следующими понятиями:

- *тон* – субъективный эквивалент длины волны, место в так называемом цветовом круге с плавными переходами: красный, оранжевый, желтый, зеленый, голубой, синий, фиолетовый, пурпурный, красный;
- *насыщенность* – соотношение хроматического и ахроматического компонентов;
- *светлота* – место ахроматического компонента в ряду переходов от «черного» к «белому». Когда сам предмет является генератором (а не отражателем) излучения, то этот показатель обозначают как яркость;
- *дополнительные цвета* – два тона, при оптическом смешении которых получается «белый» цвет. Такие цвета расположены на противоположных концах диаметра цветового круга;

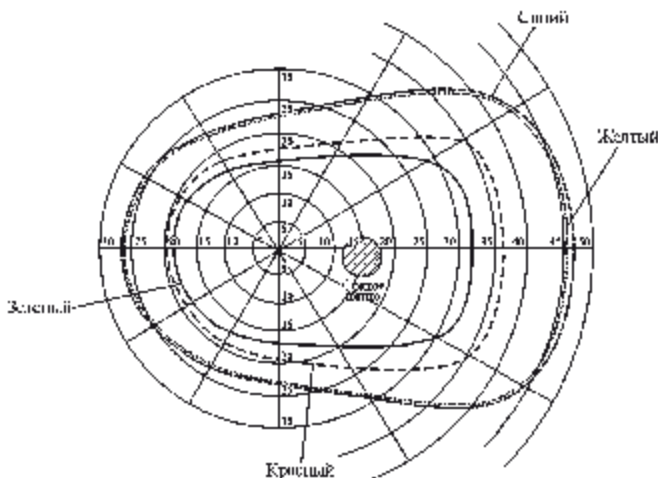


Рис. 46. Границы полей зрения на разные цвета для правого глаза

* *основные цвета* – красный, зеленый, синий, в зависимости от их соотношения при смешении может быть получен любой цветовой оттенок.

Хорошее цветовое зрение является необходимым условием успешной работы представителей многих профессий, особенно водителей транспорта, которым необходимо принимать решения по цветовым сигналам светофоров, семафоров, маяков. Количества цветовых оттенков, различаемых человеком, т. е., по существу, дифференциальная цветовая чувствительность, в определенной степени поддается тренировке. Давно замечено, что у лиц, которым чаще приходится сталкиваться с необходимостью тонких цветовых различий, – художников, работников текстильной промышленности, товароведов, способность к различению цветовых оттенков выражена в более высокой степени, чем у других лиц.

Острота зрения. Достаточно хорошо понятно, что только свето- и цветоощущения явно недостаточно для восприятия того или иного зрительного образа. Ведь всякий предмет можно представить как состоящий из определенного количества элементов, деталей, отличающихся по форме и светотехническим характеристикам. Следовательно, для опознания этого предмета необходимо, чтобы орган зрения обеспечивал восприятие каждой из этих деталей, или, говоря другими словами, чтобы ощущения их не сливались. Эту способность глаза обозначили как остроту зрения, что означает тот наименьший угол, под которым две рассматриваемые точки различаются как отдельные. Таким образом, есть некоторая аналогия между остротой зрения и разрешающей способностью оптической системы, хотя отождествлять эти понятия нельзя.

Количественно острота зрения выражается величиной, обратной этому минимальному углу в минутах. Так, если у человека две точки не сливаются под углом, равным $1'$, то говорят, что у него острота зрения 1,0; если же этот угол равен $10'$ или $0,5'$, то острота зрения равна соответственно 0,1 или 2,0.

Определение остроты зрения у людей производят при помощи специальных таблиц, на которых нанесены так называемые оптоотипы. Это – буквы или другие знаки (например, кольца с разрывом, рисунки), опознать которые возможно только при условии различения деталей, имеющих строго определенные угловые размеры (соответственно для строго определенных дистанций, с которых производят определение). Важным условием является соблюдение стандартной освещенности.

Почему же у людей бывают разные значения этого показателя? Можно указать на два основных фактора, определяющих величину остроты зрения. Во-первых, это состояние светопреломляющих сред глаза. Естественно, что если они окажутся неспособными сфокусировать изображение на сетчатке или изменены размеры глазного яблока, то это приведет к «размытости» деталей и ухудшению их различения. И, во-вторых, это состояние сетчатки, точнее – диаметр рецептивных полей сетчатки. Чтобы две точки в нашем ощущении не сливались в одну, необходимо, чтобы изображения от них падали на различные рецептивные поля и даже разделенные еще одним невозбужденным полем. В этом случае сигналы о возбуждении пойдут по различным каналам и будут восприняты разными нейронами соответствующих центров, что и является непременным условием различения.

Вот поэтому, когда по тем или иным причинам меняется величина рецептивных полей, меняется и острота зрения. Наименьшие по своим размерам рецептивные поля расположены в области центральной ямки сетчатки, которая и является областью, обеспечи-

вающей самую высокую разрешающую способность. К периферии размеры рецептивных полей резко возрастают, а острота зрения соответственно резко уменьшается. Данным обстоятельством и объясняется необходимость фиксирования изображения в области центральной ямки, только при этом возможно различение мелких деталей предмета. В сумерках в сетчатке глаза происходят изменения, приводящие к возрастанию площади рецептивных полей, что и обуславливает снижение остроты зрения в таких условиях.

Использование различных оптических приборов и устройств в целях улучшения видения на больших расстояниях в конечном итоге приводит к увеличению угловых размеров рассматриваемых предметов, что и позволяет различать их детали.

Восприятие глубины пространства. Мы хорошо знаем, что окружающие нас предметы трехмерны, поэтому естественно возникает вопрос – как в условиях построения практически плоского оптического изображения на сетчатке у человека возникает ощущение глубины пространства и при этом настолько точное, что допускаемая нами ошибка при попадании пальцем со стороны составляет величину порядка 1 мм?

Механизмы, которые обеспечивают это свойство наших ощущений, весьма сложны и неоднозначны при работе на разных расстояниях. На малых дистанциях (1–3–5 м и особенно ближе 1 м) основным является взаимодействие между правым и левым глазом или, как это называют, бинокулярное зрение. В отличие от многих других парных органов человеческого организма, в том числе и парных органов чувств, левый и правый глаза не просто дополняют друг друга, расширяя тем самым поле зрения, но во взаимодействии дают новую качественную способность оценки глубины пространства.

Если сравнить поля зрения правого и левого глаза, то обращает на себя внимание, что они на значительной площади перекрывают одно другое (рис. 47). А если это так,

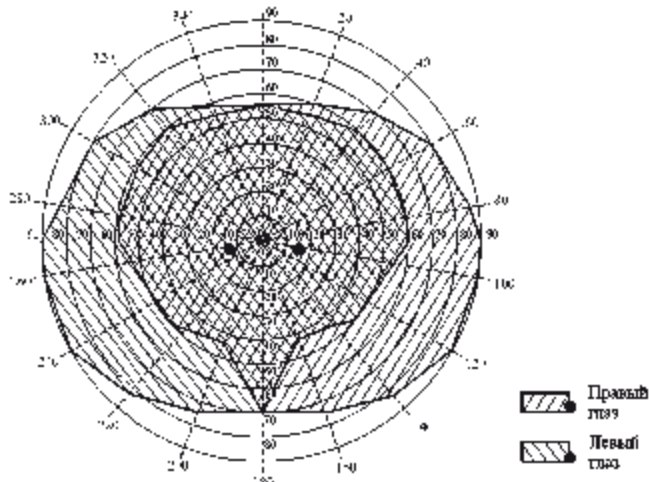


Рис. 47. Границы полей зрения для левого и правого глаза

то от одной точки пространства будут возникать изображения в правом и левом глазу. Но почему же при этом у нас возникает ощущение одной точки, а не двух?

А теперь давайте проделаем такой опыт: глядя на какой-нибудь предмет, находящийся на расстоянии 2–4 м, пальцем руки слегка сместим глазное яблоко, при этом возникает двойное изображение. Уже из одного такого факта можно сделать вывод, что на сетчатках правого и левого глаза имеются участки, раздражение которых приводит к возникновению возбуждения в одних и тех же нейронах зрительных центров. И этот вывод очень четко подтверждается самыми сложными экспериментами. Такие точки сетчатки были названы *идентичными* (или *соответственными*, или *корреспондирующими*), в отличие от *диспаратных* точек, раздражение которых дает ощущение двоения, что также легко проверить в самоэксперименте (рис. 48).

Корреспондирующие точки образуют линию, представляющую геометрическое

место точек в горизонтальной плоскости перед наблюдателем, которые (при условии поддержания фиксации глаз на определенной точке) обеспечивают четкое восприятие (без двоения). Такая линия, представляющая полукруг, называется *гороптер* (*horopter*, англ.).

Изменение видимого положения объекта, расположенного в гороптере (точки 1, 2, 3), относительно удаленного фона в зависимости от положения наблюдателя называется «параллаксом» (греч.). Угол параллакса расположен между точками 2, 2, 2. Зная расстояние между точками наблюдения и угол смещения, можно определить расстояние до объекта. Оно является прямо пропорциональным расстоянию между точками наблюдения и обратно пропорциональным параллаксу, несколько отличаясь для близких и дальних объектов.

Для того чтобы изображения от одних и тех же точек объекта падали на идентичные участки сетчатки, человек, глядя на тот или иной предмет, подсознательно производит сведение или разведение зрительных осей (это называют соответственно *конвергенцией* и *дивергенцией*). В процессе такого акта работает глазодвигательная мускулатура, по степени напряжения которой, а также по возникающему при этом незначительному и неощутимому двоению у человека и формируется восприятие глубины пространства.

При рассматривании предметов на близких расстояниях и в оценке удаленности предмета или его деталей определенное значение имеет и механизм аккомодации. Сущность этого механизма заключается в том, что при «наводке глаза на резкость» принимают участие, как было показано выше, также определенные мышцы, по оценке напряжения которых у человека вырабатываются представления об удаленности предмета.

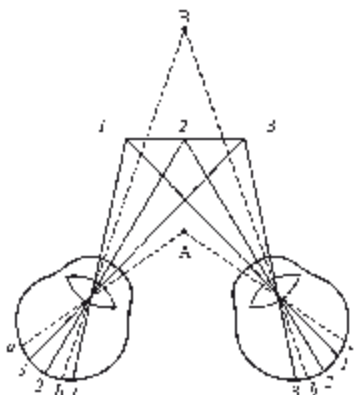


Рис. 48. Схема идентичных и диспаратных точек сетчатки

Изображения от точки фиксации 2 и близких к ней точек 1 и 3 падают на идентичные точки сетчатки, при этом изображения от точек А и В падают на диспаратные участки, что приводит к их «двоению» в нашем ощущении

Вместе с тем каждый на основании своего индивидуального опыта хорошо знает, что при рассматривании изображений на плоскости (фотографии, рисунки, кинофильмы, телевизор и т. д.), т. е. когда, по существу, нет глубины пространства, мы достаточно хорошо воспринимаем и степень удаленности предметов. В этом случае, равно как и при наблюдении за достаточно удаленными предметами, основное значение в оценке глубины принадлежит другим механизмам, которые в полной мере могут быть осуществлены и при монокулярном зрении. Здесь основную роль играет величина изображения знакомого предмета на сетчатке, заполненность пространства, соотношение между кажущимися размерами разноудаленных предметов и т. п. Таким образом, все эти признаки формируются на основании индивидуального опыта каждого человека. И если такой опыт отсутствует, то оценка удаленности предмета становится затруднительной. Вот поэтому Луна и Солнце нам представляются одинаково удаленными, равно как и все звезды, поэтому при рассматривании незнакомых предметов в так называемом пустом пространстве оценить расстояния до них становится невозможным.

Способность воспринимать глубину пространства очень важна в быту и абсолютно необходима для некоторых профессий, особенно для водителей транспорта, летчиков и т. п. Вместе с тем опыт показывает, что даже одноглазые люди оказываются вполне способными ориентироваться в пространстве и выполнять даже такие сложные действия, как посадка самолета. Это свидетельствует о чрезвычайно широких приспособительных возможностях человека, у которого вырабатываются свои индивидуальные способы оценки глубины в конкретных условиях жизнедеятельности.

Инерция зрения. Зрительный анализатор, как это было показано выше, представляет собой совокупность достаточно большого количества структурных элементов, обеспечивающих в конечном итоге формирование наших представлений о внешнем мире на основе раздражений рецепторов электромагнитным излучением. В основе этого сложного явления лежит комплекс биофизических, биохимических, нейрофизиологических и психологических процессов: в частности, взаимодействие квантов света с молекулой фотопигмента, генез рецепторного и генераторного потенциалов, распространение возбуждения по нервным волокнам, передача его через синапсы, опознание образа. Все это сугубо материальные процессы, и, естественно, они протекают во времени.

Из этого следует, что от момента попадания световых лучей на сетчатку до возникновения у человека ощущения света проходит определенный промежуток времени, и еще более значительный до опознания образа. Оказывается, что такой интервал достаточно велик. Путем остроумных психофизиологических экспериментов было показано, что при раздражителях средней интенсивности (в 400 раз превышающей порог) у человека ощущение света возникает только спустя 0,1 с после его фактического действия, увеличиваясь до 0,25 с при уменьшении интенсивности раздражителя и несколько уменьшаясь при возрастании яркости.

Аналогично этому ощущение не прекращается с прекращением действия раздражителя, а сохраняется на протяжении иногда длительного промежутка времени, занимая порой несколько секунд и даже десятков секунд. Это явление получило название *последовательные образы*, и оно хорошо знакомо практически каждому человеку. Если в поле зрения попадет ярко горящая лампочка, молния, ярко освещенный предмет и т. п., то, отведя взгляд, еще некоторое время можно будет видеть их, хотя порой

и с изменением цвета и фона. Этот феномен привлек пристальное внимание исследователей, его изучению было посвящено очень большое количество работ, однако было и немало разочарований, так как данное явление крайне трудно оценивать объективно.

Учитывая такую инерционность в возникновении и исчезновении наших ощущений, попытаемся представить временное взаимоотношение между субъективными процессами и фактическим действием света в условиях прерывистого его воздействия. Из рис. 49 понятно, что при сравнительно редких световых импульсах ощущение успевает исчезнуть до момента следующего фотостимула. Однако очевидно, что при возрастании частоты мельканий, т. е. уменьшении межимпульсного интервала, наступает такое состояние, когда всякая последующая вспышка света подается еще на фоне ощущения, возникшего от предшествующей. В этом случае мы видим свет непрерывным, несмотря на то что объективно он мелькающий. Вот поэтому при частотах до 20–30 Гц мы различаем мелькания, а выше – уже нет. Та минимальная частота, при которой наступает эффект «слияния» мельканий, получила название критической частоты слияния мельканий (КЧСМ).

Различные участки сетчатки обладают различной инерционностью и величиной КЧСМ. Так, наше центральное зрение более инертно по сравнению с периферическим. В этом легко убедиться, глядя на экран телевизора. Если взгляд направлен непосредственно на экран, отчетливо видно изображение, которое представляется постоянным. Но стоит отвести взор в сторону на 25–45°, как будет заметна развертка, экран начнет мелькать, детали изображения при этом уже не рассмотреть. Это имеет и понятную биологическую целесообразность. Центральное зрение выполняет функцию детального рассматривания предмета, а периферическое служит для обнаружения каких-либо изменений.

На инерционности зрения основано кино. Как хорошо известно, при демонстрации фильма на экране с определенной частотой меняются изображения, однако ощущение человека при этом непрерывно. А если меняется расположение деталей в кадре

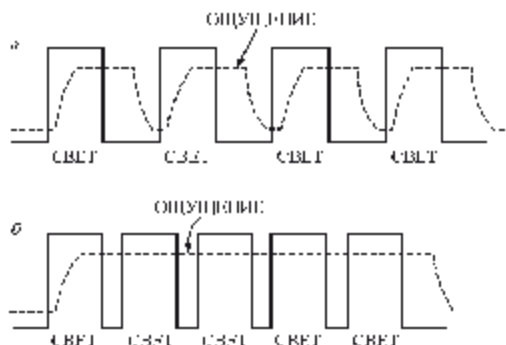


Рис. 49. Возникновение ощущения света относительно времени его действия:

а – различение мельканий; б – слияние мельканий

(на определенные угловые размеры), то это приводит к возникновению ощущения движения этих деталей.

Ощущение и опознание. Итак, наши зрительные ощущения весьма разнообразны. Но они элементарны, т. е. представляют собой отражение только светотехнических характеристик объекта, но не его самого. Однако на основе этих ощущений в результате совместной деятельности большого количества афферентных каналов формируется восприятие, т. е. осознание взаимоотношений между свойствами объекта. Характерной чертой этого этапа является ведущая роль смысловой стороны восприятия, когда на первом месте находится существо объекта независимо от вариантов его формы. Это получило обозначение как инвариантное опознание образа.

У человека все эти процессы составляют единое целое, однако при некоторых заболеваниях ощущение не заканчивается формированием представлений, такой больной может детально охарактеризовать отдельные свойства предмета, но опознать и назвать его не может.

Как уже упоминалось, существенная роль в деятельности зрительного анализатора принадлежит детекторам, благодаря свойствам и функционированию которых становится возможным восприятие комплексных свойств раздражителей. Впервые это в четком красивом эксперименте было показано американскими исследователями Т. Вигзелом и Д. Хьюбелом, которым удалось обнаружить строгую закономерность в реагировании нейронов на ориентацию полосы в пространстве. Некоторые их экспериментальные данные приведены на рис. 50.

Естественно, возникает вопрос, сколько же должно быть таких детекторов, чтобы охватить все практически неограниченное многообразие оптических раздражителей внешнего мира? Оказывается, сравнительно немного. Эксперименты показывают, что

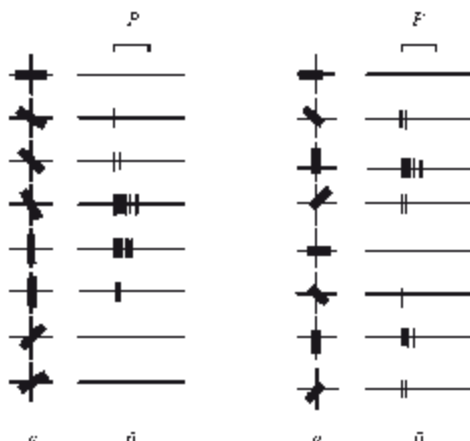


Рис. 50. Реакция нейрона (б) на различные положения полосы (а) в его рецептивном поле.
Р — время действия раздражителя



Рис. 51. Различные варианты написания буквы А

на основе относительно малочисленного набора признаков нейроны более высокого порядка (ассоциативные) обеспечивают инвариантное опознание предмета. Если посмотреть на рис. 51, на нем без труда во всех знаках можно опознать букву А. Это и есть проявление инвариантности опознания, т. е. независимости от формальных признаков. Однако если анализировать светотехнические характеристики или формальные внешние признаки, то они отличаются достаточно существенно. Столь же велико разнообразие реакций на начальных этапах зрительного пути, нейронах сетчатки, среднего и промежуточного мозга.

На основании многочисленных исследований, проведенных в лаборатории отечественного ученого профессора В. Д. Глезера, выявлено три типа опознания зрительного изображения: 1) с помощью набора врожденных специализированных механизмов происходит опознание таких пространственных признаков, как ориентация линий, длина линий, положение объекта в поле зрения; 2) в процессе индивидуального опыта у человека формируется представление об организации пространства и алфавит зрительных образов, что обеспечивает опознание предметных рисунков и геометрических фигур в совокупности со всем набором изображений; 3) после тренировки тип опознания меняется: для каждого изображения вырабатывается один сложный признак, т. е. формируется эталон. Эти механизмы и лежат, таким образом, в основе инвариантного опознания зрительного образа.

Необычные зрительные ощущения. Создатель классической физиологической оптики немецкий физиолог Г. Гельмгольц, внесший громадный вклад в понимание механизмов работы глаза, отмечал в «конструкции» и «техническом исполнении» этого органа много несовершенств. По его мнению, оптический прибор с дефектами, которые можно обнаружить в глазу, был бы весьма ненадежным и мало пригодным к употреблению. Мы сейчас не можем разделить точку зрения этого выдающегося исследователя, так как знаем, что некоторые «дефекты» глаза при более пристальном их изучении оказываются еще не всегда понятными нам совершенствами. И, конечно, нельзя забывать, что в наших зрительных ощущениях функционирование глаза – это только начальный этап, хотя и абсолютно необходимый, но все-таки и не единственный. Работа зрительных центров сводится не просто к восприятию изображения на сетчатке, которое, действительно, далеко не всегда совершенно, а к формированию сложного специфического взаимодействия между отдельными структурами, субъективным эквивалентом которого и являются наши ощущения и восприятие. В процессе индивидуального опыта человека идет непрерывная коррекция этих ощущений, «сверка» их с реально существующим эталоном. Именно этот процесс и обеспечивает точность и совершенство нашего зрительного аппарата в целом.

Вместе с тем любой читатель может все-таки привести факты, когда наши зрительные ощущения не в полной мере соответствуют реальной действительности. Описан ряд явлений, при которых зрение «обманывает» нас, приводя иногда к курьезным

ситуациям, а порой и к весьма нежелательным последствиям. Это так называемые *зрительные иллюзии*, *миражи*, *галло*, *иллюзии* и некоторые другие. Рассмотрим их в общих чертах.

Под зрительными явлениями понимают такие зрительные ощущения, возникновение которых либо вовсе не связано с действием лучистой энергии на сетчатку, либо является следствием своеобразных условий освещения сетчатки. К первым из них относят так называемый «собственный» свет сетчатки. Это явление знакомо почти всем. Находясь в практически полностью затемненном помещении, можно отметить появление зрительных образов, чаще всего неоформленных. Описаны они впервые немецким естествоиспытателем и поэтом И. В. Гете (1749–1832), а также чешским физиологом Я. Э. Пуркине (1787–1869). Отмечена зависимость такого рода ощущений от индивидуальных особенностей человека. Окончательной ясности о природе «собственного» света сетчатки еще нет, однако имеются основания полагать, что это связано с процессами не столько в сетчатке, сколько в зрительных центрах.

К другому роду зрительных феноменов относятся явления, связанные с попаданием на сетчатку теней объектов, имеющих в самом глазу. Например, «летающие мушки», которые особенно отчетливо видны при ярком равномерном освещении (когда смотрят на голубое небо). Они обусловлены тенью различного рода помутнений в преломляющих средах глаза. Если такие дефекты находятся на роговице или на хрусталике, то тени неподвижны. Помутнения в стекловидном теле дают перемещение теней при движениях головы. Резкость этих «мушек» тем больше, чем они ближе к сетчатке. При помощи специальных опытов можно увидеть тень от кровеносных сосудов сетчатки и даже, как полагают, от эритроцитов.

Миражи представляют собой по происхождению явления иного рода. Они послужили объектом и многочисленных описаний, и разнообразных исследований. Нередко они оказывались источником мистического страха или «всевышних знамений». Однако по своей сущности миражи – вполне реальные явления, а многие из них могут быть даже зарегистрированы объективно (например, сфотографированы). Как правило, под миражами понимают возникновение ощущений предметов, которых на самом деле нет или они находятся в другом месте. Отсюда и представление об их таинственности. Однако, как оказывается, в основе возникновения миражей лежат широко известные физические закономерности.

Одной из часто встречающихся причин их возникновения являются особенности атмосферной рефракции (преломления света) при соприкосновении теплого и холодного слоев воздуха. На рис. 52 показано, как в условиях пустыни могут быть видны предметы.

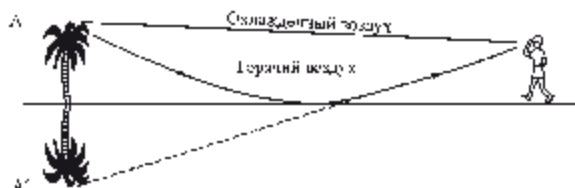


Рис. 52. Схема хода лучей над нагретой поверхностью

Над горячим песком находится нагретый воздух, выше которого расположен слой более холодного. Хотя такие условия неустойчивы, но встречаются нередко. Луч света из точки А проходит сквозь более холодный воздух непосредственно от вершины дерева к наблюдателю. В то же время луч, проходящий через границу холодного и горячего воздуха, подвергается преломлению, поэтому, когда он попадает в глаз наблюдателя, то кажется, что он исходит из точки А'. Отсюда ощущение отражения от водной поверхности (так желанной жаждущими путниками пустыни). Но по мере приближения к этому зеркальному изображению оно, увы, естественно, исчезает.

Аналогичные эффекты можно наблюдать в теплый ясный день при спуске по асфальтированному шоссе. Свет от неба на некотором удалении от наблюдателя преломляется над шоссе так, что кажется отражением от водной поверхности.

Над поверхностью воды можно наблюдать противоположное явление (рис. 53). Непосредственно над водой нередко слой воздуха более холодный, чем несколько выше. И в результате отдаленный корабль на море может оказаться плавающим в небе. Возможно, что легенда о «Летучем голландце» имела в своей основе какие-то реальные факты.

Всем практически людям знакомо интересное явление в виде разноцветных колец вокруг Солнца, Луны, фонарей. Их обозначают как венцы или гало. Может быть, даже настолько знакомо, что и не вызывает особого удивления. Однако и они связаны с физико-оптическими особенностями наблюдения. Гало являются результатом рассеяния света, возникающего при определенных условиях. Когда взвешенные в воздухе частицы весьма малы, они рассеивают свет по всем направлениям. Когда же они велики по сравнению с длиной световой волны, то от них происходит отражение, как от твердых тел или от водяных капель. Между этими двумя крайними вариантами находятся частицы определенной величины, приблизительно равной длине волны. В соответствии с законами физической оптики, если водяная капля, находящаяся в воздухе, вызывает какое-нибудь дифракционное явление, сопровождающееся разложением цветов, то неизбежно должно образоваться гало. Гало особенно отчетливы, когда капли одинакового размера. При этом отдельные гало накладываются друг на друга, и яркости их складываются. Чем меньше размеры водяных капель, тем больше радиус гало.

Принципиально аналогичными по происхождению являются вертикальные «столбы» света, иногда возникающие от фонарей в зимний день. Они обусловлены специфическими условиями отражения от частичек снежной пыли.

Все рассмотренные случаи характеризуются тем, что появление необычных зрительных ощущений обусловлено вполне определенными физическими причинами, и они даже могут быть подтверждены объективными способами регистрации, измерений и т. п. Совершенно иными по происхождению являются ощущения, которые

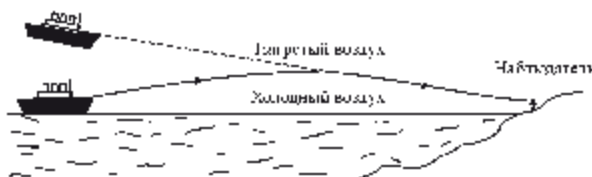


Рис. 53. Схема хода лучей над охлажденной поверхностью

чаще всего обозначают как иллюзии. Посмотрите на рис. 54. Вы обнаружите явное расхождение между вашими ощущениями и данными самого простого объективного измерения. На рис. 54, А размер dc нам явно кажется больше ab , хотя, взяв линейку, вы убедитесь в их равенстве. Рис. 54, Б также демонстрирует, что наше представление о неравенстве отрезков a и b является ложным. На рис. 54, В верхняя фигура по периметру и площади кажется не равной нижней, на самом деле при наложении фигуры совмещаются. Проанализируем рис. 54, Г, на нем каждая левая фигура кажется больше каждой правой, хотя все фигуры одинаковы; иллюзия исчезает, если на этот рисунок посмотреть с правой стороны так, чтобы взгляд скользил по плоскости чертежа. На рис. 54, Д высота cd фигуры кажется больше ее основания ab , хотя они равны.

Перечень аналогичных примеров можно продолжать. В специальной литературе их приводится очень много. Однако разобраться в причинах возникающих ошибок не так просто. Можно утверждать, что иллюзии такого рода не обусловлены какими-либо дефектами проекции изображения на сетчатку. В этом легко убедиться, если сравниваемые отрезки изолировать от окружающих их деталей. Следовательно, эти детали оказываются далеко не безразличными в формировании наших представлений об основном объекте. Создавая фон, на котором рассматривается данный объект, они служат основанием для психологической коррекции нашего восприятия. Рассмотрению и анализу психологических закономерностей посвящена многочисленная литература. Суть же состоит в том, что индивидуальный опыт человека действительно «подправляет» наше восприятие до наиболее вероятного в нашей повседневной практике. Хотя в некоторых частных случаях, о чем и свидетельствует рисунок, такая коррекция приводит к определенным ошибкам в наших суждениях о свойствах реальных предметов.

Далее рассмотрим пример иллюзий «перевертышей» (рис. 55 и 56). Не приходится сомневаться, что в одном и другом случае изображение на сетчатке остается неизменным, однако мы попеременно воспринимаем то один, то другой образ. Наи-

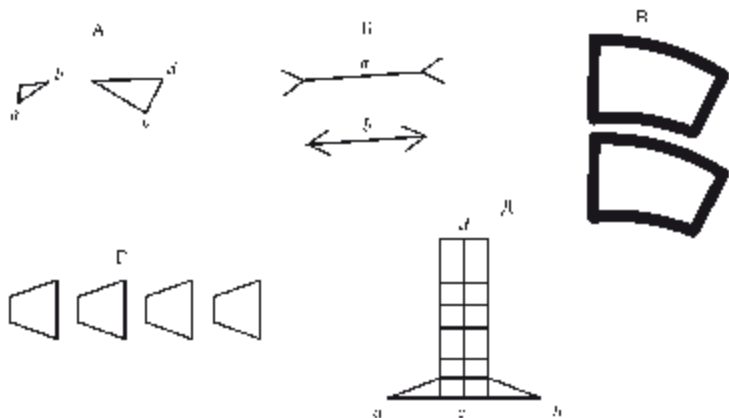


Рис. 54. Несколько примеров зрительных иллюзий

более широко известен пример такого вида – это рисунок американского психолога Э. Дж. Боринга «Неоднозначная теща». На нем мы воспринимаем то изображение прелестной молодой девушки, то лицо ужасной старухи, причем, когда воспринимается один объект, совершенно исчезает другой. Аналогичных примеров (специально созданных рисунков) довольно много. Иногда, хотя и не часто, они встречаются и в условиях реальной действительности.

В настоящее время очень трудно дать нейрофизиологическое толкование природы данного явления. С психологической же точки зрения такое «перевертывание» есть следствие стремления нашего сознания любой зрительный образ идентифицировать с каким-либо известным нам объектом. В рассмотренных примерах таких решений оказывается два. Однако, в принципе, возможно и большее количество решений такой задачи. Вспомните, как одно и то же облако может вызывать различные ассоциации. А если внимательно всмотреться в какую-нибудь совершенно случайную кляксу неправильной формы... Обратите внимание на возникающие при этом ассоциации.

Стремление к упорядочению может иногда приводить к «конфликтам» в нашем сознании. Например, если перед нами странные, необычные или, как их называют, «невозможные» фигуры (рис. 57). Если бы наш зрительный анализатор формально воспринимал их, то это были бы заурядные образы. Но, как уже неоднократно отмечалось, наше зрительное восприятие заканчивается опознанием образа, т. е. идентификацией его с каким-либо известным из предшествующего опыта эталоном. В рассматриваемом случае такой эталон не находится, хотя отдельные «узлы» этих фигур вполне реальны.

Все эти примеры являются достаточно хорошей иллюстрацией сложности про-

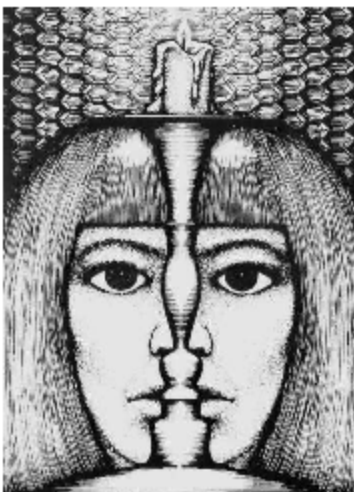


Рис. 55. Зрительное «перевертывание» этого изображения приводит к тому, что попеременно видны либо два профиля, обращенные один к другому, либо одна голова (ваза)



Рис. 56. Иллюзия «неоднозначная теща»

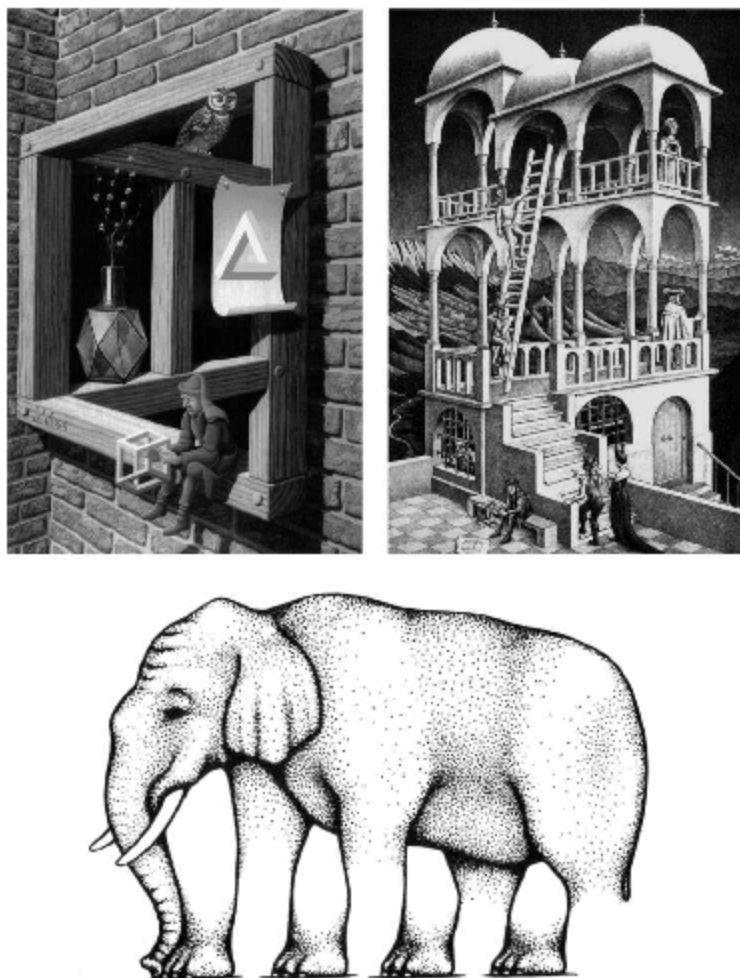


Рис. 57. «Невозможные» фигуры

цессов в зрительной системе по восприятию реальной действительности и исключительной роли нашего индивидуального опыта в этой деятельности.

С полным основанием можно полагать, что устройство человеческого глаза не является абсолютной границей для человеческого познания; к нашему глазу присоединяются не только еще другие чувства, но и деятельность нашего мышления.

3. СЛУХ

Мы живем в мире звуков. Да, действительно, это целый мир, мир богатый, разнообразный, непрерывно изменяющийся. Отсутствие звука трудно представить, и еще труднее искусственно создать среду, в которой была бы абсолютная тишина. Инженеры вынуждены прибегать к очень сложным и хитроумным техническим сооружениям, чтобы добиться полной звуковой изоляции.

Все хорошо знают, что звук с физической точки зрения представляет собой колебания воздуха или другой материальной среды. И сам термин «звук» уже отражает связь между характером субъективных ощущений человека и явлением материального мира. В окружающей нас среде практически постоянно происходят разнообразные механические процессы. Движение транспорта, людей, животных; различные метеорологические явления – ветер, дождь, гром; работа различных механизмов – все это в большей или меньшей степени вызывает колебания окружающих предметов и, следовательно, колебания воздуха. Даже если в хорошо изолированной от звука комнате находится только один человек, то и он является причиной таких колебаний. Ведь при этом человек дышит, периодически меняет позу, по его сосудам пульсирует кровь. И эти столь незначительные процессы тоже вызывают соответствующие колебательные явления.

Совершенно понятно, что очень многие из таких колебаний в окружающей среде для животных и человека имеют большое сигнальное значение, т. е., по существу, несут в себе информацию о тех явлениях, которые и послужили причиной колебаний. Именно это и обусловило формирование и совершенствование в процессе эволюции специальных органов чувств, которые делали бы человека способным улавливать такие колебания воздуха, т. е. органов слуха. Благодаря органу слуха, слуховому анализатору, человек и ощущает как звук механические колебания окружающего его воздуха или, как это иногда бывает, колебания воды. Звуковые ощущения возможны также, если колеблющееся твердое тело находится в непосредственном контакте с головой, но это уже несколько своеобразная ситуация. Сначала же мы рассмотрим процессы восприятия звука в воздушной среде.

Физическая природа звука. Звук как явление физическое представляет собой колебательные движения материальных тел – твердых, газообразных или жидких. Возникновение слуховых ощущений человека связано, как правило, именно с колебаниями воздуха. Вот поэтому в безвоздушной среде передача звука становится невозможной. Это наглядно было продемонстрировано в широко известных опытах английского физика Д. Тиндаля (1820–1893) с музыкальным ящиком, звучание которого становилось слышимым только при условии, когда оно передавалось в воздушную среду. Аналогичная ситуация получается, когда электрический звонок подвешен в колоколе, из которого выкачен воздух. Звучание его услышать невозможно. По такой же

причине невозможна звуковая связь и в космосе. Если два космонавта, находящиеся рядом в открытом космическом пространстве, попытаются вести разговор не по телефону, а непосредственно, то ничего из этого не получится, хотя в земных условиях их скафандры достаточно хорошо проводят звук.

Таким образом, о колебаниях именно воздушной среды должна идти речь, хотя принципиальных различий с колебаниями твердых тел и жидкостей здесь нет. Более того, рассмотрение колебательного процесса в широком аспекте позволяет нам ответить на многие вопросы, связанные со звуковыми колебаниями воздуха.

Звук как колебательный процесс характеризуется, прежде всего, звуковым давлением P_z , представляющим собой функцию времени t . Эта функция дает представление о том, как изменяется давление в данной точке поля, и выражается в единицах давления, т. е. ньютонах на квадратный метр (Н/м^2), или, как это обозначали относительно недавно, в паскалях (Па). В литературе по акустике можно встретить, к сожалению, очень большое разнообразие способов физической характеристики звука. Однако с учетом международных соглашений и принятых в нашей стране регламентов принято различать (помимо звукового давления) интенсивность звука (I , Вт/м^2); звуковую энергию (E или W , Дж); звуковую мощность, или поток звуковой энергии (P , или N , или W , Вт) и плотность звуковой энергии (E , Дж/м^3).

Для перевода различных единиц, встречающихся в литературе, необходимо знать, что:

1 мм рт. ст. = 133,322 Па (или Н/м^2);

1 эрг = 10^{-7} Дж;

1 мкбар = 0,1 Па (Н/м^2);

1 ди/см^2 = 0,1 Па (Н/м^2);

1 атм = 101,325 кПа (Н/м^2);

1 Н/м^2 = 1 Па;

1 Торр = 133,322 Па (Н/м^2).

Колебания воздуха, воспринимаемые органом слуха человека как звук, в естественных условиях имеют очень широкий диапазон величин давления, в связи с этим принято пользоваться логарифмической шкалой, обозначая высчитанный таким образом уровень интенсивности, или уровень звукового давления, в *белах* (Б) или *децибелах* (дБ) относительно какого-то определенного уровня. С учетом того, что интенсивность звука пропорциональна квадрату звукового давления, для расчета уровня интенсивности пользуются выражением:

$$N_{(\text{дБ})} = 10 \lg \frac{I}{I_0} = 10 \lg \frac{Pa^2}{Pa_0^2} = 10 \lg \frac{Pa}{Pa_0}.$$

Встречающиеся же в природе звуки характеризуются примерно следующим соотношением (измеренные непосредственно у источника звука) (табл. 5).

Колебания, имеющие интенсивность, выходящую за пределы данного диапазона, как звук уже не воспринимаются, т. е. они или совсем не слышны и не вызывают практически никаких ощущений, или же воспринимаются тактильными и болевыми рецепторами и дают ощущения давления или боли, «вытесняющие» слуховые ощущения.

Звук как колебательный процесс характеризуется также частотой, которая, по существу, представляет собой описание изменений звукового давления во времени. Если

Таблица 5

Характеристика звуков, наиболее встречаемых в природе и жизни

Показатель	Интенсивность звуков (мкВт/м ²)	Уровень звуков (дБ)
Порог слышимости	0,000001	0
Спокойное дыхание	0,00001	10
Шум спокойного сада	0,0001	20
Перелистывание страниц газеты	0,001	30
Обычный шум в доме	0,01	40
Работа пылесоса	0,1	50
Обычный разговор	1,0	60
Радио	10,0	70
Оживленное уличное движение	100,0	80
Поезд на эстакаде	1000,0	90
Шум в вагоне метро	10 000,0	100
Гром	100 000,0	110
Порог неприятных (болевых) ощущений	1 000 000,0	120

эти изменения имеют правильный синусоидальный характер, то говорят об «абсолютно» чистом тоне. В реальных условиях к такому чистому основному тону, как правило, примешивается еще некоторое количество добавочных тонов, которые придают звуку его часто неповторимую индивидуальность. Звук считается чистым, если добавочные тоны по своей акустической энергии не превышают 10 %. В жизни нам нередко приходится сталкиваться с естественными чистыми звуками — это звуки многих птиц и зверей, это и звуки, получающиеся при произношении нами гласных.

Звуки, в которых нельзя выделить основного тона и, соответственно, колебания звукового давления, описываются более сложной, чем синусоидальная, зависимостью, обозначают как шумы. И если акустическая энергия распределена равномерно по всему спектру, то говорят о «белом» шуме.

Орган слуха человека воспринимает колебания воздуха (при достаточном уровне интенсивности) в диапазоне от 16 Гц до 20 кГц, и, соответственно, эти частоты в физике и технике обозначают как звуковые, а менее 16 Гц — как инфразвук и более 20 кГц — как ультразвук. Человек инфра- и ультразвуковые колебания не слышит, сколь бы большой интенсивности они ни были. Но это совсем не означает, что такие виды энергии вообще на человека не действуют. Они представляют собой типичный пример раздражителей, которые выше были обозначены как «внерецепторные», т. е. которые не вызывают специфических ощущений. Человек же начинает ощущать их опосредованно в результате взаимодействия, и нередко неблагоприятного, с тканями нашего тела.

Звук как колебательный процесс характеризуется также длиной волны (λ), которая количественно при неизменной частоте (ν) может меняться в зависимости от скорости распространения звука (C): $\lambda = C/\nu$. Эта скорость в воздухе при 0 °С и нормаль-

ном атмосферном давлении составляет 332 м/с, возрастая при повышении давления и температуры воздуха. В условиях поверхности Земли на уровне моря, где колебания атмосферного давления сравнительно невелики, скорость может все же заметно меняться в зависимости от температуры:

$$C_t = C_0 + 0,6t,$$

где C_t – скорость при искомой температуре; C_0 – скорость при $t = 0^\circ\text{C}$; t – температура воздуха по Цельсию.

В более плотной среде скорость распространения звука значительно выше, составляя при этом (в м/с): в граните – 6000; стекле – 5500; алюминии – 5140; железе и стали – 5000; в твердых породах дерева (в продольном направлении) – 4000; меди – 3560 и в воде (при 19°C) – 1461. Таким образом, звуковые колебания одной и той же частоты в разных средах имеют различную длину волны. Это оказывается безразличным для нашего слуха и обуславливает некоторые особенности слухового восприятия при пребывании человека под водой. А теперь рассмотрим механизм восприятия звука.

Ухо. Слуховой анализатор человека представляет собой специализированную систему для восприятия звуковых колебаний, формирования слуховых ощущений и опознания звуковых образов. Вспомогательный аппарат периферической части анализатора – это очень сложно устроенный орган, который не перестает вызывать восхищение и удивление у исследователей, которые стремятся понять принципы и механизмы его функционирования. Этим органом является ухо, схема строения которого представлена на рис. 58.

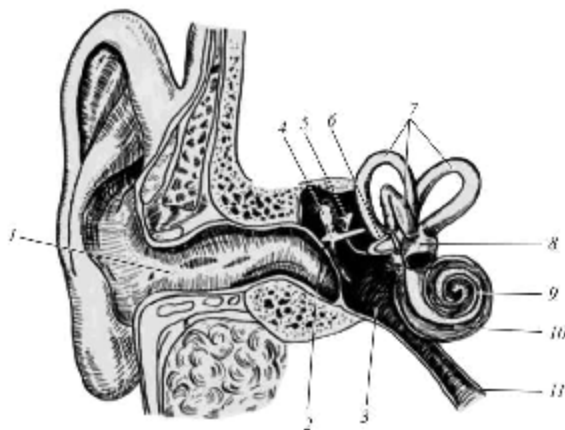


Рис. 58. Схема строения уха:

1 – наружный слуховой проход; 2 – барабанная перепонка; 3 – полость среднего уха (барабанная полость); 4 – молоточек; 5 – наковальня; 6 – стремечко; 7 – полукружные каналы; 8 – преддверие; 9 – вестибулярная лестница улитки; 10 – барабанная лестница улитки; 11 – евстахиева труба

Различают наружное ухо – ушную раковину, наружный слуховой проход и барабанную перепонку; среднее ухо, состоящее из системы соединенных между собой слуховых косточек – молоточка, наковальни и стремечка, и внутреннее ухо. Внутреннее ухо включает в себя улитку, где расположены рецепторы, воспринимающие звуковые колебания, а также преддверие и полукружные каналы, представляющие собой периферическую рецепторную часть вестибулярного анализатора, о котором пойдет отдельный разговор.

Наружное ухо устроено таким образом, что обеспечивает подведение звуковой энергии к барабанной перепонке. При помощи ушных раковин происходит относительно небольшое концентрирование этой энергии, форма же наружного слухового прохода такова, что имеет резонанс на частотах около 3000 Гц. Этот канал обеспечивает также поддержание постоянной температуры и влажности как факторов, обуславливающих стабильность работы звукопередающего аппарата.

Барабанная перепонка представляет собой тонкую перегородку толщиной около 0,1 мм, состоящую из волокон, идущих в различных направлениях. Функция барабанной перепонки хорошо отражена в ее названии – она начинает колебаться, когда на нее воздействуют звуковые колебания воздуха со стороны наружного слухового прохода. При этом ее строение позволяет ей передавать практически без искажения все частоты звукового диапазона. Амплитуда колебаний барабанной перепонки в зависимости от интенсивности звука составляет от $2 \cdot 10^{-5}$ до 10^{-9} см. Это будет возможным при условии равенства давлений в полости среднего уха и окружающей среде. Такое выравнивание осуществляется по так называемой евстахиевой трубе (ее впервые описал итальянский анатом Бартоломео Евстахий, 1510–1574), благодаря которой полость среднего уха сообщается с носоглоткой. При недостаточной проходимости трубы (например, при насморке) при перепадах внешнего давления равновесие не успевает устанавливаться, что влечет за собой ослабление слуховой чувствительности. Такое «закладывание ушей», очевидно, испытывали многие при полете на самолете, особенно при взлете и посадке, когда давление в пассажирском салоне несколько меняется.

Система слуховых косточек обеспечивает передачу колебаний от барабанной перепонки к мембране овального окна улитки. Соединение между косточками таково, что проявляется эффект рычага. При этом поверхность барабанной перепонки в 22 раза больше поверхности стремечка. Такое соотношение приводит к тому, что давление звуковых волн на мембрану овального окна возрастает более чем в 20 раз. Элементам среднего уха также присущи свои резонансные частоты в области 1200 и 800 Гц.

Однако было бы неверным представлять, что передача звуковых колебаний в среднем ухе осуществляется только пассивно. Здесь имеется также миниатюрный, но очень эффективно работающий мышечный аппарат, который изменяет степень натяжения барабанной перепонки и подвижность слуховых косточек, благодаря чему уровень интенсивности может ослабляться на 40 дБ. Этот механизм срабатывает через 10 мс после начала действия сильного звука и потому является эффективным защитным приспособлением. Однако в условиях воздействия импульсных интенсивных звуков, как, например, взрыв, выстрел, данный механизм, конечно, не успевает срабатывать.

Рецепторы, которые обеспечивают восприятие звуковых колебаний, расположены во внутреннем ухе в улитке. Это название связано со спиралеобразной формой данного образования, состоящего из 2,5 витков. Улитка представляет собой костный

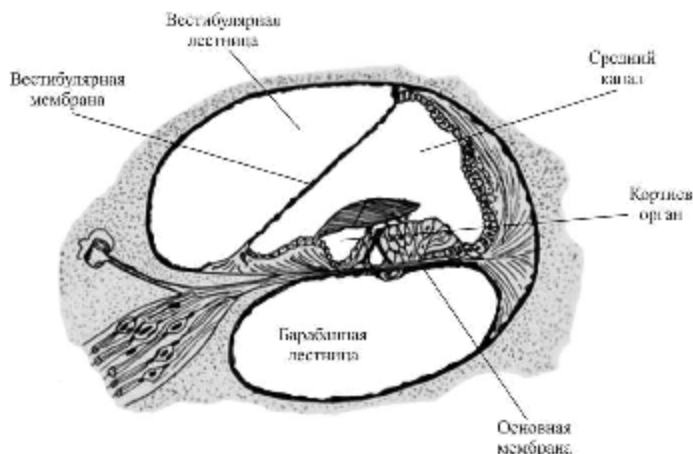


Рис. 59. Поперечный разрез завитка улитки

постепенно расширяющийся канал, имеющий довольно сложное внутреннее строение (рис. 59, 60).

От овального окна, к мембране которого со стороны среднего уха прикреплено стремечко, начинается верхний канал улитки, или так называемая вестибулярная лестница. Она у вершины улитки через небольшое отверстие соединена с нижним каналом, или барабанной лестницей, отделенной от полости среднего уха мембраной круглого окна. Оба эти канала внутри заполнены своеобразной жидкостью, называемой перилимфой, которая по минеральному составу близка к плазме крови, но более богата белками. Между этими двумя каналами и отграниченной от них вестибулярной и основной мембраной проходит средний канал, заполненный эндолимфой, отличаю-

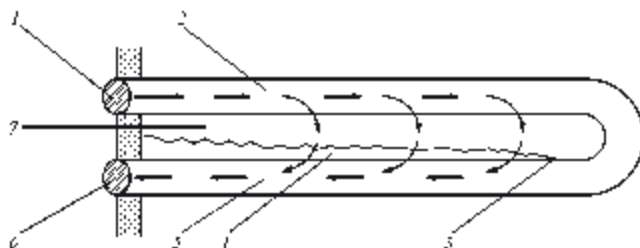


Рис. 60. Схематическое представление строения улитки. Для упрощения она представлена в выпрямленном виде. Стрелками показано распространение звуковых колебаний:

1 – овальное окно; 2 – вестибулярная лестница; 3 – основная мембрана; 4 – кортиев орган; 5 – барабанная лестница; 6 – круглое окно; 7 – средний канал

щейся более высоким содержанием ионов калия и более низкой концентрацией ионов натрия по сравнению с перилимфой, т. е. эндолимфа имеет некоторое сходство с внутриклеточной средой.

В среднем канале на основной мембране расположен *кортиев орган* (по имени итальянского анатома Альфонсо Корти, 1822–1888), в котором и находится рецепторный аппарат слухового анализатора (рис. 61).

Восприятие звука. Как строение улитки, так и проведенные эксперименты свидетельствуют о том, что звуковые колебания от стремечка через мембрану овального окна передаются перилимфатическому столбу жидкости, который может хорошо воспроизводить эти колебания, поскольку с другой стороны ограничен эластической мембраной круглого окна.

Но как это приводит к возбуждению рецепторов? Впервые (1863) весьма убедительное толкование процессов во внутреннем ухе представил немецкий физиолог Г. Гельмгольц, разработавший так называемую резонансную теорию. Он обратил внимание, что основную мембрану улитки образуют волокна, идущие в поперечном направлении. Длина таких волокон увеличивается к вершине улитки. Отсюда понятна аналогия работы этого органа с арфой, у которой различная тональность достигается разной длиной струн. По представлению Гельмгольца, при воздействии звуковых колебаний вступает в резонанс какое-то определенное волокно, ответственное за восприятие данной частоты. Подкупавшая своей простотой и завершенностью «теория», но которую, увы, пришлось оставить, поскольку оказалось, что струн-волокон в основной мембране слишком мало, чтобы воспроизводить все слышимые человеком частоты, натянуты эти струны слишком слабо, да и, кроме того, их изолированные колебания невозможны. Эти трудности для резонансной «теории» оказались непреодолимыми, но они послужили импульсом для последующих исследований.

По современным представлениям, передача и воспроизведение звуковых колебаний обусловлены частотно-резонансными свойствами всех сред улитки. При помощи весьма остроумных экспериментов было обнаружено, что при низких частотах колеба-

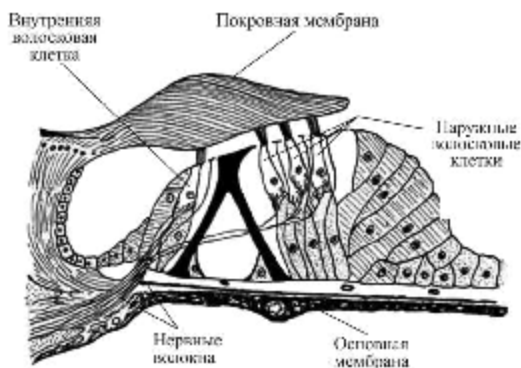


Рис. 61. Схема кортиева органа

ний (100–150 Гц, может быть, несколько выше, но не более 1000 Гц) волновой процесс охватывает весь столб жидкости, в результате чего колеблется вся основная мембрана, возбуждаются все рецепторы кортиева органа, расположенного на этой мембране. При возрастании частоты звуковых волн в колебательный процесс вовлекается не вся основная мембрана, а только часть ее, и тем меньше, чем выше звук. При этом максимум резонанса сдвигается по направлению к основанию улитки.

Описанный механизм позволяет нам подойти к пониманию процессов кодирования воспринимающим прибором частоты звуковых колебаний. Из рассмотренного следует, что низкие частоты воспринимаются всем рецепторным аппаратом. Для высоких же частот используется так называемый пространственный способ кодирования, который можно представить как специализацию расположенных в определенном месте рецепторов по восприятию определенных частот.

Однако мы пока еще не рассмотрели вопрос, каким же образом происходит непосредственное восприятие звука, т. е. трансформация энергии механических колебаний в процесс нервного возбуждения. С принципиальной стороны вопроса мы познакомились выше. Теперь рассмотрим этот процесс конкретно в слуховом рецепторе. Рецепторный аппарат слухового анализатора представлен своеобразными волосковыми клетками, которые являются типичными механорецепторами, т. е. рецепторами, для которых адекватным раздражителем служит механическая энергия, в данном случае колебательные движения. По своему строению эти рецепторы относятся к специализированным клеткам, т. е. не имеют отростков в виде нервных волокон, а своим телом контактируют с первым чувствительным нейроном.

Специфической особенностью волосковых клеток, как это показано на рис. 61, является наличие на их вершине волосков, которые находятся в непосредственном соприкосновении с покровной мембраной. В кортиевоом органе различают один ряд (3,5 тыс.) внутренних и 3 ряда (12 тыс.) наружных волосковых клеток, которые отличаются по уровню чувствительности. Для возбуждения внутренних клеток требуется больше энергии, и это является одним из механизмов органа слуха, позволяющим воспринимать звуковые раздражители в широком диапазоне интенсивностей.

При возникновении колебательного процесса в улитке в результате движения основной мембраны, а вместе с ней и кортиева органа, происходит деформация волосков, «упирающихся» в покровную мембрану. Эта деформация и служит пусковым моментом в цепи явлений, приводящих к возбуждению рецепторных клеток. Физиологов и биофизиков давно занимает вопрос, какие же механизмы обеспечивают данный первичный рецепторный акт. На этот счет существует несколько предположений: то ли здесь имеется пьезоэлектрический эффект, т. е. электрогенез за счет механического смещения; то ли запускаются определенные биохимические реакции, приводящие к изменению проницаемости мембран; не исключено также изменение свойств мембраны под влиянием давления. Но бесспорно то, что по тому или иному механизму возникает деполаризация мембранных структур, т. е. возникает рецепторный потенциал. Здесь, так же как и в других рецепторных процессах, имеет место биологическое усиление, т. е. использование энергии макроэргических фосфорорганических соединений для обеспечения механизмов восприятия и трансформации.

В настоящее время пока нет окончательной ясности в вопросе о том, как возбуждение рецептора передается на первый чувствительный нейрон. Здесь рассматриваются

две возможности. Во-первых, выделение под влиянием рецепторного потенциала в синаптическую щель медиатора (ацетилхолина), который обуславливает возникновение генераторного потенциала, а впоследствии и распространяющегося пикового потенциала действия (т. е. нервного импульса). И, во-вторых, не исключена возможность раздражения постсинаптической мембраны непосредственно рецепторным потенциалом, т. е. *эффатический* способ передачи возбуждения.

Своеобразными процессами, весьма любопытными с феноменологической точки зрения и помогающими нам разобраться более детально в механизмах первичной рецепции и кодирования информации, представляются биоэлектрические явления в улитке как в покое, так и при воздействии звуковых раздражителей. Эти явления неоднозначны по своему происхождению и физиологической значимости. Различают, во-первых, мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки. В покое внутренняя поверхность мембраны, так же как и в других нервных или рецепторных клетках, электроотрицательна по отношению к наружной, разность потенциалов между ними достигает 80 мВ. Во-вторых, так называемый потенциал эндолимфы, или кохлеарный потенциал, который равен +80 мВ относительно перилимфы или окружающих тканей. Эти два потенциала характеризуют улитку в покое. Особенность данной ситуации заключается в том, что в результате разность потенциалов между цитоплазмой рецепторной клетки и эндолимфой оказывается равной 160 мВ. Предполагается, что это облегчает восприятие звуковых колебаний.

Еще более оригинальным является так называемый кохлеарный микрофонный потенциал. В эксперименте было обнаружено, что если во время подачи звукового сигнала от поверхности волосковых клеток отводить биотоки и затем, усилив их, подвести к громкоговорителю, то мы обнаружим достаточно точное воспроизведение звукового сигнала. Это воспроизведение распространяется на все частоты, в том числе и на человеческий голос. Не правда ли, достаточно близкая аналогия с микрофоном? Отсюда и название – микрофонный потенциал. Доказано, что этот биоэлектрический феномен и представляет собой рецепторный потенциал. Отсюда следует, что волосковая рецепторная клетка достаточно точно (до определенного предела по интенсивности) через параметры рецепторного потенциала отражает параметры звукового воздействия – частоту, амплитуду и форму.

При регистрации микрофонных потенциалов в улитке при звуковых воздействиях высокой интенсивности и частоты отмечается стойкое изменение нулевой линии, т. е. сдвиг исходной разности потенциалов. Это явление получило название суммарного потенциала. Его величина пропорциональна интенсивности звука и степени деформации волосков рецепторных клеток покровной мембраной. Имеются основания полагать, что этот биоэлектрический феномен связан с механизмами кодирования информации об интенсивности звукового воздействия.

При электрофизиологическом исследовании волокон слухового нерва, которые подходят непосредственно к структурам кортиева органа, регистрируются типичные нервные пиковые потенциалы. Примечательно, что частота такой импульсации зависит от частоты действующих звуковых колебаний. При этом до 1000 Гц отмечается практически их совпадение. Хотя более высокие частоты в нерве не регистрируются, но сохраняется определенная количественная зависимость между частотами звукового раздражителя и афферентной импульсации.

Итак, мы познакомились с механизмами восприятия человеческим ухом и рецепторами слухового анализатора звуковых колебаний воздуха. Но возможна передача и не только через воздух, а посредством так называемой костной проводимости. В последнем случае колебания (например, камертона) передаются костями черепа и затем, минуя среднее ухо, непосредственно в улитку. Хотя в данном случае способ подведения акустической энергии иной, но механизм восприятия ее рецепторными клетками остается тем же самым. Правда, при этом несколько отличны и количественные отношения. Но в том и другом случае возбуждение, первично возникшее в рецепторе и несущее определенную информацию, передается по нервным структурам до высших слуховых центров. Проследим этот путь.

Нейрональная организация слухового анализатора. Структура слуховой системы имеет ряд особенностей по сравнению с принципиальной схемой, рассмотренной выше.

Эти особенности отражены на рис. 62. К рецепторным волосковым клеткам подходят отростки периферических чувствительных нейронов, тела которых находятся в спиральном ганглии, расположенном в улитке. Обращает на себя внимание, что нервных волокон, оказывается, больше, чем рецепторов. Это связано с тем, что к каждой внутренней волосковой клетке подходит около 10 нервных афферентных окончаний, в то время как наружные клетки по несколько штук контактируют на одно волокно. Это своеобразие строения рецептивных полей в слуховой системе.

Центральные отростки нейронов спирального ганглия, представляющие собой слуховой нерв, вступают в центральную нервную систему в области продолговатого мозга. Афферентные сигналы, переключаясь в так называемых кохлеарных ядрах и верхней оливе продолговатого мозга, четверохолмни среднего мозга и таламической области промежуточного мозга, достигают корковых центров, расположенных в височных областях. Обращает на себя внимание, что в представленной схеме (а она в значительной степени еще упрощена) оказалось больше инстанций, чем в принципиальной схеме строения анализаторов. Это связано с тем, что слуховые сигналы через верхнюю оливу и четверохолмие достигают двигательных центров, благодаря чему осуществляются двигательные ориентировочные реакции на звуковые раздражители.

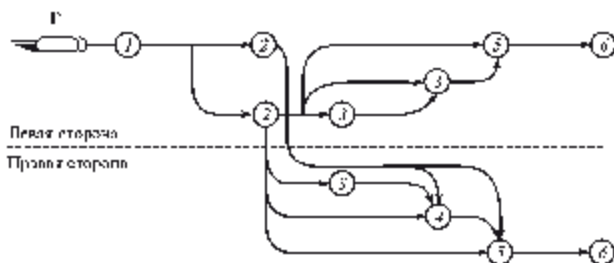


Рис. 62. Нейрональная схема строения слуховой системы:

Р — рецепторная волосковая клетка; 1 — спиральный ганглий; 2 — кохлеарные ядра; 3 — верхние оливы; 4 — четверохолмие; 5 — ядра зрительного бугра (внутреннее коленчатое тело); 6 — кора

На этой схеме исключены, но о них следует помнить, ассоциативные и неспецифические пути, играющие немалую роль в восприятии и обработке слуховой информации.

Важно также обратить внимание, что каждый рецептор имеет двустороннее представительство в коре. Это означает, что информация о звуковом сигнале, подаваемом только на одно ухо, непременно попадает в обе половины головного мозга человека. Имеется определенное сходство со зрительным анализатором, и это позволяет решать аналогичные задачи по оценке местоположения раздражителя в пространстве, хотя полной аналогии здесь нет.

Наличие нескольких «этажей» в слуховом анализаторе, многочисленные горизонтальные и вертикальные связи – это отражение сложных процессов, связанных с кодированием слуховой информации и опознаванием слуховых образов. Понятно, что в механизмах первичного рецепторного акта заложены и первичные механизмы кодирования. Они также отличаются определенным своеобразием.

Итак, каким же образом кодируется информация о таких параметрах звуковых колебаний, как частота и амплитуда? Сначала о частоте. Вы, очевидно, обратили внимание на своеобразный биоэлектрический феномен – микрофонный потенциал улитки. Он ведь, по существу, свидетельствует о том, что в значительном диапазоне колебания рецепторного потенциала (а они отражают работу рецептора и по восприятию, и по последующей передаче) практически точно соответствуют по частоте звуковым колебаниям. Однако, как уже тоже отмечалось, в волокнах слухового нерва, т. е. в тех волокнах, которые воспринимают информацию от рецепторов, частота нервных импульсов не превышает 1000 колебаний в секунду. А это значительно меньше, чем частоты воспринимаемых звуков в реальных условиях. Как же эта задача решается в слуховой системе? Ранее, когда рассматривали работу кортиева органа, отмечали, что при низких частотах звукового воздействия колеблется вся основная мембрана. Следовательно, возбуждаются все рецепторы, и частота колебаний без трансформации передается волокнам слухового нерва. При больших же частотах в колебательный процесс вовлекается только часть основной мембраны и, следовательно, только часть рецепторов. Они передают возбуждение соответствующей части нервных волокон, но уже с трансформацией ритма. В этом случае определенной частоте соответствует определенная часть волокон. Такой принцип обозначают как пространственный способ кодирования. Таким образом, информация о частоте обеспечивается частотно-пространственным кодированием.

Однако хорошо известно, что подавляющее большинство реальных звуков, воспринимаемых нами, в том числе и речевые сигналы, представляют собой не правильные синусоидальные колебания, а процессы, имеющие гораздо более сложную форму. Как же в этом случае обеспечивается передача информации? Еще в начале прошлого века выдающийся французский математик Жан Батист Фурье разработал оригинальный математический метод, позволяющий любую периодическую функцию представить в виде суммы ряда синусоидальных составляющих (ряды Фурье). Строгими математическими методами доказывалось, что эти составляющие имеют периоды, равные T , $T/2$, $T/3$ и т. д. Иначе говоря, имеют частоты, кратные основной частоте. И немецкий физик Г. С. Ом (которого все очень хорошо знают по его закону в электротехнике) в 1847 г. выдвинул идею, что в кортиевом органе происходит именно такое разложение. Так появился еще один закон Ома, который отражает очень важный механизм звуковосприя-

тия. Благодаря своим резонансным свойствам, основная мембрана разлагает сложный звук на его составляющие, каждая из которых воспринимается соответствующим нервно-рецепторным аппаратом. Таким образом, пространственный рисунок возбуждения и несет информацию о частном спектре сложного звукового колебания.

Для передачи информации об интенсивности звука, т. е. амплитуде колебаний в слуховом анализаторе, имеется механизм, также отличный от способа работы других афферентных систем. Чаще всего информация об интенсивности передается частотой нервной импульсации. Однако в слуховой системе, как это следует из только что рассмотренных процессов, такой способ невозможен. Оказывается, что и в данном случае используется принцип пространственного кодирования. Как уже отмечалось, внутренние волосковые клетки имеют чувствительность ниже, чем наружные. Таким образом, различной интенсивности звука соответствует разное сочетание этих двух видов возбужденных рецепторов, т. е. специфическая форма пространственного рисунка возбуждения.

Вместе с тем необходимо заметить, что от уровня к уровню слухового пути характер нервной импульсации теряет строгое соответствие фазе синусоидального колебания. На этих этапах идет более сложная обработка информации о звуковом сигнале. При этом периоды молчания между звуками имеют не меньшее значение, чем сами звуки. Отсюда неудивительно, что самые «лучшие» стимулы для нейронов в высших слуховых центрах – это не стационарные тоны, а *crescendos* (усиление звука) или *decrecendos* (ослабление звука), *glissandos* (скользящий переход от звука к звуку) и *vibratos* (колебание звука) – все виды шелчков, треска, модуляций.

В слуховом анализаторе вопрос о специфических детекторах (как это хорошо выражено в зрительной системе) остается все еще открытым. Тем не менее и здесь имеются механизмы, которые позволяют выделить все более и более сложные признаки, что в конечном итоге завершается формированием такого рисунка возбуждения, который соответствует определенному субъективному образу, опознаваемому по соответствующему «этalonу».

Таким образом, мы имеем возможность проследить последовательность процессов, начиная от воздействия звуковых колебаний воздуха на барабанную перепонку и кончая формированием возбуждительного процесса в высших корковых слуховых центрах.

Психофизиология слуха. Слуховой анализатор, как и все органы чувств, с психофизиологической точки зрения характеризуется, прежде всего, абсолютной чувствительностью. Как уже отмечалось, слуховая чувствительность настолько велика, что если бы она была еще выше, то это только затруднило бы звуковую ориентировку человека, и вместе с тем необходимо заметить, что в пределах звукового диапазона чувствительность очень различается.

Орган слуха человека имеет максимальную чувствительность в области 1000–3000 Гц, ощущая интенсивность звука величиной $1-10^{-12}$ Вт/м². В сторону как более высоких, так и более низких частот чувствительность заметно ниже. Очевидно, это не случайно. Внимательный анализ звукового окружения человека показывает, что именно в этой области спектра находятся наиболее биологически существенные и наиболее информативные звуки.

Обладая столь высокой абсолютной чувствительностью, наш орган слуха оказывается практически незащищенным от звуковых колебаний высокой интенсивности,

которые вызывают у нас чувство неприятного давления и даже боли. Вот поэтому принято различать порог слышимости и порог ощущения (порог ощущения – неприятное или болевое ощущение). Величины этих порогов для колебаний звукового диапазона представлены на рис. 63. Таким образом, диапазон интенсивностей слышимых нами звуков наибольший в области частот от 1000 до 3000 Гц. В обе стороны он достаточно быстро суживается, и в крайних точках порог болевой чувствительности оказывается ниже, чем порог слышимости. Говоря иными словами, слуховые ощущения в этих участках невозможны.

Может сложиться впечатление, что диапазон максимальной чувствительности обусловлен резонансными свойствами элементов наружного и среднего уха. Но это было бы неверным. Различная чувствительность в разных участках звукового диапазона обусловлена дифференцированной чувствительностью рецепторных элементов слухового анализатора.

Но что будет за пределами звукового диапазона, будет ли человек ощущать эти частоты при той или иной их интенсивности? Американский физик Роберт Вуд (1868–1955), известный своими «научными» проказами не менее, чем научными достижениями, принес однажды в театр генератор инфразвука и включил его в разгар спектакля. Это вызвало совершенно неожиданный и непонятный для очень многих эффект. Зрители не слышали артистов, актеры не могли играть свои роли, и спектакль был сорван. С некоторыми из присутствующих сделалась истерика, другие в безотчетной тревоге покинули зал.

Своеобразны проявления действия ультразвука на человеческий организм. Возможно, некоторые с ним познакомилась при посещении физиотерапевтического кабинета с лечебной целью. Очевидно, многим также известно, что некоторые животные, и самые яркие примеры – летучие мыши, дельфины – «слышат» ультразвуковые колебания, используя их в целях эхолокации. Однако это большие и сложные вопросы, которые подлежат отдельному рассмотрению.

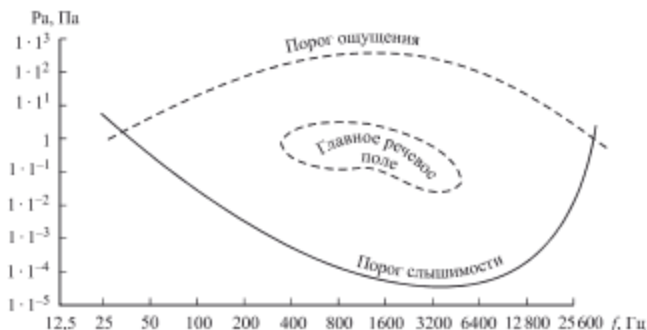


Рис. 63. Величины порога слышимости и порога ощущения (пороговое звуковое давление P_a) в зависимости от частоты. Участок, ограниченный этими двумя кривыми, обозначают как площадь звуковых восприятий

Слуховой анализатор соответственно общим свойствам, присущим всем органам чувств, обладает хорошо выраженной способностью к различению уровней интенсивности звука. В средней части звукового диапазона человек способен улавливать различие 0,4–2 дБ. Это свидетельствует о достаточно высокой дифференциальной чувствительности слуховой системы.

Однако до сих пор мы говорили о физической характеристике звуковых колебаний и порог слышимости выражали через звуковое давление, интенсивность звука или аналогичные им параметры. Но можно ли количественно охарактеризовать слуховые ощущения при восприятии звуков различной интенсивности? И таким психофизиологическим коррелятом объективного физического фактора является субъективная громкость звука. Единственным способом количественной характеристики наших слуховых ощущений, как и всяких других ощущений, является сравнение их с каким-либо стандартом. В качестве такого стандарта выбрано ощущение на пороге слышимости в той части звукового диапазона, чувствительность к которой максимальна. При этом довольно часто уровень ощущения тоже выражают в децибелах над порогом слышимости, что не очень удобно, так как нередко приводит к смешению понятий «уровень интенсивности» и «уровень громкости». А это далеко не одно и то же! Звуки с различными уровнями интенсивности могут быть одинаковой громкости, и наоборот.

Вот поэтому признано целесообразным уровень громкости исследуемого звука выражать в *фонах*. Количество фонов отражает в 10 раз увеличенное значение десятичного логарифма соотношения между уровнем ощущения и его порогом для данной частоты. Однако в данном случае расчетный способ оказывается недостаточно точным. Задача была решена эмпирически путем субъективной оценки громкости по сравнению с эталоном. При таком способе определения кривые равной громкости выглядят так, как это представлено на рис. 64.

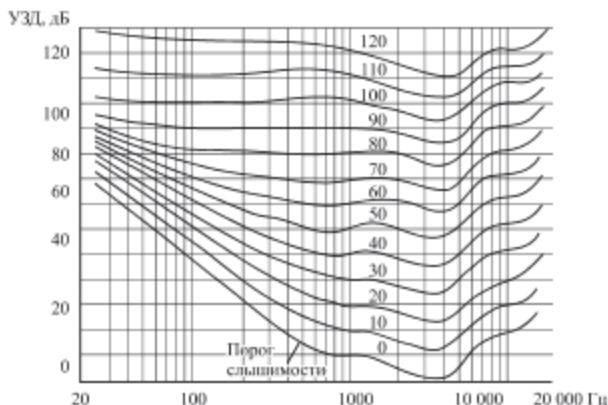


Рис. 64. Кривые равной громкости (и фонов, показанных на каждой кривой).

По оси ординат — уровень интенсивности звука относительно $1 \cdot 10^{-12}$ Вт/м²

И наконец, для сравнительной характеристики ощущений громкости принята шкала *сонов*. Сон представляет собой произвольно установленную величину, равную громкости тона частотой 1000 Гц длительностью 1 с с уровнем интенсивности 40 дБ. В этом случае шкалу составляют путем увеличения или уменьшения вдвое субъективной громкости и регистрации соответствующих объективных величин уровней интенсивности.

Взаимосвязь между уровнем громкости и относительной громкостью является достаточно важной. В области уровней выше 40 фон эта связь приблизительно отражается прямой линией. Было достигнуто международное соглашение о том, чтобы для области от 40 до 100 фон выражать взаимосвязь между громкостью N и уровнем L следующей формулой:

$$N = 2^{\left(\frac{L-40}{10}\right)}, \text{ сон.}$$

Более сложной является задача для установления относительной громкости звуков различной частоты. Решается она также методом субъективного шкалирования.

Таким образом, психофизиологическим эквивалентом интенсивности звука является его громкость. А как обстоит дело с таким физическим параметром, как частота? Принято субъективные ощущения, связанные с частотой, характеризовать как высоту тона. За единицу высоты тона как параметра ощущения выбран *мел*. Зависимость между физическими и физиологическими параметрами довольно сложна. В области ниже 500 Гц численные значения высоты тона в мел практически равны численным значениям частоты в герцах. В остальной части диапазона зависимость носит непрямолинейный характер, как это показано на рис. 65. Иногда используют большую размерность, выражают высоту в единицах *барк*, 1 барк = 100 мел.

Человек обладает хорошо развитой способностью улавливать различия в частоте. Дифференциальный порог восприятия частоты колеблется в небольших пределах в зависимости от высоты тона и его силы над порогом слышимости. При уровне ощущений в 40 фон над порогом дифференциальный порог равен 0,003 для частот 500–3000 Гц и 0,01 для 50–100 Гц.

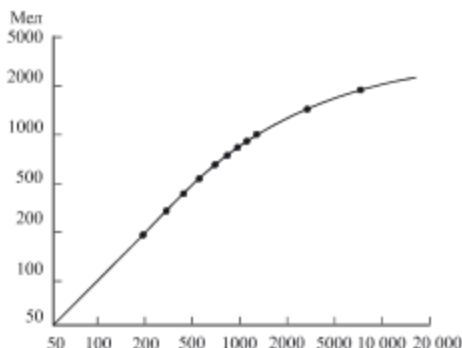


Рис. 65. Зависимость высоты тона (мел) от частоты звуковых колебаний

Хорошо понятно, что частота звуковых колебаний и длина волны – тесно взаимосвязанные характеристики. Изменение длины волны при одинаковой скорости распространения неизбежно влечет за собой и изменение частоты, а субъективно – высоты тона. Именно с этим связан так называемый эффект Допплера, с которым все в жизни неоднократно сталкивались (Христиан Допплер, 1803–1853 – австрийский физик и астроном, описавший в 1842 г. этот эффект). Заключается он в том, что высота тона быстро приближающегося какого-либо издающего звуки предмета (самолета, поезда, автомобиля) оказывается выше, чем удаляющегося. Как несложно представить себе, в результате движения в первом случае длина волны окажется меньше, чем во втором.

Однако все хорошо знают, что в реальной действительности человек встречается не только с чистыми тонами, но и со звуками более сложного состава. В зависимости от структуры частотного звукового спектра формируется его соответствующий субъективный эквивалент. Так, в частности, если в звуковых колебаниях помимо его основной частоты имеются кратные ей составляющие, так называемые *обертоны*, то соответствующий этому составу характер звучания обозначается как *тембр*. Именно тембр придает звуку его неповторимую индивидуальность, по которой узнают голоса друзей, даже если мы не видим их, как и звук различных музыкальных инструментов, даже если это будет одна и та же нота.

А если звук представлен частотами, не кратными какой-либо из них? В этом случае в простейшем варианте, когда мы имеем две некрatные частоты, в результате сложения двух колебаний одинаковой амплитуды, но незначительно различающихся по своей частоте, отмечается медленное нарастание фаз обоих колебаний. Возникает так называемое биение, частота биений соответствует разнице частот колебаний слагаемых. Например, частоты 100 и 110 Гц дают биение 10 Гц. В результате, таким образом, возникает добавочный тон, и этот принцип используется, в частности, при конструировании звуковых генераторов. Рис. 66 демонстрирует это явление.

Вместе с тем при одновременном воздействии двух тонов возможен и эффект маскировки, т. е. один из них становится слышимым хуже или совсем неслышимым. Для низлежащих тонов маскирующее действие невелико и выражается в понижении их пороговых уровней интенсивности на 19–20 дБ. И наоборот, вышележащие тоны подвержены весьма сильному маскирующему эффекту. Огромным маскирующим эффектом обладают низкие тоны. Звуковые колебания частотой 200–400 Гц при достаточно больших уровнях их интенсивности могут очень сильно замаскировать почти все вышележащие частоты. Всем хорошо известно, сколь отчетливо слышны в оркестре мелодии низких инструментов – органа, контрабаса, хотя относительная их громкость при этом не превышает такие высоко звучащие инструменты, как скрипка, виолончель и др.

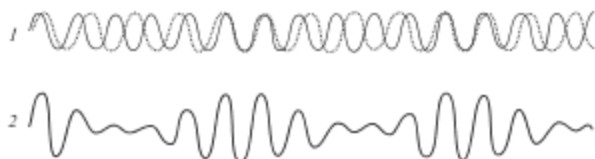


Рис. 66. Происхождение биений:

1 – исходные колебания; 2 – добавочная частота

Сравните это свойство слухового анализатора со способностью органа зрения различать детали рассматриваемых предметов. В соответствии с этой аналогией говорят о разрешающей способности слуха, под которой понимают минимальное различие в частотах, при котором различаются два одновременно звучащих тона. И эту величину минимальной разницы обозначают как критическую полосу частот. В низкой частотной части звукового диапазона (менее 500 Гц) она равна примерно 100 Гц, а в высокочастотной области возрастает до 3–4 кГц. Этим и объясняется тот факт, что добавление к сигналу новых спектральных составляющих не приводит к возрастанию его громкости, если они попадают в одну такую полосу, и, наоборот, при выходе за пределы полосы громкость сигналов возрастает.

Разрешающая способность органа слуха в значительной мере объясняется особенностями работы кортиева органа. Вспомните, при низкочастотных звуках колеблется вся основная мембрана, т. е. возбуждаются все рецепторные элементы. И чтобы на таком фоне была услышана более высокая частота, необходимо, чтобы этот тон имел гораздо более высокий уровень интенсивности. При восприятии же высокочастотных колебаний возбуждается только часть рецепторов и, следовательно, «остается место» для восприятия нижележащих частот.

Важным свойством органа слуха является его способность определять местоположение (локализовать) источника звука в пространстве. Это свойство, обозначаемое как *ототопика*, позволяет с точностью до 3° по горизонтальной плоскости находить направление на источник звука. Такая способность обусловлена одновременной работой обеих звуковоспринимающих систем и чрезвычайно развитой способностью оценивать различия по громкости и по фазе звуков, поступающих в правое и левое ухо. Вспомним, что сигнал от каждого уха поступает в оба полушария, что и позволяет проводить такой тончайший анализ.

Если мы при помощи специальной установки будем подавать звуковые щелчки таким образом, чтобы они не одновременно достигали левого и правого органов слуха, то обнаружим интереснейшее явление. Когда стимулами служат два щелчка, каждый из которых подается только на одно ухо, при интервале между ними более 1–2 мс испытуемый слышит их раздельно. Но если эти же два стимула разделены интервалом в диапазоне от 20 до 800 мкс, то при таких условиях испытуемый воспринимает их как один щелчок, но идущий с одной стороны, с той, в частности, где звук подается раньше. Изменяя длительность временного интервала, можно варьировать иллюзию латерализации (т. е. восприятие их с одной из сторон) от «совсем сбоку» до «внутри головы». Когда оба щелчка совпадают, слышится один звук в середине черепа. Несложные расчеты показывают, что при реальном расстоянии между ушами около 21 см различие во времени прихода звука в правое и левое ухо составляет 600 мкс, т. е. такое временное различие более чем достаточно для эффекта латерализации. А с учетом минимально ощутимого временного интервала (около 20 мкс) различие в расстоянии от источника звука до правого и левого уха оказывается достаточным при величине около 7 мм.

Вместе с тем, когда половина длины звуковой волны окажется меньше межушного расстояния, то она не сможет «обогнуть» голову, и потому звук из-за такого экранирующего эффекта будет несколько ослаблен. При скорости звука около 340 м/с и частотах выше 800 Гц это различие по интенсивности играет существенную роль в определении направления на источник звука. По вертикальной плоскости точность слухового анализатора в оценке направления несколько меньше.

Определение же расстояния до источника звука осуществляется по механизмам более сложным и уже связанным не только со свойствами слуховой системы, но и с индивидуальным опытом человека. Поэтому каждый из нас с очень небольшой точностью определит расстояние до источника чистого тона, не связанного в нашем представлении с каким-то реальным естественным явлением. И с гораздо более высокой точностью мы решаем эту задачу относительно шума двигателя автомобиля, крика птицы, голоса человека, т. е. звуков, нам хорошо знакомых по нашему жизненному опыту.

Музыкальные звуки и музыкальный слух. В чем различие между музыкой и шумом? Субъективные критерии для решения этого вопроса оказываются недостаточно убедительными. Даже искусствоведы иной раз расходятся во мнении относительно музыкальности того или иного произведения, равно как иногда мы слышим музыкальные фразы, в которых имитируются некоторые шумовые эффекты. Однако если с физической точки зрения сравнивать явно музыкальные и явно шумовые звуки, то обнаруживаются совершенно определенные различия. Музыкальные звуки представлены чистыми тонами, спектр же шумов может быть весьма разнообразным и чаще всего неправильным.

Вместе с тем просто чистый тон как музыка очень беден. И, как правило, при физическом анализе звучаний музыкальных инструментов помимо основного тона обнаруживаются обертоны, да и основных тонов бывает несколько. А аккорд представляет собой совместное звучание нескольких (не менее трех) звуков, разных по высоте и извлекаемых одновременно.

Ранее мы отмечали, что в таком случае могут возникать разнообразные явления — маскировка, биение. Если в результате биений образуется новый тон, который слышен наряду с двумя исходными, то нередко он воспринимается как очень неприятный и раздражающий. Такое явление называется *диссонансом*. Однако если частоту биений увеличить настолько, что отношение частот звучащих тел приблизится к отношению частот в мажорной гамме, то получающийся в результате звук будет приятным, или гармоничным. А явление это называют *консонансом*, или гармонией.

Трудно приложимы физические закономерности в определении октавы и нотного ряда, хотя обращает на себя внимание строгое количественное соотношение между высотами тонов различных октав и между октавами. Частотная характеристика октав представлена ниже в табл. 6.

Таблица 6

Частотная характеристика октав

Октава	Диапазон, Гц
Субконтроктава	16,35–32,7
Контроктава	32,7–65,4
Большая	65,4–130,8
Малая	130,8–261,6
Первая	261,6–523,2
Вторая	523,2–1046,5
Третья	1046,5–2093
Четвертая	2093–4186
Пятая	4186–8372

В пределах малой октавы частотная характеристика нот выглядит следующим образом (табл. 7).

Таблица 7

Частотная характеристика нот в пределах малой октавы

Название нот	До	Ре	Ми	Фа	Соль	Ля	Си	До
Обозначения нот	c	d	e	f	g	a	b	c
Отношение частот	1	9/8	5/4	4/3	3/2	5/3	15/8	2
Частота, Гц	130,8	147,1	163,5	174,4	196,2	218	245,2	261,6

И такое соотношение сохраняется во всех октавах. Можно дать достаточно детальную физическую характеристику практически всех феноменов, связанных с музыкальными звучаниями, но на их основе далеко не всегда удастся удовлетворительно объяснить закономерности музыкальных явлений, а чаще всего это просто оказывается невозможным. Очевидно, физика здесь может выполнить только вспомогательную функцию, а объяснения необходимо искать в свойствах человеческой психики.

Столь же сложной с физиологической точки зрения представляется попытка объяснения природы музыкального слуха. Хорошо известно, что музыкально одаренные люди легко определяют все тоны, входящие в любой сложный аккорд. Если эта способность сочетается со способностью точно называть высоту составляющих звуков (в их нотном обозначении), то говорят об «абсолютном» слухе. «Абсолютный» слух не является совершенно необходимым для музыканта, но значительно облегчает его профессиональную деятельность.

К музыкальным особенностям слуха относятся также различие интервалов между двумя произвольно выбранными тонами, чувствительность к консонансам и диссонансам, мажорным и минорным созвучиям, музыкальная память, способность воспроизводить смысл звуковых образов, улавливать связь между звуками, запоминать их, внутренне представлять, сознательно воспроизводить.

Восприятие речевых сигналов. Проблемой чрезвычайной сложности является расшифровка механизмов, обеспечивающих восприятие речевых сигналов. И эта сложность связана, прежде всего, с тем, что среди всех представителей животного мира никто, кроме человека, такой способностью не обладает. А отсюда следует, что мы не располагаем какими-нибудь аналогами среди экспериментальных животных, не имеем адекватных биологических моделей, на которые могли бы направить всю силу физиологического эксперимента.

Человеческая речь со всем ее многообразием языковых вариантов по своим физическим характеристикам: частоте, интенсивности, различным модуляциям, не содержит в себе ничего качественно специфического, что отличало бы ее от звуков, никакого отношения к речи не имеющих. Известно лишь, что для мужских голосов характерны тоны частотой 80–150 Гц, а для женских и детских – более высокие, до 400–500 Гц, хотя во всем их проявлении речевые сигналы занимают более широкую область, как это показано на рис. 63.

Наверное, многие также знают, что если попытаться составить самое простое слово из отдельных звуков, соответствующих буквам, то эта задача окажется очень трудно выполнимой. Равно как все знают, что знание всех букв еще не обеспечивает спо-

способности читать. И нередко так бывает, что ребенок приходит в первый класс, зная все буквы, а научить его читать порой даже труднее, чем тех, кто совсем не знает букв. Вот поэтому с нейрофизиологической точки зрения механизмы, обеспечивающие передачу информации об отдельном звуке (как правило, чистом тоне или шуме), не могут дать картины восприятия речи и распознавания речевых сигналов.

Тщательный анализ процессов речеобразования, наблюдения над детьми в период овладения ими речью, специальные психологические эксперименты привели к пониманию того, что входным сигналом для системы восприятия речи являются так называемые *фонемы*. Пока это понятие еще не всегда вполне конкретное. Фонема представляет собой совокупность фонетических признаков, которая составляет структурно-информационную единицу данного языка. Из этого следует, что количество фонем превышает общее число элементарных речевых звуков, и из фонем уже можно составить речевой сигнал (например, определенное слово или короткое словосочетание).

Ранее упоминалось о том, что в слуховой системе, как это было в зрительном анализаторе, детекторов на определенные комплексы признаков не обнаружено. И тем более сомнительно ожидать обнаружения врожденных детекторов на речевые фонемы. Однако есть основания полагать, что в процессе овладения речью или изучения иностранного языка формируются такие нейрональные структуры, которые опознают те или иные фонемы, выделяя их из других. Наблюдения за лицами с поражениями височной коры левого полушария головного мозга позволяют предполагать, что именно в этой области находятся данные структуры. Нарушение «фонематического слуха» выражается в том, что такие больные путают близкие фонемы при их звуковом воспроизведении и буквенной записи.

Полагают, что фонемный код используется для промежуточного описания речевого сообщения. Опознание же речевого сигнала как определенного количества информации, описывающего явления и предметы внешнего мира, а также абстрактные понятия, очевидно, осуществляется в результате функционирования широких областей коры головного мозга во взаимодействии с нижележащими образованиями.

Таким образом, благодаря деятельности слухового анализатора формируются разнообразнейшие слуховые ощущения, которые обусловлены воздействием факторов реальной действительности и являются их субъективным отражением.

4. СТАТОКИНЕТИЧЕСКАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ

Проведем опыт. Он возможен практически в любых условиях. Закройте глаза и наклоните голову или туловище. Задача очень простая. Это легко удастся каждому. Такая поза может поддерживаться достаточно долго, если она не слишком неудобная. Но когда вам нужно именно поддерживать эту позу, как и многие другие, то необходимо напряжение соответствующих мышц, иначе равновесие будет утрачено. Из этого следует, что человек без зрительного контроля способен оценивать свое положение в пространстве, точнее относительно направления силы земного притяжения. Каким же образом формируются такого рода ощущения? Простые самонаблюдения показывают, что в данном случае в некоторых частях тела деформируется – растягивается или сжимается – кожа, а значит, раздражаются кожные рецепторы. При этом происходит также сокращение одних и расслабление других групп мышц, и, следовательно,

раздражаются рецепторы опорно-двигательного аппарата. Может быть, именно они и дают ощущение положения тела в пространстве? На этот вопрос, безусловно, можно ответить утвердительно. Но вместе с тем необходимо уверенно заметить, что не только они, и не столько они!

А теперь сделаем более сложный эксперимент. На качелях или приспособлении аналогичного типа изменим положение тела относительно направления силы земного притяжения, но так, чтобы при этом не напрягались какие-либо мышцы, глаза были закрыты и нельзя было бы ориентироваться по кожным раздражениям. И в этом случае человек безошибочно оценивает свое положение в пространстве. Следовательно, мы можем говорить о наличии сенсорной системы, которая формирует ощущение такого рода.

Однако мы хорошо знаем, что не менее редко человек изменяет положение в пространстве, сохраняя при этом неизменной ориентацию относительно силы земного притяжения. Естественно, что в данном случае нас интересуют такие ситуации, при которых перемещения осуществляются не за счет собственных мышц, а пассивно, например, на любом виде транспорта. Ощущаем ли мы такие перемещения? При плавном равномерном прямолинейном движении, хорошей погоде и отсутствии зрительных ориентиров у нас нет никаких ощущений перемещения. Совершенно аналогичная ситуация возникает при полете на большой высоте на современном самолете. При этом иногда даже происходит отчетливая диссоциация между ощущением неподвижности и знанием того, что самолет летит со скоростью 800–900 км/ч. Но если вдруг меняется скорость или направление движения, то это мы улавливаем очень тонко без каких-либо видимых или слышимых ориентиров.

На основании таких самонаблюдений можно полагать, что у человека есть специфический сенсорный аппарат (исключая зрительную, кожную, проприоцептивную чувствительность). Он позволяет нам оценить положение в пространстве относительно силы земного притяжения, изменение скорости прямолинейного движения (прямолинейное ускорение), изменение направления движения или скорости вращательного движения (угловое ускорение), а также воспринимать равномерное вращательное движение (центробежная сила). Эта специфическая сенсорная система получила название *вестибулярный анализатор*, так как его периферический рецепторный аппарат расположен в преддверии (лат. *vestibulum*) улитки, т. е. в непосредственной близости к периферическому отделу слухового анализатора.

А теперь посмотрим, как устроены и функционируют структуры вестибулярного аппарата. Как и все анализаторы, он состоит из рецепторной, проводниковой и центральной частей. От рецепторов начинаются нервные пути, передающие информацию о специфических раздражителях в различные отделы центральной нервной системы. В результате возникают три рода реакций – вестибуло-сенсорные, т. е. формирование ощущений; вестибуло-моторные, или перераспределение мышечного тонуса; и вестибуло-вегетативные, заключающиеся в изменении деятельности внутренних органов.

Вестибулярный аппарат. Всякий раз, когда мы знакомимся с работой рецепторных органов, не может не возникнуть чувство удивления и восхищения перед совершенством конструкции таких образований. Это в полной мере относится и к вестибулярному аппарату. Анатомически он расположен в непосредственной близости к периферической части слухового анализатора, в так называемом лабиринте. Прин-

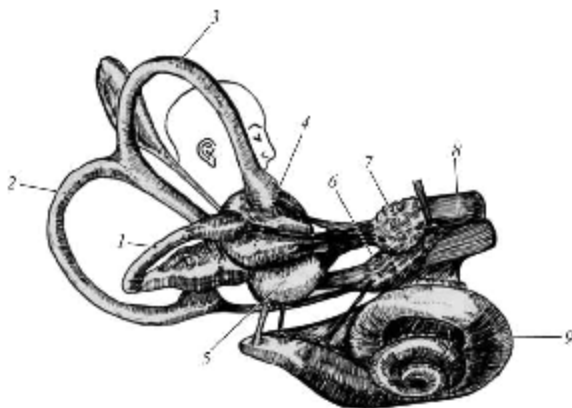


Рис. 67. Строение и расположение лабиринта:

1, 2, 3 – соответственно горизонтальный, задний и передний полукружные каналы; 4 – маточка (утрикулус); 5 – мешочек (саккулус); 6, 7 – нервные ганглии; 8 – вестибулярный нерв; 9 – улитка

шип действия вестибулярных рецепторов очень напоминает функционирование слуховых, хотя они воспринимают различные по своей биологической значимости раздражители. Устройство этого своеобразного органа показано на рис. 67.

Вестибулярный аппарат состоит из двух частей: системы полукружных каналов и так называемого отолитового прибора, который находится в небольших расширениях – маточке (утрикулусе) и мешочке (саккулусе). Сообщающиеся между собой полукружные каналы расположены в трех почти взаимно перпендикулярных плоскостях и внутри заполнены своеобразной жидкостью – эндолимфой, которая идентична эндолимфе улитки. У каждого полукружного канала имеется своеобразное расширение, ампула, в которой и находятся рецепторы.

Рецепторы полукружных каналов представляют собой волосковые клетки нескольких типов, как это показано на рис. 68. В ампулах волоски этих клеток (стереоцилии и киноцилии) заключены в желатинообразную массу, при смещении которой они деформируются. Рецепторы отолитового прибора имеют аналогичное строение (рис. 69). Их волоски расположены также в желатинообразной массе, в которую включены кристаллы фосфорнокислого и углекислого кальция. Эти кристаллы и называют отолитами (в дословном переводе – ушные камни), отсюда и термин – «отолитов прибор».

Принцип действия рецепторов вестибулярного аппарата состоит в том, что они воспринимают силы, которые приводят к деформации волосков чувствительных клеток. В полукружных каналах такая сила возникает, когда имеется угловое ускорение, т. е. увеличение или уменьшение скорости вращения. В таких условиях эндолимфа в результате инерции смещает желатинообразную массу, в которой находятся волоски. Но если угловая скорость будет постоянной, то деформация волосков не возникает, и рецепторы не возбуждаются.

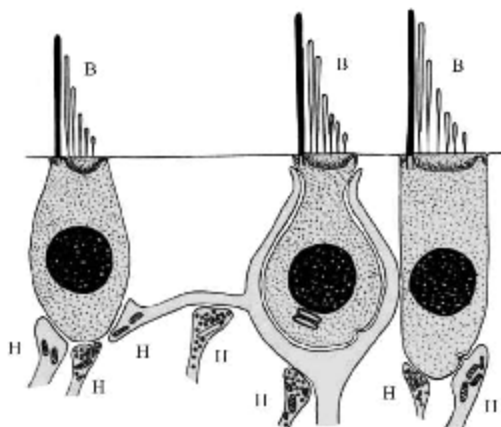


Рис. 68. Схематическое изображение вестибулярных рецепторных клеток:
В – волоски; Н – нервные окончания

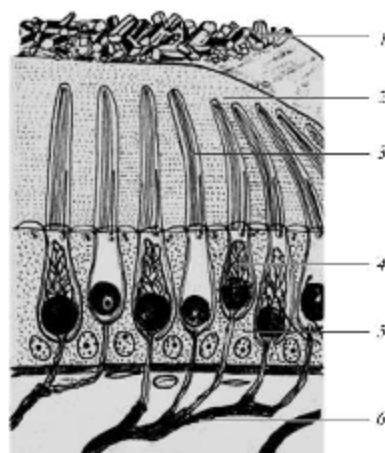


Рис. 69. Рецепторы отолитового аппарата:

1 – отолиты; 2 – желеобразная масса; 3 – волоски; 4 – рецепторные клетки; 5 – опорные клетки;
6 – нервные волокна

Если плоскость вращения точно совпадает с плоскостью одного из полукружных каналов, то возбуждение возникает только в его рецепторах. Гораздо более часты ситуации, когда вовлеченными оказываются все чувствительные клетки в результате разложения сил. Понятно, что при этом степень смещения эндолимфы в каждом из каналов будет зависеть от угла между плоскостью вращения и плоскостью полукружного канала.

Нетрудно заметить, что угловое ускорение при вращении в некоторых плоскостях будет вызывать смещение эндолимфы в противоположных относительно ампулы направлениях на правой и левой стороне. Например, по рис. 67 несложно представить, что при вращении в горизонтальной плоскости с одной стороны смещение эндолимфы будет в направлении ампулы, а с другой – от нее к каналу. Отсюда следует, что деформация волосков рецепторов будет также разнонаправленной, в одном случае от стереоцилии к киноцилии, а в другом – наоборот. Это обстоятельство обуславливает степень возбуждения рецепторов и, по существу, представляет собой один из механизмов кодирования информации о направлении ускорения.

Если мы рассмотрим устройство рецепторных образований отолитового аппарата (см. рис. 69), то нам станет понятным, какие силы они воспринимают. Но сначала заметим, что даже в строго вертикальном положении, когда продольная ось тела совпадает с силой земного притяжения (вверх или вниз головой), отолиты будут то давить на волоски рецепторов, то растягивать их. Совершенно очевидно, что изменение положения головы изменит величину или характер такого воздействия. Вероятно, понятно также, что при прямолинейных ускорениях любого направления возникнут силы инерции, деформирующие волоски. И, конечно, такая деформация будет достаточно выраженной при воздействии центробежной силы, даже при вращении с постоянной угловой скоростью.

Таким образом, вестибулярный аппарат воспринимает самые различные изменения положения тела (точнее, головы) в пространстве. Рецепторы полукружных каналов реагируют на угловые ускорения любых направлений, а рецепторные клетки отолитового прибора – на центробежные силы, прямолинейное ускорение и силу земного притяжения. Только лишь равномерное движение не воспринимается рецепторами вестибулярного аппарата. Но если учесть, что мы все время находимся в состоянии равномерного движения и его физическую природу, то станет понятной биологическая целесообразность отсутствия чувствительности к нему.

Непосредственный биофизический механизм возбуждения рецепторов вестибулярного аппарата сходен с процессами в слуховых рецепторах. Деформация волосков, как полагают, приводит к деформации некоторых сложных органических молекул, в результате чего и возникает рецепторный потенциал, который запускает цепь последующих процессов в рецепторе и последующих нервных структурах. Интересно заметить, что волосковые клетки сориентированы строго определенным образом. Это обозначают как морфологическую поляризацию. А сами клетки обладают выраженной дирекциональной чувствительностью. Она заключается в том, что при токе эндолимфы от стереоцилии к киноцилии возникает возбуждение, а наоборот – торможение.

Вестибулярный анализатор. Вестибулярный аппарат представляет собой периферическую воспринимающую часть сложной афферентной системы, обозначаемой как вестибулярный анализатор. Вместе с характерными для всех сенсорных систем признаками нейрональной организации вестибулярному анализатору свойственно и

некоторое своеобразие. Это своеобразие заключается в хорошо выраженных связях вестибулярных афферентных структур с двигательными и вегетативными ядрами, т. е. такими участками центральной нервной системы, которые регулируют деятельность скелетной мускулатуры и внутренних органов, как это показано на рис. 70.

Рецепторы вестибулярного анализатора представляют собой отдельные чувствительные клетки. К ним подходят нервные волокна – отростки нейронов вестибулярного ганглия, который находится в непосредственной близости от вестибулярного аппарата. Передача возбуждения с рецепторов на первый чувствительный нейрон осуществляется, по всей видимости, обычным химическим способом при помощи ацетилхолина. Длинные отростки этих нейронов, вестибулярный нерв проводят информацию к группе вестибулярных ядер, расположенных в области моста, функционирование которых обуславливает формирование соответствующих субъективных ощущений. От них идет специфический сенсорный путь через зрительный бутор в височную область коры.

От вестибулярных ядер идут также многочисленные пути к двигательным ядрам: в мозжечок, средний мозг, мост, продолговатый и спинной мозг. По этим путям поступают сигналы, которые приводят как к изменению тонуса мышц, так и к развитию соответствующих специфических двигательных рефлексов.

От вестибулярных ядер отходят также связи к ретикулярной формации и ядрам вегетативных (парасимпатических и симпатических) нервов. Благодаря этим связям импульсация, возникающая при раздражении рецепторов вестибулярного аппарата, достигает центров, регулирующих деятельность внутренних органов.

Соответственно этим трем основным каналам афферентной импульсации, как уже отмечалось, различают и три типа реакций, развивающихся в результате воздействий на вестибулярные рецепторы. Это – вестибуло-сенсорные, вестибуло-моторные и вестибуло-вегетативные реакции.

Вестибуло-сенсорные реакции. Специфическая сенсорная функция вестибулярного анализатора заключается в формировании ощущений относительно положения и перемещения нашего тела. Эти ощущения не столь разнообразны, как зрительные и слуховые, но биологически достаточно существенны. Их весьма трудно описать, но каждому очень хорошо знакомы те ощущения, которые возникают при увеличении

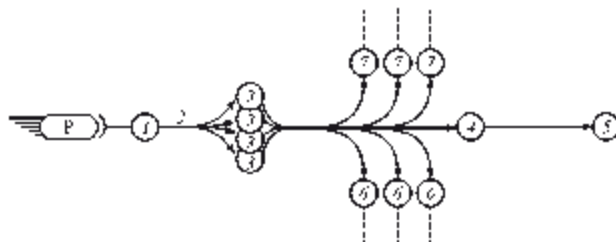


Рис. 70. Схема связей вестибулярного анализатора:

P – рецептор; 1 – вестибулярный ганглий; 2 – вестибулярный нерв; 3 – вестибулярные ядра; 4 – зрительный бутор; 5 – височная кора; 6 – вегетативные ядра; 7 – двигательные ядра

или уменьшении скорости автомобиля, при начале движения лифта (вверх или вниз), на виражах и, наконец, даже при вращении во время игр или танцев. Всем известно, что эти ощущения достаточно точно отражают те изменения, которые происходят с нашим телом относительно какого-либо исходного положения.

Своеобразным сенсорным феноменом вестибулярного анализатора является так называемая иллюзия противовращения, возникающая после остановки вращательного движения тела. Это ощущение, очевидно, также знакомо очень многим. Необходимо заметить, что нейрофизиологические механизмы его происхождения остаются пока еще плохо понятными, так как его нельзя в полной мере отождествить с последовательными образами, характерными для сенсорной деятельности.

Абсолютную чувствительность вестибулярного анализатора характеризуют минимальными, т. е. пороговыми величинами воспринимаемых факторов. Для углового ускорения порог составляет $0,015-0,05 \text{ рад/с}^2$, для прямолинейного — $2-20 \text{ см/с}^2$, при наклонах головы пороговая величина равна около 1° , при наклонах в сторону и при наклонах вперед и назад — $1,5-2^\circ$. Центробежная сила воспринимается при ее значениях $0,005-0,01 g$.

Как и в случае других афферентных систем, чувствительность вестибулярного анализатора весьма высока и позволяет улавливать самые незначительные изменения в положении тела в целом или головы. Так, например, в определенных условиях мы воспринимаем колебания головы, обусловленные пульсацией крови. Очень хорошо мы ощущаем также тряски и вибрации, встречающиеся в быту и при езде на городском транспорте в самых благоприятных условиях.

Существенное значение в поддержании постоянной готовности нашей вестибулярной сенсорной системы имеет ее низкая адаптируемость, т. е. специфические ощущения сохраняются практически на протяжении всей длительности действия раздражающего фактора, сколько бы долго оно не продолжалось, и абсолютная чувствительность при этом меняется мало.

Таким образом, ощущения, возникающие в результате функционирования вестибулярного анализатора, представляют собой субъективную оценку действующих на тело человека ускорений, центробежной и гравитационных сил. Они совершенно естественны и биологически целесообразны. Но их нельзя путать с неприятными ощущениями, которые возникают иногда у многих людей при воздействии комплекса факторов, связанного с передвижением в различных видах транспорта («болезнь движения»).

Если меняется привычное соотношение между различными субъективными ориентирами в пространстве, то это может привести к развитию своеобразных иллюзий. Ведущей при этом является афферентная импульсация с отолитового прибора. Так, например, очевидно, многие замечали, что при крутом вираже самолета линия горизонта и земная поверхность человеку представляются неестественно наклоненными в сторону. Возникающая в таком случае центробежная сила как бы заменяет, имитирует силу земного притяжения, что и приводит к кажущемуся искажению. Следует заметить, что иллюзии подобного рода сильно выражены у пассажиров, но не у пилотов. У них длительная практика «исправила» такие искажения и восстановила соответствие между ощущениями и реальной действительностью.

В своеобразной ситуации оказывается вестибулярный анализатор человека, когда исчезают привычные для него силы гравитации, т. е. в невесомости. О возникающих

при этом ощущения теперь все хорошо знают по прямым репортажам из космоса. Но необходимо помнить, что космос – пока удел избранных, а космонавты – люди, прошедшие специальный отбор и тренировку. И даже у них первый период пребывания в невесомости сопровождается определенными сенсорными расстройствами. Специальные эксперименты на животных показывают, что в таких условиях в начальный период весьма существенно меняется нервная импульсация в волокнах, отходящих от рецепторов отолитового прибора. Однако спустя некоторый промежуток времени как субъективные ощущения, так и объективные признаки возвращаются к исходному уровню.

Вестибуло-моторные реакции. Раздражители вестибулярного анализатора вместе с рассмотренными ощущениями обуславливают возникновение специфических рефлекторных реакций со стороны мышечной системы человека. Биологический смысл такого рода реакций заключается в перераспределении мышечного тонуса и двигательных актов. В частности, если во время вращения центробежная сила удаляет тело человека от центра вращения, то повышается тонус мышц на стороне, обращенной к центру, что препятствует такому отклонению. Понаблюдайте за своим поведением в момент начала движения лифта. Возникают так называемые лифтные реакции. При движении кабины вниз человек слегка приподнимается, как бы стремясь остаться в прежнем положении. При начале движения кабины вверх наблюдается двигательная реакция противоположного направления, но аналогичного биологического смысла. По такой же закономерности тело отклоняется назад при ускорении, направленном вперед, и вперед – при противоположном направлении ускорения. Правда, в таких случаях проявляет себя инерция покоя и движения, но изменение тонуса мышц является и в объективном физиологическом наблюдении. При вращательных и прямолинейных движениях возникает своеобразная глазодвигательная реакция. Это так называемый *нистагм*. Конкретный смысл данного слова (от греч. *nystagmos* – дремота) плохо связан с существом такой глазодвигательной реакции. Дело заключается в том, что во время сна наблюдаются быстрые движения глаз, которые, кстати говоря, являются признаком своеобразной стадии сна – парадоксального сна, практически всегда наблюдающегося в нормальных условиях. Однако при движении эта реакция направлена на сохранение фиксации глазом уходящих из поля зрения объектов. Вот поэтому у нистагма различают медленный компонент, по направлению совпадающий с направлением движения, и быстрый компонент, при помощи которого глаз возвращается в исходное положение.

При равномерном (прямолинейном или вращательном) движении нистагм возникает в том случае, если у человека глаза открыты и он наблюдает за окружающими предметами. Это – оптокинетический (зрительно-двигательный) нистагм, равно как и в том случае, когда человек неподвижен, но движутся рассматриваемые объекты. При вращении же человека с постоянной скоростью при закрытых глазах нистагм отсутствует, он появляется только вначале (положительное ускорение), при остановке (отрицательное ускорение) и некоторое время после нее. Это так называемые вращательный и послеवращательный нистагм. Непосредственный механизм его развития отличен от оптокинетического, хотя биологическое значение у них аналогичное. В менее выраженной форме, но по аналогичным закономерностям наблюдаются и движения головы. Однако они очень легко контролируются и подавляются произвольно.

Вестибуло-моторные реакции проявляются также и при наклонах головы. Они заключаются в перераспределении мышечного тонуса правой и левой (или передней и задней) сторон тела, сгибателей и разгибателей конечностей. Их значение состоит в сохранении устойчивого состояния при новом положении головы.

Все вестибуло-моторные реакции являются отражением функционирования связей между вестибулярными ядрами и двигательными центрами спинного и головного мозга, о которых говорилось ранее.

Вестибуло-вегетативные реакции. Именно они получили печальную известность, поскольку очень многим людям приходилось испытывать их во время качки на корабле, при «болтанке» самолета, на извилистых дорогах и в некоторых других ситуациях (укачивание, морская болезнь, болезнь движения). По своей сущности вестибуло-вегетативные реакции заключаются в изменении деятельности систем внутренних органов, особенно кровообращения, дыхания, пищеварения, потовых желез, в результате влияния прямолинейных и угловых ускорений, а также центробежной силы. Проявляются они также и в условиях невесомости, т. е. отсутствия привычных гравитационных воздействий.

Биологическое значение вестибуло-вегетативных реакций, как полагают, заключается в обеспечении повышенной мышечной активности, т. е. вестибуло-моторных реакций, которая отмечается в таких условиях. Однако их выраженность довольно часто бывает значительно больше, чем это требуется для обеспечения усиленного обмена веществ в работающих мышцах. В таких случаях говорят о повышенной вестибулярной чувствительности или вестибулярной неустойчивости. Поскольку это явление отнюдь не исключительное, а массовое, то можно полагать, что сильная выраженность вестибуло-вегетативных реакций обусловлена не вполне адекватным ответом на малоприятный раздражитель. Действительно, к влиянию больших ускорений эволюционно человек приспособлен мало, ведь транспортные средства – это приобретение уже последнего этапа развития человека. Вот поэтому можно думать, что на такие воздействия у человека нет закрепленных генетически, т. е. врожденных, адекватных реакций. Однако они могут приобретаться в результате индивидуальной тренировки. Поэтому, хотя большинство людей и подвержено болезни движения, большая часть из них при достаточно частом или длительном повторении соответствующих факторов привыкает к ним. Такое ослабление вестибуло-вегетативных реакций особенно эффективно при проведении специально направленных тренировок – качели, лопинг, батут и др.

Однако у некоторой, сравнительно небольшой части людей, несмотря на длительные и целенаправленные тренировки, необходимое привыкание не развивается. У них, помимо изменений деятельности внутренних органов, в таких условиях возникают очень неприятные ощущения головной боли, тошноты, головокружения, наблюдается снижение работоспособности, сонливость, уменьшение аппетита, а в выраженных случаях – рвота и ослабление деятельности сердечно-сосудистой системы. Но волевым усилием можно преодолеть и это, классический тому пример – адмирал Нельсон, который всю жизнь страдал морской болезнью.

Таким образом, с функционированием вестибулярного анализатора связаны биологически очень важные виды деятельности – ощущения положения и перемещения тела в пространстве, а также соответствующие им реакции со стороны скелетной мускулатуры и внутренних органов.

5. ВКУС

De gustibus semper disputandum est – в переводе с латинского это означает: «О вкусах всегда спорят». Вот так, немного переделав известную латинскую поговорку – «О вкусах не спорят», можно отразить очень большую субъективную индивидуальность вкусовых ощущений человека. С вкусовыми ощущениями мы сталкиваемся постоянно. Об одном и том же блюде или продукте один человек скажет, что это вкусно, а другой с ним не согласится. Более того, очевидно, все замечали, что даже один человек в разное время по-разному – вкусно и невкусно – оценит одно и то же блюдо. И если сложилась поговорка, что о вкусах не спорят (как в прямом, так и переносном смысле), то именно из-за трудности, а порой невозможности прийти к единому мнению при оценке.

Тем не менее современная психофизиология и нейрофизиология стремятся расшифровать и объяснить природу ощущений, возникающих при функционировании вкусового анализатора. Это тем более существенно, что вкусовые ощущения связаны с такими состояниями и процессами, как аппетит, пищевая возбудимость, чувство сытости и голода, и зависимыми от них процессами пищеварения.

Мы уже привыкли, что анализаторы воспринимают и «расшифровывают» биологически значимые в процессе эволюции человека раздражители. С этой точки зрения понятно, что очень важно оценивать любое вещество, попавшее в рот, как пригодное для питания, так и отвергаемое. Очевидно, практически нет безвкусных веществ. Даже дистиллированная вода вызывает определенные ощущения. Словом «безвкусный» в быту мы чаще обозначаем вещества с неопределенным или даже несколько неприятным вкусом.

Вместе с тем, если попытаться перечислить наши вкусовые ощущения, то получается практически бесконечный список иногда с очень неконкретными и сугубо индивидуальными обозначениями. Вот поэтому издавна предпринимались попытки найти «элементарные» составляющие, из которых можно было бы получить любое сложное вкусовое ощущение. Было достаточно много таких предложений. Одна из первых классификаций принадлежит М. В. Ломоносову (1752), который писал: «Главные из более отчетливых вкусовых ощущений такие: 1) вкус кислый, как в уксусе; 2) едкий, как в винном спирте; 3) сладкий, как в меде; 4) горький, как в смоле; 5) соленый, как в соли; 6) острый, как в дикой редьке; 7) кисловатый, как в незрелых плодах. Которые из них простые, которые сложные, можно будет объяснить не раньше, чем когда известна будет природа начал».

В настоящее время подавляющим большинством исследователей признается, что имеются четыре элементарных вкусовых ощущения: кислое, горькое, сладкое и соленое, как это представлено на так называемой пирамиде вкусов, предложенной в начале века немецким исследователем Г. Хеннингом (рис. 71).

Согласно точке зрения этого исследователя, а она была подтверждена многими экспе-

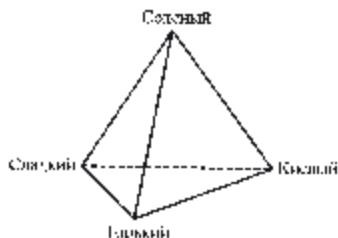


Рис. 71. «Пирамида вкусов» Хеннинга

риментами, любой вкус может быть получен, если смешать в необходимой пропорции три из четырех возможных первичных вкусов. Отсюда следует, что смешанные вкусы могут быть представлены положением точки на одной из поверхностей символической «пирамиды вкусов». Расстояние точки от углов определяет соотношение смешанного вкуса с первичным (т. е. какая доля каждого из них требуется для того, чтобы получить нужную «смесь»). Нет таких веществ, вкус которых можно было бы получить, смешав все четыре первичных вкуса, поэтому ни один вкус не окажется внутри пирамиды, вне образующей ее поверхности.

Одним из традиционных, но не решенных полностью до настоящего времени является вопрос о связи химической природы вещества и производимого им вкусового ощущения. Такая связь кажется всем весьма очевидной. Но вместе с тем установить достаточно строгое соответствие вкуса с какой-либо химической или физической характеристикой вещества пока не удается. Найдено, что кислые вещества представлены в основном кислотами (кроме очень слабых кислот, например карболовой). Однако интенсивность кислого ощущения зависит не только от концентрации водородных ионов, но также и от анионов. И характер этой зависимости очень неопределенный. Соленым вкусом в чистом виде обладает только хлористый натрий, никакие другие хлориды, как никакие другие натриевые соединения, не дают такого ощущения. Сладкими являются сахара, спирты, альдегиды, кетоны, амиды, эфиры, аминокислоты, а также некоторые соли бериллия и свинца. Горький вкус представлен самыми разнообразными веществами – это соли калия, магния, аммония, а также органические соединения – хинин, кофеин, стрихнин, никотин и др.

Уже один этот перечень достаточно наглядно демонстрирует отсутствие четкой корреляции вкусовых ощущений как с химической природой вещества, так и с их биологической значимостью для питания. Можно думать, что в процессе эволюции животного мира складывались очень сложные взаимоотношения с различными неорганическими и органическими соединениями, имевшими, может быть, даже различное биологическое значение для разных видов или на разных этапах эволюции. Во всяком случае, это один из нерешенных сложных и важных вопросов эволюционной физиологии.

Далее рассмотрим, как функционируют структуры, обеспечивающие восприятие вкусовых раздражителей, т. е. вкусовой анализатор.

Вкусовые рецепторы. Рецепторами вкусового анализатора являются специализированные эпителиальные клетки, входящие в состав так называемых вкусовых лукович, показанных на рис. 72. Каждая такая луковича содержит несколько рецепторных и опорных клеток и соединяется с поверхностью через вкусовую пору. Внутри луковичи находится специфическая жидкость, которая омывает клеточные элементы. Вкусовые луковичи расположены на сосочках языка, а также в значительно меньших количествах в слизистой нёба, глотки, гортани, миндалин, нёбной занавески.

Наблюдается достаточно выраженная специализация сосочков по восприятию различных вкусовых веществ. К сладкому наиболее чувствителен кончик языка, горькому – корень, кислому – края, соленому – кончик и края. Однако в условиях специального эксперимента рецепторы одного сосочка удается возбудить веществами различной вкусовой модальности, но величины порогов (выражаемых концентрацией) оказываются при этом различными.



Рис. 72. Строение вкусовой луковицы:

1 – вкусовая пора; 2 – опорная клетка; 3 – рецепторная клетка; 4 – нервные волокна

Вкусовые рецепторные клетки представляют собой очень своеобразные структуры. Живут они сравнительно недолго, меняя при этом и место расположения, и нервные связи, и форму, и свойства. Их замечательной особенностью является способность приходить в состояние возбуждения под влиянием вкусовых веществ. Непременным условием возникновения вкусового ощущения является растворение на поверхности языка исследуемого вещества. В этом убедиться очень легко. Если поверхность языка тщательно осушить фильтровальной бумагой и положить кусочек сахара или кристаллик поваренной соли, то мы почувствуем только прикосновение. Специфическое вкусовое ощущение в таких условиях не возникает до тех пор, пока не будет растворено хотя бы мельчайшее количество этого вещества.

На сегодняшний день еще нет окончательной ясности, как именно взаимодействуют рецепторы и молекулы веществ. Задача заключается в том, чтобы расшифровать механизмы специфической чувствительности, например, к сладким или горьким веществам при очень большом разнообразии их химического строения. В частности, тонкие химические исследования на уровне одной клетки привели к созданию *ферментативной гипотезы вкуса*. Согласно этой гипотезе различные вкусовые вещества избирательно подавляют или активируют определенные ферменты, катализируя специфические процессы в рецепторной клетке. Хорошо обоснованная *адсорбционная гипотеза* предполагает, что начальным этапом вкусовой рецепции является адсорбция молекулы вещества на специализированных участках белковой цепи, связанной с мембраной рецептора. Вполне вероятно сочетание этих механизмов в виде последовательных этапов, первый из которых является физико-химическим (адсорбция на мембране микроворсинки рецепторной клетки), а последующие – ферментативными.

Несмотря на то что до сих пор ученым не удалось расшифровать механизмы взаимодействия между молекулой вещества и рецепторными структурами, безусловным

является то, что в результате такого процесса развивается возбуждение рецепторной клетки, сопровождающееся специфическими биохимическими и биоэлектрическими явлениями, которые в свою очередь обуславливают возбуждение в последующих звеньях вкусового анализатора.

Проводящие пути и центры вкусового анализатора. Строение вкусового анализатора в основном соответствует принципиальной структуре афферентных систем, представляя собой нейрональную цепочку, соединяющую рецепторы с корковыми вкусовыми центрами. Воспринимающие клетки вкусовой луковицы через синапс контактируют с отростками периферических сенсорных нейронов. В отличие от рассмотренных ранее анализаторов данное звено во вкусовой сенсорной системе представлено волокнами, идущими в составе трех нервов – тройничного, лицевого и языкоглоточного.

Имеется определенное разделение зон, иннервируемых различными нервами. Так, в частности, от вкусовых луковиц передних двух третей языка отходят волокна, идущие в составе язычного нерва (ветвь тройничного нерва) и так называемой барабанной струны (ветви лицевого нерва). От задней трети языка, миндалин, твердого неба и глотки вкусовые импульсы поступают по языкоглоточному нерву. Эти волокна через ядра ромбовидного мозга переходят на противоположную сторону и в составе так называемой медиальной петли среднего мозга направляются к ядрам зрительного бугра и оттуда в кору головного мозга. Пока еще нет окончательной ясности, в каких именно участках коры находится представительство вкусового анализатора, однако имеются данные, что со вкусовой чувствительностью связан нижний отдел центральной извилины и некоторые другие области коры. Эти пути показаны на рис. 73.

Представленная схема отражает только те связи, которые имеют непосредственное отношение к формированию вкусовых ощущений. Однако значение вкусовой афферентной системы более широкое, поскольку она является также началом очень выраженных и чрезвычайно важных в жизнедеятельности нашего организма рефлексов, оказывает влияние на пищеварительный тракт, а также другие внутренние органы.

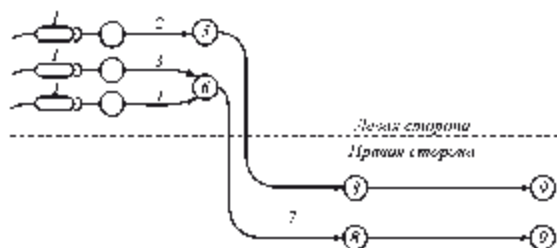


Рис. 73. Структура вкусового анализатора:

1 – вкусовые рецепторы; 2 – язычный нерв; 3 – лицевой нерв; 4 – языкоглоточный нерв; 5 – ядро тройничного нерва; 6 – ядро языкоглоточного нерва; 7 – медиальная петля; 8 – ядра зрительного бугра; 9 – корковые центры

Вкусовые афферентные пути подходят и к неспецифическим системам мозга – ретикулярной формации, которая в результате таких раздражений оказывает общетоническое влияние на центральную нервную систему. С такими влияниями мы в нашей повседневной жизни сталкиваемся достаточно часто, каждый не раз убеждался, что один из лучших способов снять сонливость – пососать конфету или съесть что-нибудь вкусное.

Психофизиология вкусового анализатора. Как и другие органы чувств, вкусовой анализатор характеризуется рядом признаков, отражающих зависимость наших вкусовых ощущений от параметров химических раздражителей и условий их воздействия.

Абсолютную вкусовую чувствительность, как правило, характеризуют пороговой концентрацией веществ, при нанесении которых на всю поверхность языка возникают соответствующие вкусовые ощущения. Такими минимальными концентрациями для сахара является $0,01 \text{ моль/м}^3$, хлористого натрия – $0,05 \text{ моль/м}^3$, соляной кислоты – $0,0007 \text{ моль/м}^3$, солянокислого хинина – $0,0000001 \text{ моль/м}^3$. Эти цифры достаточно демонстративно говорят о высокой абсолютной чувствительности органа вкуса.

Необходимо заметить, что величина порога существенно зависит от температуры раствора. Самая высокая чувствительность оказывается при температуре около 37°C , т. е. при нормальной температуре человеческого тела. При более высоких и более низких температурах отмечается, как правило, снижение чувствительности, и при 0°C наблюдается резкое уменьшение чувствительности ко всем вкусовым веществам.

Вкусовой анализатор обладает также достаточно выраженной дифференциальной чувствительностью, т. е. способностью различать интенсивность следующих один после другого с достаточным интервалом раздражителей. Однако величины разностных порогов колеблются в зависимости от исходной концентрации и вида вещества в весьма широком диапазоне, составляя от 5 до 50 %.

Во вкусовой системе очень выражены следовые процессы. Каждый хорошо знает, что вкусовое ощущение исчезает значительно позже после прекращения действия раздражителя даже при споласкивании рта водой. Этот период можно резко сократить, если воздействовать другим раздражителем. Вот поэтому, если горькое на вкус лекарство запивать водой, то горький вкус сохраняется достаточно долго, но если после этого пожевать кусочек хлеба, то горький вкус исчезнет гораздо быстрее.

В наших вкусовых ощущениях мы нередко сталкиваемся с явлением адаптации. При длительном соприкосновении какого-либо вкусового вещества с поверхностью языка вкус его постепенно становится менее отчетливым, и в конце концов оно может показаться безвкусным. Возьмите в рот кусочек сахара. При совершенно неподвижном языке (а это необходимое условие для адаптации) сладкий вкус ощущается в течение короткого промежутка времени, потом остается только неприятное чувство раздражения языка посторонним предметом. Но стоит переместить кусочек сахара на другой участок языка, как сладкий вкус возникает вновь. По этой же причине хорошо посоленный суп представляет человеку пресным, если он перед этим ел селедку. Быстрее всего происходит адаптация к сладким и соленным веществам, гораздо медленнее – к горьким и кислым.

Своеобразное явление представляет собой так называемый вкусовой контраст, заключающийся в усилении одних вкусовых ощущений после действия других. Эта осо-

бенность нашего вкуса известна практически всем. Нередко приходилось наблюдать, например, что вкус сладкого вещества становится гораздо интенсивнее, если перед этим во рту было что-нибудь соленое. Даже дистиллированная вода кажется сладковатой после того, как рот был сполоснут раствором поваренной соли. В свою очередь сладкие вещества повышают чувствительность к кислому.

Особое место в явлениях вкусового контраста занимают горечи, которые обостряют чувствительность практически ко всем другим веществам. Вот поэтому академик И. П. Павлов (1897), рассматривая случаи снижения вкусовой чувствительности, писал: «Требуется энергичный удар по вкусовому аппарату для того, чтобы могли ожить сильные и нормальные вкусовые ощущения, и, как говорит опыт, всего скорее в этом отношении достигают резкие неприятные вкусовые раздражения».

В нашей реальной жизни мы гораздо чаще сталкиваемся со сложными вкусовыми ощущениями, чем с элементарными вкусами. Их разнообразие практически бесконечно. Сколько кулинаров трудится, чтобы создать оригинальный, неповторимый вкус блюда! Такое разнообразие обусловлено не только многочисленными возможными вариантами смешения элементарных вкусов, но и участием других афферентных систем в формировании сложного вкусового ощущения. Ведь действительно, всякое реальное пищевое вещество воспринимается не только вкусовыми рецепторами, но также при помощи органа обоняния, тактильной, температурной и даже иногда болевой чувствительности. Это и обуславливает сложность и неповторимость наших вкусовых ощущений в каждом конкретном условиях.

Очень хорошо понятно, что вкусовые ощущения имеют прямое отношение к питанию, процессам пищеварения. Поэтому и неудивительно, что характер вкусовых ощущений может меняться в зависимости от того, сыт человек или голоден. Голод по своей биологической сущности представляет своеобразный комплекс ощущений, который обусловлен недостатком в организме пищевых веществ, израсходованием их. Это состояние связано с функционированием определенных структур промежуточного мозга, расположенных в гипоталамусе (подбурье). Голод, в частности, выражается в повышении пищевой возбудимости и обострении вкусовых ощущений, делая их очень приятными. И наоборот, чувство сытости сопровождается снижением пищевой возбудимости, ослаблением вкусовых ощущений и нередко изменением отношения человека к ним – из приятных они становятся индифферентными или даже неприятными.

Таким образом, вкусовые ощущения человека представляют собой следствие очень сложного комплекса физико-химических, нейрофизиологических и психофизиологических процессов, имеющие исключительную биологическую значимость в нашей жизни. Но природа их еще таит очень много загадок, что и порождает многочисленные споры по этому поводу.

6. ОБОНЯНИЕ

Запахи – это тоже целый мир. Вполне вероятно, что многие читатели могут удивиться этой фразе. И не без оснований! Потому что в обонятельной чувствительности видовые индивидуальные различия выражены более, чем в любой другой сенсорной системе. Есть люди, совершенно здоровые, у которых практически полностью отсутствуют или выражены крайне слабо обонятельные ощущения. Для многих лиц запа-

хи не имеют существенного значения для ориентировки во внешнем мире. Но вместе с тем мы нередко встречаемся и с очень развитой обонятельной чувствительностью, о таких людях иногда говорят, что у них «собачий» нюх. Такое сравнение не случайно, потому что у собак, особенно у восточно-европейской овчарки, обоняние отличается чрезвычайной по сравнению с человеком чувствительностью.

Уже эти сведения позволяют нам полагать, что в жизни человека запахи и их восприятие играют меньшую роль по сравнению с ощущениями, связанными с другими органами чувств. Однако они все же являются практически постоянными спутниками нашей жизни, и для большинства людей трудно представить мир без характерных запахов. Необходимо заметить, что в отличие от человека для многих животных запахи имеют трудно переоцененное значение в поиске пищи, избегании врагов, в своеобразной связи между различными особями одного вида, в осуществлении других очень жизненно важных форм реагирования на предметы и явления внешнего мира. Это относится к насекомым, многим видам рыб, земноводным, многим млекопитающим. Обоняние – один из древнейших видов чувствительности. Однако у человека с его великолепно развитыми органами зрения и слуха обонятельная чувствительность в обычных условиях приобрела второстепенное значение для получения информации о внешнем мире и ориентировки в нем.

Прежде чем говорить о механизмах и свойствах этого вида чувствительности, необходимо установить, что же является возбудителем такого рода ощущений. Запах – это субъективный образ одного из явлений реальной действительности, заключающегося в воздействии молекул летучих веществ на орган обоняния. Это определение в полной мере применимо к человеку и другим наземным животным. Однако уже отмечалось, что обонятельной чувствительностью обладают и обитатели водной среды – рыбы, земноводные. В этом случае запахи связаны с восприятием молекул веществ, растворенных в воде. Если учесть, что практически нет совершенно не испаряющихся или совершенно нерастворимых веществ, то можно говорить о большей или меньшей концентрации таких веществ в соответствующей среде. Данное обстоятельство оказывается достаточно существенным в возбуждении органа обоняния. Существенным, но не единственным, потому что очень большое значение имеет химическая структура летучего вещества, индивидуальные особенности человека, а также условия воздействия. Очевидно, поэтому практически невозможно удовлетворительно объяснить, почему одни вещества обладают запахом, а другие – нет. Будет, наверное, правильнее говорить о различной интенсивности возникающих ощущений у человека. Это тем более так, что очень многие не улавливаемые человеком запахи очень хорошо воспринимаются некоторыми животными.

Очень часто, даже в большей части случаев, обонятельную чувствительность рассматривают вместе со вкусовой на том основании, что обе они представляют собой хеморецептивные афферентные системы. Однако при этом нельзя забывать, что биологическое значение вкусового и обонятельного анализаторов различно. При помощи органа вкуса люди и животные оценивают, по существу, пригодность или непригодность вещества для питания. Запахи же являются сигналами несравненно более широкого круга явлений, и они обуславливают очень разнообразные эмоциональные, поведенческие и вегетативные реакции, в том числе (но не на первом месте) и поиск пищевых веществ.

Как уже отмечалось, для многих животных сигнализация запахом играет основную роль в получении информации о внешнем мире. У человека эта функция в значительной степени редуцирована, но не утрачена полностью. В случаях, когда человек лишен способности ориентироваться при помощи зрения и слуха, обонятельная чувствительность вместе с тактильной приобретают первостепенное значение в обеспечении контакта человека с внешним миром. Так, в частности, широко известен пример с О. И. Скороходовой, которая в детские годы стала слепоглухонемой. Однако целенаправленная, но труднейшая тренировка и обучение позволили ей остаться полноценным человеком. В своей получившей широкую популярность книге «Как я воспринимаю и представляю окружающий мир» она, в частности, пишет: «Я слишком привыкла к тому, что целиком руковожусь обонянием и осязанием, и потому все, что я воспринимаю из окружающей среды, кажется мне таким же обычным, как если бы я воспринимала посредством зрения и слуха». В 1961 г. О. И. Скороходова стала кандидатом педагогических наук.

Р. Х. Райт, автор замечательной переведенной в нашей стране книги «Наука о запахах», отмечает: «У слепых ощущение запаха бывает порой настолько сильно развито, что служит прекрасным дополнением к слуху и осязанию, и странно, что медики не уделяют должного внимания развитию у них обоняния».

Таким образом, совершенно очевидно, что в общебиологическом аспекте обонятельная чувствительность имеет трудно переоцененное значение в связи организма с внешним миром. Хотя в обычных условиях для человека этот вид связи и утратил свое ведущее значение, но физиология обоняния таит в себе столько неразгаданных тайн, что продолжает интенсивно привлекать к себе интерес исследователей.

Строение обонятельного анализатора. Обонятельная сенсорная система устроена необычно, заметно отличаясь от других анализаторов. Это своеобразие заключается в том, что весь афферентный путь представлен практически двумя звеньями. Периферическая часть обонятельного анализатора у человека расположена на слизистой обонятельной области носа, которая занимает среднюю часть верхней носовой раковины и соответствующий ей участок слизистой оболочки носовой перегородки (рис. 74).

Обонятельный эпителий включает рецепторные клетки, которые относятся к наиболее древним сенсорным элементам. Эти клетки выполняют функцию как трансформации энергии раздражителя в нервное возбуждение, так и передачи этого возбуждения к обонятельному центру – так называемой обонятельной луковице. Между рецепторными клетками находятся опорные и базальные клетки, а также боуменовы железы, вырабатывающие слизистый секрет.

Отростки рецепторных клеток, т. е. по существу аксоны, не образуют обособленного нервного ствола, а в виде многочисленных (до 20) коротких и тонких обонятельных нитей проходят через отверстия одной из костей черепа (решетчатой кости) к обонятельным луковицам мозга. Обонятельные луковицы лежат у человека на основании лобных долей. Они построены по типу корковых центров со сложным расположением элементов и поэтому могут рассматриваться как корковые структуры. Вместе с тем обонятельные луковицы имеют многочисленные связи с другими отделами головного мозга, которые можно рассматривать как вторичные обонятельные центры, с деятельностью которых связано разнообразное – физиологическое и психологическое – реагирование на запаховые вещества.

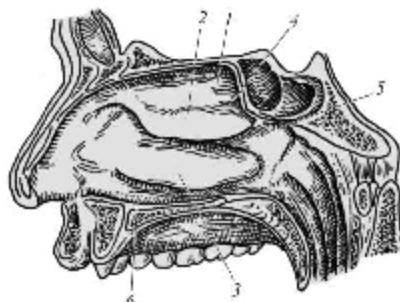


Рис. 74. Схема строения носовой полости:

1, 2, 3 – соответственно верхняя, средняя и нижняя носовые раковины; 4, 5, 6 – верхний, средний и нижний носовые ходы

Обонятельная рецепция. Обонятельные (рецепторные) клетки (рис. 75) имеют веретеновидную форму и снабжены, помимо центрального, коротким периферическим отростком, заканчивающимся на поверхности рецепторного слоя специфическим утолщением – обонятельной булавой.

Несмотря на различный уровень филогенетического развития, отличия в среде обитания и неодинаковое значение обоняния в жизни различных позвоночных животных, обязательной структурой воспринимающих обонятельных клеток являются волоски. Эти волоски погружены в жидкую среду, продуцируемую боуменовыми железами. Кроме того, можно отметить короткие пальцевидные выросты цитоплазмы – микровиллы.

Интересно сопоставить количество обонятельных клеток у животных с различной степенью развития обоняния. Так, у человека их число составляет около 10 млн, у кролика – 100 млн, а у восточно-европейской овчарки – более 220 млн.

Первичные процессы обонятельной рецепции совершаются, по всей очевидности, в волосках обонятельных клеток. Для возбуждения рецептора требуется непосредственный контакт с молекулой пахуче-

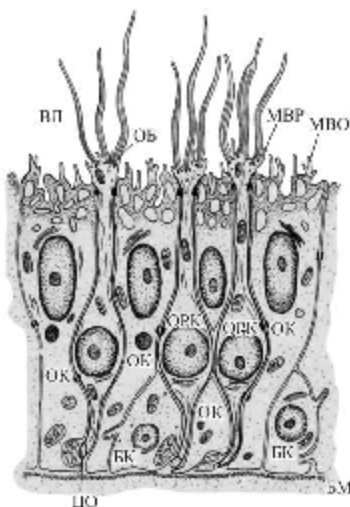


Рис. 75. Схема строения обонятельного эпителия по данным электронной микроскопии:

ВЛ – обонятельные волоски; МВР – микровиллы рецепторных клеток; МВО – микровиллы опорных клеток; ОБ – обонятельная булавка; ОРК – обонятельная рецепторная клетка; БК – бикальная клетка; ОК – опорная клетка; ЦО – центральный отросток обонятельной клетки; БМ – базальная мембрана

го вещества. Некоторые исследователи полагают, что эти молекулы, адсорбируясь на небольшом участке мембраны обонятельного рецептора, вызывают локальное изменение ее проницаемости для отдельных ионов. В результате развивается рецепторный потенциал – начальный этап нервного возбуждения. Предпринималось очень много попыток установить зависимость между строением молекулы пахучего вещества и параметрами рецепторного потенциала, а также особенностями строения рецепторной клетки. Однако одна за другой появляющиеся теории, несмотря на их изящество, кажущуюся на первый взгляд логичность и убедительность, не выдерживали проверки временем. Вопрос остается открытым по своей принципиальной сущности и в настоящее время.

Психофизиология обонятельных ощущений. Задача не из легких! Ведь при этом мы должны полностью полагаться только на самоотчет исследуемого. Для оценки абсолютной чувствительности чаще всего используется число молекул в 1 м³ или в 50 см³ воздуха (считается, что на один «нюх» у человека расходуется около 50 см³). Обращают на себя внимание очень резкие колебания величин порогов для различных веществ, для различных индивидуумов и для различных видов животных. В качестве примера могут служить пороговые концентрации сильно пахнущих веществ (число молекул в 1 м³ воздуха) для собаки и человека (табл. 8).

Таблица 8

Пороговые концентрации сильно пахнущих веществ

Вещество	Пороговая концентрация	
	Собака	Человек
Уксусная кислота	$2 \cdot 10^5$	$5 \cdot 10^{13}$
Масляная кислота	$9 \cdot 10^3$	$7 \cdot 10^8$
Этилмеркаптан	$2 \cdot 10^5$	$4 \cdot 10^8$
Альфа-ионон*	$1 \cdot 10^5$	$3 \cdot 10^8$

* Альфа- и бета-иононы представляют собой широкоизвестные душистые вещества, используемые в парфюмерной и пищевой промышленности.

Пахучие вещества могут быть в виде газа, пара, тумана (жидких частиц), пыли и дыма. Считают, что обонятельное раздражение производят только те вещества, молекулярный вес которых лежит между 17 (аммиак) и 300 (алкалоиды – азотсодержащие органические соединения природного, преимущественно растительного происхождения, обладающие свойствами оснований и физиологической активностью – *одориэкторы*). Для этих веществ характерно, что у них насыщены не все атомные связи молекул. Полагают, что качество запаха зависит от присутствия в пахучей молекуле особых атомных групп, в частности – гидроксильной, карбоксильной, альдегидной нитрогруппы и др.

Механизмом, который несколько повышает чувствительность, является, по бытовой терминологии, «принюхивание». В состоянии спокойного дыхания воздух в основном идет через нижний и средний носовые ходы, минуя обонятельную область. Конечно, при высоких концентрациях летучих веществ молекулы их попадают

и в верхний носовой ход, вызывая соответствующие ощущения. Если же концентрация находится на пороге различения, то во время «принюхивания», т. е. усиленного вдоха или нескольких коротких энергичных вдохов, воздух проходит и через верхний носовой ход, возбуждая обонятельные рецепторы.

С давних времен предпринимались многочисленные попытки классифицировать многообразный мир запахов. Эти попытки не прекратились и в настоящее время. Однако, к сожалению, приходится констатировать, что единство мнений по этому вопросу пока не достигнуто. Наибольшей популярностью пользуется классификация, разработанная еще в 1925 г. голландским исследователем Г. Цваардемакером. По его мнению, запахи можно разделить на следующие классы и подклассы:

- 1) класс эфирных запахов (многие простые и сложные эфиры, ацетон, хлороформ и др.);
- 2) класс ароматических запахов, который включает пять подклассов: камфарные (камфара и др.), пряные (звенол и др.), анисовые (ментол и др.), лимонные (гераниол и др.), миндальные (бензальдегид и др.);
- 3) класс цветочных (бальзамных) запахов. Включает три подкласса (представители подклассов: фенилэтиловый спирт, иононон, ванилин);
- 4) класс амбро-мускусных запахов (тринитробутилтолуол и др.);
- 5) класс чесночных запахов, включает три подкласса (представители подклассов: сероводород, триметиламин, йод);
- 6) класс приторелых запахов (бензол, фенол, анилин и др.);
- 7) класс каприловых запахов (каприловая кислота и др.);
- 8) класс отталкивающих запахов (пиридин, хинолин и др.);
- 9) класс тошнотворных запахов (индол, скатол).

Внимательный читатель, очевидно, заметит, сколь легко найти недостатки у этой классификации, равно как для многих окажутся неизвестными приводимые в качестве примера химические вещества, при помощи которых, по существу, характеризуются запахи. Вот поэтому классификация запахов – вряд ли решенный окончательно вопрос.

Не менее сложной оказалась проблема первичных, или «элементарных», запахов, из которых путем смешения можно было бы получить любые или хотя бы большинство встречающихся в природе естественных запахов. Ни одна из предложенных систем не выдержала критики. Исследования, поиски продолжаются. Кажущаяся совершенно очевидной зависимость характера обонятельных ощущений от химической структуры молекул летучего вещества экспериментальной проверкой не подтверждается. Это означает, что химические или физические свойства вещества, обуславливающие его запах, по существу, не раскрыты...

Обонятельный анализатор характеризуется очень высоким дифференциальным порогом, который составляет 30–60 %. Это означает, что наш орган обоняния обладает гораздо меньшей способностью различать интенсивности раздражителей, чем при помощи зрения, слуха, вкуса и т. д. Вместе с тем полный диапазон воспринимаемых концентраций может охватывать 12 порядков.

Чувствительность обоняния к одному и тому же запаху может быть весьма различной и колебаться в широких пределах в зависимости от внешних причин (влажности, температуры, движения воздуха, т. е. причин, влияющих на интенсивность испарения).

Вот поэтому наиболее остро обонятельные ощущения воспринимаются весной и летом, особенно в теплую влажную погоду. В пожилом возрасте обоняние снижается

в связи с ослаблением деятельности желез, выделяющих слизь. При насморке вследствие набухания в слизистой молекулы пахучего вещества могут вообще не достигать обонятельной области полости носа, что приводит к временному исчезновению способности чувствовать запахи. Во время беременности иногда извращается восприятие отдельных запахов.

При исследовании чувствительности органа обоняния выявляют: 1) минимальную концентрацию различных пахучих веществ, способную вызвать обонятельное ощущение (*одорометрия* – измерение запахов); 2) чувствительность к определенным запахам одного и того же человека при разных условиях или разных людей при одинаковых условиях (*ольфактометрия*, или измерение остроты обоняния); 3) способность различать разные запахи.

Для обонятельного анализатора характерна адаптация, в результате которой чувствительность к запаху снижается при его длительном действии, и притом настолько, что человек перестает его ощущать, даже если это довольно неприятный запах. И наоборот, чувствительность восстанавливается, когда запахи отсутствуют. Но и здесь мы сталкиваемся со многими загадками. Адаптация к различным веществам неодинакова. Наблюдается перекрестная адаптация, когда воздействие одного летучего вещества меняет чувствительность к другому, но по непонятным закономерностям.

Обонятельной чувствительности присущи также и некоторые другие психофизиологические свойства – сенсibilизация, подавление одного запаха другим, слияние и компенсация запахов, двусторонность. Они хорошо известны феноменологически, в быту, но механизм их пока в должной мере не расшифрован.

7. ОСЯЗАНИЕ

Можно ли ориентироваться на осяз? По всей вероятности, большинство читателей ответит на этот вопрос положительно. Ведь каждому приходилось пробираться по коридору или по комнате в почти полной темноте, и если даже при этом нет никаких звуковых или обонятельных ориентиров, то, соблюдая определенную осторожность и терпение, можно без всякого риска достичь необходимой цели, если это даже не очень хорошо знакомое помещение. Взяв в руки, мы узнаем большинство из известных нам предметов, не глядя на них. И аналогичных примеров очень много.

Такая способность человека обусловлена довольно хорошим развитием осязания, или тактильной чувствительности, связанной с функционированием афферентных систем, начинающихся в рецепторах кожи. Отсюда и название – *кожный анализатор*. Однако деятельность кожного анализатора дает ощущения двух видов – тактильных и температурных, разделить их как по структурным, так и по функциональным признакам полностью не удается. Данное обстоятельство с учетом общности в биологической значимости этих двух афферентных систем и позволяет объединить их в кожный анализатор. Но чтобы разобраться, как возникают тактильные и температурные ощущения, мы их рассмотрим все-таки отдельно.

Важно отметить, что осязание как способ контакта с внешним миром и получения информации о нем играет без преувеличения исключительную роль, потому что во взаимодействии с другими видами ощущений, и прежде всего со зрением, осязание послужило основой для формирования у человека целостных представлений об окру-

жающих предметах и развития способности к трудовой деятельности. Вот поэтому отец русской физиологии И. М. Сеченов, основываясь на всестороннем сравнительном анализе осязания и зрения, назвал осязание «чувством, параллельным зрению». При потере зрения и слуха при помощи тактильной чувствительности можно научить человека читать с использованием специального шрифта (рельефный точечный шрифт Брайля), а это сразу делает принципиально неограниченными возможности человека познавать мир, и доказательство тому – сама жизнь, многочисленные случаи из медицинской и педагогической практики.

Осязание, или тактильная чувствительность, обусловлено функционированием механочувствительных афферентных систем кожного анализатора. Рассмотрим их строение и свойства.

Тактильные раздражители и тактильные рецепторы. Источником тактильных ощущений являются механические воздействия в виде прикосновения, давления и вибрации.

Такие психофизические характеристики тактильных ощущений связаны как с параметрами раздражителя, так и со свойствами рецепторных структур. В частности, ощущение давления представляет собой субъективный эквивалент восприятия силы медленно адаптирующимися рецепторами. Ощущение прикосновения представляет собой «интерпретацию» восприятия скорости механического воздействия быстроадаптирующимися рецепторами. А вибрация связана с функционированием рецепторов – датчиков ускорения, т. е. очень быстро адаптирующихся рецепторов. При этом воздействия с частотой менее 20 Гц воспринимаются как отдельные, при частотах от 20 до 60 Гц – плавное дрожание. Когда же частота превышает 60 Гц, то развивается слитное ощущение при амплитуде менее 1 мкм.

Тактильные рецепторы весьма многочисленные и разнообразны по форме. На рис. 76 показано их строение и расположение в коже.

В коже нервных окончаний очень много, и распределены они весьма неравномерно. Особенно много их в пальцах рук, ладонях, подошвах, губах, половых органах. Это

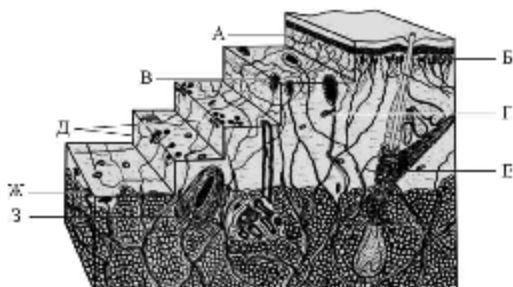


Рис. 76. Схематическое изображение иннервации и рецепторов кожи:

А – свободные нервные окончания; Б – диски Меркеля; В – тельца Мейснера; Г – сплетение нервных волокон с разветвлениями кровеносных сосудов; Д – колбы Краузе; Е – нервно-сплетенное волосяной сумки; Ж – тельца Рuffini; З – тельца Пачини

и обеспечивает указанным областям более высокую по сравнению с другими участками чувствительность. Очень много нервных окончаний заложено в волосяных фолликулах.

Не все из приведенных на рис. 76 рецепторных образований связаны с тактильной чувствительностью. И поэтому к настоящему времени нет единой точки зрения относительно первичных механизмов восприятия. Рассматриваются две противоположные возможности – специфичности рецепторов или специфичности раздражителя. Однако постепенно накапливаются данные, позволяющие объединить эти две точки зрения. Многие исследователи в настоящее время считают, что дифференциальная кожная чувствительность обусловлена различным действием стимулов разной природы на одни и те же афферентные структуры, т. е. в основе специфической чувствительности кожи лежит пространственное и временное распределение нервных импульсов – эквивалентов возбуждения в совокупности афферентных волокон, связанных с окончаниями, которые могут представлять сходными.

Считается, что прикосновение и давление воспринимаются нервными сплетениями вокруг волосяных фолликулов, свободными нервными окончаниями, тельцами Мейснера и Пачини, дисками Меркеля. Все эти рецепторы представляют собой окончания отростков периферических сенсорных нейронов. Нервные окончания могут быть как свободными, так и с различными вспомогательными структурами, что и определяет их разнообразие.

Как мы уже отметили, многие из рецепторных образований механически связаны с кожными волосками, что значительно повышает их чувствительность. Это объясняется тем, что волоски играют роль рычага, увеличивая интенсивность воздействия на рецепторные структуры. Сбривание волос значительно уменьшает тактильную чувствительность. В общем виде механизм возбуждения тактильных рецепторов можно представить следующим образом. Механический стимул вызывает деформацию нервного окончания, что сопровождается растяжением поверхностной мембраны, уменьшением ее электрического сопротивления и увеличением проницаемости для некоторых ионов (Na^+ , K^+ , Cl^- и др.). Это приводит к возникновению ионных токов и как следствие – рецепторного и генераторного потенциалов, обуславливающих появление распространяющихся пиковых потенциалов действия, т. е. нервных импульсов.

А с чем же связано дифференцирование прикосновения и давления? Это зависит от адаптационных способностей рецепторов. Те из них, у которых такое свойство выражено хорошо, т. е. они реагируют только на изменение интенсивности стимула, связаны с кратковременным ощущением – прикосновением, даже когда это длительно давящий стимул. Медленно адаптирующиеся рецепторы посылают импульсы даже при длительном действии механического раздражителя. Они обеспечивают ощущение длительности давления.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТАКТИЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ

Возбуждение, несущее информацию о тактильных раздражителях, передается в центральную нервную систему и в конце концов в ее высший отдел – кору головного мозга, где и формируются специфические субъективные ощущения. Нетрудно заметить, что рецепторная площадь осязания несравненно больше, чем у других органов

чувств, в буквальном смысле – это вся поверхность нашего тела, т. е. не только кожа, но и слизистые оболочки, и роговица, и даже волосы. Может быть, это обусловит большое разнообразие в строении проводящих путей тактильной чувствительности? Нет! Они, естественно, многочисленны, но подчиняются общей закономерности. Афферентные пути со всех участков тела через спинной и задний мозг сходятся в область зрительного бугра, а оттуда – в заднюю центральную извилину коры головного мозга и некоторые другие ее участки. Это так называемые соматосенсорные зоны.

В осязательных афферентных системах различают три пути. Рецептивные поля первого из них очень велики, покрывают все тело и часто неспецифичны. С функционированием этой части тактильной сенсорной системы связана генерализованная, т. е. охватывающая очень широкие кожные покровы, чувствительность. Рецептивные же поля клеток второго пути невелики и обладают гораздо большей специфичностью как в отношении чувствительности к различным раздражителям, так и в соответствующих им ощущениях. Есть основание полагать, что первая из этих сенсорных систем в эволюционном отношении более древняя, она обеспечивает неспецифическое реагирование на различные раздражители. Третья же делает возможным тонкий дифференцированный анализ.

В настоящее время в тактильной чувствительности выделяют три афферентных канала (рис. 77).

Первый из них (А) характеризуется большими рецептивными полями, слабой дифференцированной чувствительностью, высокими порогами, низкой скоростью проведения. Рецепторы представлены свободными нервными окончаниями.

Второй (Б) начинается с инкапсулированных нервных окончаний, имеет малые рецептивные поля, низкие пороги, выраженную дискриминацию сигналов, толстые волокна, высокую скорость проведения.

Третий обеспечивает пространственную кожную чувствительность (узнавание предметов на ощупь). По строению он аналогичен варианту Б, но характеризуется



Рис. 77. Афферентные пути тактильной чувствительности:

А – низкодифференцированная чувствительность. Б – высокодифференцированная чувствительность. 1 – рецепторы; 2 – спинномозговой узел; 3 – нейроны задних рогов спинного мозга; 4 – центральные и парацентральные ядра зрительного бугра; 5 – поясная извилина, I и II соматосенсорные зоны; 6 – тонкое и клиновидное ядра продолговатого мозга; 7 – вентральное ядро таламуса; 8 – постцентральной извилина. Штриховая линия разделяет правую и левую половины ЦНС

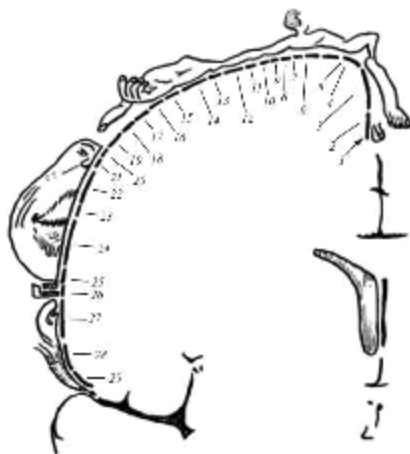


Рис. 78. Расположение в соматосенсорной зоне коры больших полушарий проекций различных частей тела:

1 – половые органы; 2 – пальцы; 3 – ступня; 4 – голень; 5 – бедро; 6 – туловище; 7 – шея; 8 – голова; 9 – плечо; 10 – локтевой сустав; 11 – локоть; 12 – предплечье; 13 – запястье; 14 – кисть; 15 – мизинец; 16 – безымянный палец; 17 – средний палец; 18 – указательный палец; 19 – большой палец; 20 – глаз; 21 – нос; 22 – лицо; 23 – верхняя губа; 24 – нижняя губа; 25 – подбородок; 26 – зубы, десны, челюсть; 27 – язык; 28 – глотка; 29 – внутренние органы

самыми толстыми волокнами, самой высокой скоростью проведения, заканчивается в верхней теменной доле.

Очень интересным является то обстоятельство, что на поверхность коры проецируется поверхность тела. Но эта проекция весьма своеобразна. Наибольшие площади занимают те участки кожи, которые имеют более тонко дифференцированную тактильную чувствительность, т. е. пальцы, кисти, лицо, губы. Можно даже определить достаточно четко границы таких проекций. При этом получается своеобразная фигура (*гомокулус Пенфилда*, нейрохирург, описавший эту фигуру, США), показанная на рис. 78. На нем размеры частей тела соответствуют размерам сенсорного представительства.

Весьма существенной является способность человека очень точно относить (локализовать) все ощущения прикосновения и давления к определенному месту кожи. Такая способность является не врожденной, а вырабатывается в процессе жизненного опыта и во взаимодействии с другими органами чувств, главным образом, зрением и мышечным чувством (о котором речь впереди). В этом можно легко убедиться посредством знаменитого опыта Аристотеля. Если к маленькому шарiku прикоснуться перекрещенными указательным и средним пальцами, то возникает ощущение прикосновения к двум шарикам. И действительно, наш повседневный опыт учит, что внутренней стороной указательного пальца и наружной среднего одновременно могут касаться только два разных шарика.

На основании сигналов, получаемых по кожному анализатору (тактильная и температурная чувствительность), совместно с проприоцепцией у человека формируется *схема тела* – сложная форма восприятия, которая заключается в формировании образа собственного тела и пространственного соотношения его частей. Это один из важнейших компонентов анализа пространства. Он обеспечивается сочетанным функционированием двух систем: кинестетической (при участии таламо-паритетальной ассоциативной системы) и мнестической (память), обеспечивающей хранение статического образа. У человека схема тела формируется в течение первых 6–7 лет жизни и осуществляется только при усвоении понятий «правое-левое».

На разных местах кожи тактильная чувствительность развита неодинаково. Это можно легко определить, если прикасаться к разным местам тела кисточкой. В одних будет достаточно самого легкого прикосновения, в других оно совсем не будет ощущаться. Порог раздражения самых чувствительных участков равен 50 мг, а в наименее чувствительных он достигает 10 г. Самая высокая чувствительность – в области губ, носа, языка, а наименьшая – на спине, подошвах стопы, животе.

Для осознания характерно и пространственное ощущение. Оно заключается в способности различать, воспринимать как отдельные две одновременно раздражаемые точки. Попробуйте на разных участках тела найти наименьшее расстояние между двумя одновременно раздражаемыми точками, при котором возникает ощущение двойного воздействия. Это и будет порог пространства кожной чувствительности. Вы убедитесь, что такие пороги на различных частях поверхности тела очень различаются. Сравните полученные вами данные с рис. 79.

Если читатель был внимателен, когда знакомился с первыми главами, то для него будет очевидным, что различие в величинах порогов пространства обусловлено различием в размерах рецептивных полей. Сравните с остротой зрения или критической полосой слуха.

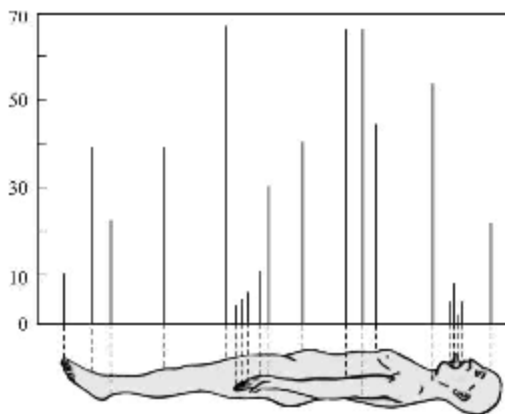


Рис. 79. Величина порогов пространственного различения на разных участках тела человека

Понятно, что тактильная чувствительность имеет определенное биологическое значение для всей поверхности тела. Однако первостепенным является осязание руками и взаимодействие рук в процессе осязания. Специальными экспериментами установлено, что способность к узнаванию правой и левой руки неодинакова, что обозначают как функциональную сенсорную асимметрию. Предложите кому-либо из ваших знакомых на ощупь узнавать предметы правой и левой рукой, и вы убедитесь, что при этом будет затрачиваться неодинаковое время. Замечено, что правши не только быстрее и точнее выполняют работу правой рукой, но лучше и опознают предметы на ощупь этой же рукой. Причина заключается, опять же, в гораздо большем опыте правой конечности, т. е. сенсорная асимметрия, по всей вероятности, представляет собой следствие двигательной асимметрии.

Наверное, каждый по своему опыту знает, что тактильное опознавание предмета наиболее успешно, когда оно производится двумя руками, или бимануально. И дело совсем не в том, что используется большая поверхность. Наоборот, замечено, что при бимануальном ощупывании человек использует правую и левую руку попеременно. Причина кроется скорее в том, что в таких условиях человек «осматривает» предмет как бы с двух сторон. Можно даже говорить о том, что в нашем сознании для многих предметов обихода существуют тактильные образы от правой и левой руки. Соединение этих образов, т. е. ассоциативная функция головного мозга, и позволяет узнавать предметы и быстрее, и точнее.

Таким образом, осязательная чувствительность, с одной стороны, является одним из наиболее древних видов чувствительности и очень хорошо развита у многих животных, и с другой стороны, она сыграла заметную роль в формировании всей сенсорной сферы человека.

8. ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

С терминами «тепло» и «холодно» у нас связаны совершенно конкретные ощущения. Практически не сомневаясь, любой из нас может дать вполне однозначную оценку – тепло ли ему или холодно. Но вместе с тем не нужно особой наблюдательности, чтобы заметить, что эта оценка очень субъективна. Один и те же температурные условия различными людьми оцениваются по-разному. Даже один и тот же человек, но в различные моменты времени иной раз дает неодинаковую оценку одним и тем же условиям температуры внешней среды. И уж, конечно, достаточно трудно на основе своих субъективных ощущений оценить параметры внешней среды, которые имеют отношение к температурным ощущениям.

Поскольку наш организм представляет собой замечательный термостат, т. е. удерживает свою температуру в очень ограниченных рамках, то именно в целях поддержания этого постоянства должны меняться процессы теплопродукции и теплоотдачи в зависимости от температуры окружающей среды и других условий, влияющих на состояние теплового баланса. И надо заметить, что эти термостатические механизмы работают великолепно. Не без помощи, конечно, технических приспособлений (одежда и некоторые другие), но температура тела сохраняется постоянной (35–37 °C) при колебаниях температуры внешней среды в диапазоне более 100 °C. Понятно, что такая совершенная регуляция постоянства температуры тела возможна только при способ-

ности очень тонко улавливать колебания температуры как внутренней, так и окружающей среды.

Эта способность, т. е. способность воспринимать параметры тепловой обстановки, формировать соответствующие субъективные ощущения и терморегуляционные реакции, осуществляется благодаря очень хорошо развитой тонкой температурной чувствительности.

Температурную сенсорную систему обычно рассматривают как часть кожного анализатора, и для того имеются достаточные основания. Во-первых, рецепторы этой афферентной системы расположены в коже. Во-вторых, они, как показывают многие исследователи, не могут быть отделены от рецепторов тактильных. И в-третьих, проводящие пути и центры тактильной и температурной чувствительности также значительно совпадают. Однако это совсем не означает, что имеется сходство и в ощущениях. Совсем нет, тактильная и температурная чувствительность совершенно четко различаются субъективно, равно как и по некоторым объективным показателям – условно-рефлекторному и электрофизиологическому.

Термочувствительностью обладают и специфические сенсорные каналы, входящие в состав интероцептивного анализатора, о чем речь пойдет несколько ниже. Взаимодействие наружной и внутренней терморепреции, осуществляемое в структурах промежуточного мозга, влияет на характеристику субъективных ощущений и на механизмы поддержания температуры тела.

Восприятие температурных раздражителей. Еще в конце XVIII в. было очень убедительно показано существование в коже участков, избирательно чувствительных к действию тепла и холода. Расположены они очень неравномерно. Более всего их на лице, особенно на губах и веках. И эта особенность локализации присуща не только человеку, но и очень многим животным, распространяясь также в определенной степени и на тактильную чувствительность. Ученые полагают, что высокую чувствительность кожных рецепторов в лицевой части головы следует поставить в связь с общим филогенетическим ходом развития головного конца тела и соответствующих нервно-рефлекторных аппаратов. Описан даже своеобразный рефлекс на раздражение рецепторов этого участка тела, так называемый *Wind- und Wetter reflex* (рефлекс на ветер и погоду).

Специальными исследованиями найдено, что общее число точек холода на всей поверхности тела около 250 000, а тепла – только 30 000. Не так легко установить, какими рецепторами воспринимаются температурные раздражители, ведь в коже много чувствительных элементов, раздражение которых приводит к ощущениям прикосновения, давления и даже боли. Изучение времени реакции на тепловые и холодовые воздействия и сравнение полученных данных с теплопроводностью кожи позволило прийти к заключению, что тепловые рецепторы залегают на глубине около 0,3 мм, а холодовые – 0,17 мм. Эти рассчитанные величины оказались в очень хорошем соответствии со средней глубиной расположения нервных окончаний типа телец Руффини и концевых колб Краузе, показанных на рис. 76. Вот поэтому широко распространено мнение, что именно они и являются температурными рецепторами. Показано, что раздражение телец Руффини приводит к ощущению тепла, а колб Краузе – холода. Вместе с тем найдено, что к температурному воздействию оказались чувствительны и участки кожи, в которых находились только свободные нервные окончания. Из этого следует, что вопрос о кожных температурных рецепторах нельзя считать решенным окончательно.

Более четкими являются факты, полученные при электрофизиологическом исследовании нервных волокон, несущих афферентную импульсацию от температурных рецепторов. И по характеру этой импульсации можно опосредованно судить о свойствах рецепторов. В частности, оказалось, что в состоянии температурного равновесия, т. е. при стабильной температуре, терморецепторы посылают свои разряды с некоторой постоянной частотой, зависящей от абсолютной температуры. При этом с тепловыми ощущениями связаны волокна, реагирующие на изменения температур в диапазоне от 20 до 50 °С. Максимальная частота импульсации наблюдается у них при 38 + 43 °С. Холодовые волокна «работают» при температурах 10 + 41 °С с максимумом при 15 + 34 °С. При температуре менее 10 °С холодовые рецепторы и соответствующие им волокна блокируются, т. е. практически они перестают функционировать.

Можно считать, что в некотором диапазоне снижение температуры приводит к усилению импульсации в холодовых рецепторах и ослаблению в тепловых. При повышении наблюдается противоположное явление – усиление импульсации в тепловых рецепторах и ослабление в холодовых.

Необходимо заметить, что как холодовые, так и тепловые рецепторные структуры адаптируются очень слабо. Это означает, что при длительном действии постоянной температуры, а точнее говоря, при неизменной температуре самих рецепторов сохраняется неизменной частота посылаемых ими импульсов. Вполне удастся даже обнаружить функциональную зависимость между этими двумя показателями – температурой и импульсацией. Отсюда следует очень важное для понимания физиологии терморегуляции положение – тепловые и холодовые рецепторы являются датчиками абсолютной температуры, а не ее относительных изменений. Однако каждый хорошо знает, что, если судить по нашим ощущениям, то мы гораздо лучше воспринимаем как раз относительные изменения температуры. И это свидетельствует о более сложных нейрофизиологических механизмах ощущения по сравнению с рецепторным актом.

Изменения кожной температуры на 0,2 °С оказывается уже достаточным, чтобы вызвать значительные изменения импульсной активности холодовых и тепловых волокон, что находится в хорошем соответствии с порогом температурного чувства у человека.

В настоящее время, к сожалению, пока почти ничего нельзя сказать о механизме первичного рецепторного акта, т. е. каким образом происходит трансформация температурного воздействия в процессе нервного возбуждения. По этому поводу, в отличие от других рецепторных структур, по существу, даже нет каких-либо оснований на фактах предположений. Трудность заключается, прежде всего, в том, что в рецепторах не обнаружены микроструктуры, с функционированием которых можно было бы связать восприятие температурного фактора. Но наука в поиске...

Психофизиология терморепреции. Афферентные сигналы, возникшие в результате функционирования терморецепторов, проходят сложный путь к высшим сенсорным центрам. Структура этой афферентной системы практически не имеет каких-либо принципиальных отклонений от рассмотренной нами вначале общей схемы строения анализаторов. Как уже отмечалось, термочувствительные рецепторы представляют собой окончания отростков первых расположенных вне центральной нервной системы нервных клеток. Их вторые отростки входят в спинной мозг, где контактируют со вторым нейроном. Отсюда начинается длинный путь, проводящий информацию к ядрам

зрительного бугра – коллектора почти всех афферентных систем, а оттуда – в кору головного мозга. Кортиковой проекцией термочувствительной афферентной системы является задняя центральная извилина, т. е. область, с которой связана и тактильная чувствительность. Здесь и формируются специфические субъективные образы.

Основой для формирования ощущений, естественно, являются параметры афферентной импульсации, приходящей в центральную нервную систему от тепловых и холодовых рецепторов, в общем виде эту зависимость можно представить следующим образом. Усиление импульсации от тепловых рецепторов и ослабление от холодовых дает ощущение тепла, в то время как усиление импульсации по холодовым и ослабление по тепловым волокнам дает ощущение холода.

Однако специальные психофизические эксперименты показывают, что способность ощущать температуру зависит от нескольких факторов – абсолютной внутренней температуры, скорости ее изменения, исследуемой области, ее площади, длительности температурного воздействия и др. Понятно, что сочетание этих факторов может быть самым разнообразным. Отсюда термочувствительные ощущения человека несравненно богаче, чем афферентация, посылаемая единичным терморецептором. В высших центрах происходит интеграция сигналов, приходящих от большого количества как тепловых, так и холодовых рецепторов (рис. 80).

Для температурной чувствительности характерна хорошо выраженная адаптация. Сравните, на рецепторном уровне адаптация практически отсутствует. С этой психофизиологической особенностью мы сталкиваемся повседневно. Вода, которая нам кажется сначала горячей, если в ней держать руку или ногу, спустя некоторое время, всего несколько минут, становится значительно «прохладнее», хотя температура ее при этом остается практически неизменной. Вспомните, когда в жаркий летний день вы входите в воду реки, озера, моря, то первое ощущение «холодно» быстро сменяется на «слегка прохладно» или даже «нейтрально».

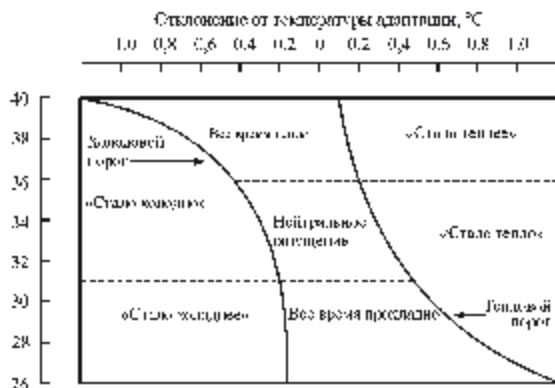


Рис. 80. Зависимость тепловых ощущений от величины адаптирующей температуры и отклонений от нее

Близким по своим механизмам к адаптации является температурный контраст, с которым мы сталкиваемся также очень часто. Сделаем очень простой, но достаточно убедительный опыт. Заполним три цилиндра водой разной температуры. Левую руку поместим в сосуд, где температура воды 20 °С, а правую – в воду 40 °С. Наши ощущения будут совершенно отчетливы – слева «прохладно», справа – «тепло». Через 2–3 мин обе руки поместим в цилиндр с водой при температуре 30 °С. Теперь для левой руки будет «тепло», а для правой – «холодно». Однако через несколько десятков секунд ощущения выравниваются в результате явления адаптации. И аналогичных примеров очень много.

Иногда нарушение взаимодействия между тепловыми и холодowymi афферентными потоками может привести к некоторым парадоксальным ощущениям. Пример тому – парадоксальное ощущение холода. Вспомните, когда вы быстро залезаете в ванну с горячей водой (при ее температуре выше 45 °С), нередко возникает ощущение холода, вплоть до того, что кожа становится «гусиной». Этот факт несложно объяснить, поскольку холодные рецепторы расположены поверхностно, и именно они принимают «первый удар». Более того, электрофизиологическими экспериментами обнаружено, что при таком резком повышении температуры в холодных рецепторах происходит усиление импульсации – а это ведь сигнал холода.

Как нами уже установлено, афферентная импульсация от терморецепторов зависит от внутрикожной температуры. Степень же и скорость ее изменения определяются направлением, интенсивностью и скоростью теплового потока. Эти параметры в свою очередь зависят не только от температуры объектов, с которыми мы контактируем, но и от их теплоемкости, теплопроводности, массы. В этом мы можем легко убедиться, если сравним наши ощущения, когда держим в руках металлический, деревянный и пенопластовый предметы при одной и той же комнатной температуре. Металлический предмет будет нам казаться прохладным, деревянный – нейтральным, а пенопластовый – даже слегка теплым. В первом случае тепловой поток будет направлен от кожи и, следовательно, приведет к снижению внутрикожной температуры, в третьем случае мы столкнемся с противоположным явлением, а во втором – с промежуточным.

По той же самой причине один и тот же предмет (лучше металлический) при температуре около 30 °С кожей шеи и лица будет восприниматься как холодноватый, а пальцами стопы – как тепловатый. Дело в том, что в результате особенностей терморегуляции человеческого организма наши кожные покровы в разных местах тела имеют различную температуру, как это показано на рис. 81, что, естественно, отражается на температурной чувствительности этих участков.

Уже отмечалось, что человек способен различать разницу температур до 0,2 °С. Диапазон воспринимаемых внутрикожных температур составляет от 10 до 44,5 °С. Обратите внимание – *внутрикожных*. При температурах менее 10 °С наступает холодовая блокада температурных и иных модальностей волокон. На этом, кстати, основан один из способов обезболивания (как это не совсем точно называют – «замораживания»). При температурах же выше 44,5 °С на смену ощущению «горячо» приходит ощущение «больно». Это нельзя смешивать с температурами предметов, с которыми соприкасается человек, диапазон их несравненно больше. Однако характер ощущений в конечном итоге будет определяться изменениями внутрикожной температуры.

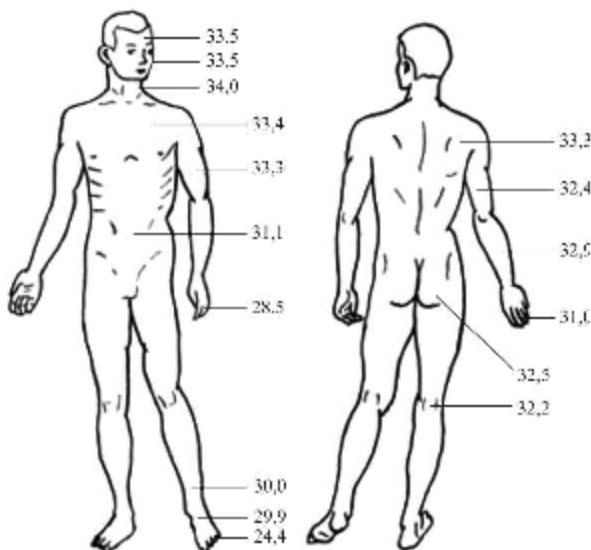


Рис. 81. Температура различных участков поверхности тела человека (°C)

Кожная температурная чувствительность обеспечивает восприятие внешних тепловых воздействий и биологически адекватное реагирование на них. Естественно возникает вопрос – а как обстоит дело относительно восприятия и реагирования на внутреннюю температуру тела или, как называют специалисты, «ядра» тела? Вопрос закономерен, но ответить на него нелегко.

Хотя внутренняя температура тела отличается гораздо большим постоянством по сравнению с температурой кожных покровов, но и она претерпевает некоторые изменения даже в нормальных условиях. Например, при интенсивной и достаточно длительной физической нагрузке, кроме того, это возможно и часто случается при различных заболеваниях, иногда в результате перегревания. Оказывается, в нашем теле есть датчики температуры и у «ядра» тела. Специалистами получены данные, которые позволяют думать, что в гипоталамусе, а также в других отделах ЦНС и некоторых внутренних органов имеются либо терморецепторы, либо термочувствительные нервные клетки, которые реагируют на изменения температуры. И эта информация так же используется для выработки ответной терморегуляторной реакции организма.

А в чем же заключается это терморегуляторное реагирование? Необходимо вспомнить, что человек относится к теплокровным, или *гомойотермным*, животным. Это означает, что все биохимические процессы в нашем организме будут протекать в необходимом направлении и с необходимой интенсивностью только в очень узком

диапазоне температур «ядра» тела. На поддержание этого диапазона и направлены терморегуляционные реакции.

Тепловой баланс человека зависит от соотношения двух противоположных процессов – теплопродукции и теплоотдачи. Теплопродукция, или, как ее называют, химическая терморегуляция, заключается в образовании тепла при различных реакциях обмена веществ в организме. Теплоотдача, или физическая терморегуляция, представляет собой потерю тепла телом человека в результате теплопроводения, теплоизлучения и испарения.

Интенсивность теплопродукции и теплоотдачи регулируется в зависимости от температуры окружающей среды и «ядра» тела. При этом диапазон терморегуляторных изменений теплопродукции значительно меньше, чем теплоотдачи. Потому поддержание постоянства температуры тела достигается главным образом изменением интенсивности отдачи тепла. Для этого имеются очень эффективные приспособления, такие как потоотделение и изменение просвета подкожных сосудов (покраснение и побледнение кожи). Данные процессы достаточно сложны в своей организации и должны быть предметом отдельного специального разговора. Но запуск этих механизмов достигается в результате получения информации от термочувствительных структур, которые мы рассмотрели.

9. КИНЕСТЕТИЧЕСКАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ

Мышечная двигательная активность практически непрерывно сопровождает все проявления жизнедеятельности человека. Это совершенно понятно, когда речь идет о каких-либо физических упражнениях – как бытовых, так и специальных. Но не только в таких условиях. Когда человек спокойно стоит, сидит и даже лежит, его скелетная мускулатура не приходит в состояние полного покоя. Ведь каждое из названных положений представляет определенную позу, которая направлена на противодействие силе земного притяжения и поддержание определенного положения частей тела относительно друг друга. Более того, даже в состоянии глубокого естественного сна не происходит полного расслабления мышечного аппарата человека.

Принято различать два вида сокращений скелетных мышц – *фазические* и *тонические*. Первые из них представляют быстрое одновременное сокращение большей части мышечных волокон, в результате чего происходит выраженное укорочение мышцы, развитие напряжения и совершение работы. С такими видами сокращений все хорошо знакомы. Ведь движения рук, ног, головы, туловища совершаются именно благодаря такому роду активности. Тонические же сокращения представляют собой медленные, но длительные, попеременные сокращения отдельных групп мышечных волокон, благодаря чему развивается сравнительно небольшое, но постоянное укорочение мышцы в целом. Это состояние обозначают как *тонус мышц*. В зависимости от разнообразных факторов тонус может меняться. Более того, правильнее сказать, что он постоянно меняется, обеспечивая различные состояния человека. Тонус мышц, с одной стороны, является исходным уровнем, на котором развиваются фазические сокращения, а с другой стороны, он делает возможным сохранение той или иной позы человека. Именно в результате изменения тонуса мышц, перераспределения мышечного тонуса и происходит изменение позы человека, как это, например, мы рассматривали в случае воздействия различных вестибулярных раздражителей.

Итак, в любом состоянии человека происходит активная мышечная деятельность. Сопровождается ли она какими-либо ощущениями? Не торопитесь с ответом. Как это принято в физиологии, попытаемся ответить на этот вопрос экспериментально. Попросите вашего соседа добросовестно закрыть глаза, а затем придайте его руке любое положение. Для наглядности лучше такое, чтобы участвовали все суставы. После этого попросите этого человека, не открывая глаз, теперь уже самостоятельно придать второй руке такое же положение. Вы убедитесь, что это задание будет выполнено быстро, с большой точностью и без каких-либо затруднений. И этот немудреный опыт порождает очень сложный вопрос: «Как правая рука ведаёт, что делает левая?»

Давайте теперь проанализируем факт, который хорошо знаком каждому из повседневной жизни. Наверное, не раз случалось, находясь в неудобной позе, «отсесть» или «отлежать» ногу или руку. Такое состояние всегда сопровождается временным полным или частичным нарушением чувствительности. Обратите внимание – нарушением чувствительности. Вспомните, сколь неточными при этом становятся движения такой конечности и совершенно не удастся продублировать ее положение без контроля глаз на противоположной стороне. Из рассмотренных широко известных фактов логичным будет сделать, по крайней мере, два предположения. Во-первых, наши мышцы или, точнее, опорно-двигательный аппарат наделен чувствительностью. И, во-вторых, такой вид чувствительности необходим для координации мышечной деятельности.

Эти предположения, к которым мы пришли, анализируя наши повседневные наблюдения, явились предметом весьма многочисленных исследований. К настоящему времени уже накоплено достаточно и морфологических, и функциональных данных, позволяющих говорить о двигательном анализаторе как о совокупности нервно-рецепторных образований, воспринимающих состояние опорно-двигательного аппарата и обеспечивающих формирование соответствующих ощущений, сопровождающихся двигательными и вегетативными рефлексами. Иными словами, биологическая роль двигательного анализатора заключается в участии в обеспечении координации двигательной активности (как фазической, так и тонической) и снабжении работающих мышц необходимыми веществами.

Рецепторные образования двигательного анализатора. Нервные окончания в структурах опорно-двигательного аппарата весьма разнообразны по форме и механизмам функционирования. Они располагаются в мышцах, сухожилиях, связках, фасциях, надкостнице, тканях суставов. Здесь можно обнаружить рецепторные образования, встречающиеся и в других частях тела (в частности такие, какие рассматривались при описании тактильной и температурной чувствительности), а также и специализированные чувствительные структуры, присущие только двигательному анализатору. Их часто называют *проприорецепторы*, или *проприорецепторы*, а обусловленную ими чувствительность – проприоцептивной (проприорецептивной) чувствительностью.

Таковыми специфическими рецепторами опорно-двигательного аппарата являются *сухожильные органы Гольджи* и *мышечные веретена*. Оба эти вида чувствительных образований по механизму функционирования относятся к механорецепторам, т. е. воспринимающим механическую энергию, однако их конкретная роль в передаче информации неоднозначна.

Сухожильные органы Гольджи (описаны в 1880 г. выдающимся итальянским гистологом, лауреатом Нобелевской премии Камилло Гольджи) обычно располагают-

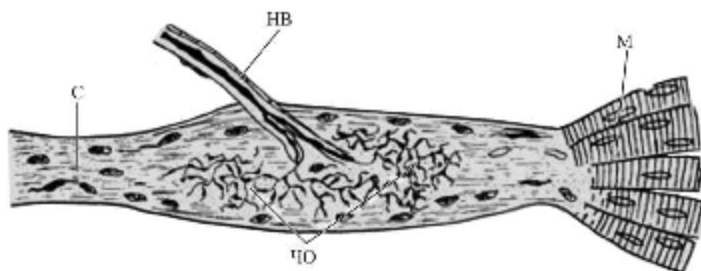


Рис. 82. Сухожильный орган Гольджи:

С – сухожилие; НВ – чувствительное нервное волокно; ЧО – его чувствительные окончания; М – мышечные волокна

ся в сухожилиях на границе мышечной и сухожильной тканей, в опорных участках капсул суставов и в суставных связках (рис. 82).

Из рисунка понятно, что это рецепторное образование расположено «последовательно» (по аналогии с электротехническими схемами) в цепи «мышца – сухожилие». Отсюда следует, что раздражение данного рецептора развивается тогда, когда возникает растяжение в этой цепи. Это, в частности, отмечается при наличии даже небольшого, т. е. тонического, сокращения мышцы. При фазическом сокращении степень возбуждения рецептора будет сильнее, и тем значительнее, чем интенсивнее сокращение. Наконец, при приложении какой-то внешней силы, растягивающей эту систему (вес самой мышцы, конечности, при переноске груза), возбуждение в рецепторах возрастает.

В естественных условиях, таким образом, аппарат Гольджи никогда не бывает в покое, но степень его возбуждения отражает интенсивность растяжения структуры, в которой он расположен. Для многих ситуаций такая способность является вполне достаточной, чтобы посылать в центральную нервную систему информацию, отражающую состояние опорно-двигательного аппарата.

Представим себе несколько абстрактную, но по своей принципиальной сущности реальную ситуацию (рис. 83).

На этой схеме показаны контуры костей коленного сустава человека, вычерченные на основании рентгенограмм. Пунктирные линии *a*, *b* и *c* соединяют произвольно выбранные точки, между которыми могут быть натянуты связки. Длина черных столбиков пропорциональна длине связок *a*, *b* и *c*. Если представить, что в этих связках расположены рецепторы растяжения типа органа Гольджи, то тогда можно считать, что длина столбиков отражает степень возбуждения нервных окончаний, заключенных в этих связках. Есть все основания полагать, что в рецепторных структурах такого рода первичный рецепторный акт, т. е. трансформация энергии внешнего раздражителя в процесс нервного возбуждения, осуществляется по общей принципиальной схеме. В таком случае можно представить, что высота столбиков

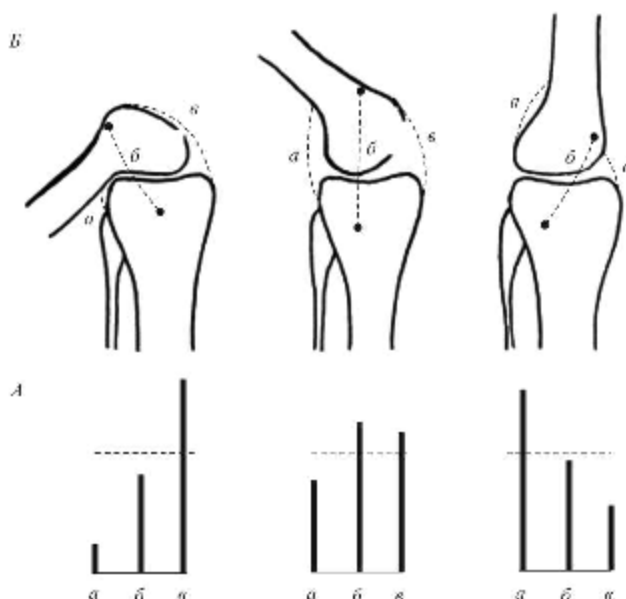


Рис. 83. Степень растяжения рецепторов (А) при различных положениях сустава (Б)

отражает амплитуду генераторного потенциала, а пунктирная горизонтальная линия – порог генерации потенциалов действия. Из этого следует, что в первом примере (максимальное сгибание) надпороговое возбуждение возникает только в рецепторах связки *а*, во втором примере (промежуточное положение) – *б* и *в*, а в третьем (максимальное разгибание) – только в рецепторах связки *а*. Таким образом, в каждом разобранным случае и во всех промежуточных, не рассмотренных для всякого определенного положения суставов, существует своя специфическая картина афферентной импульсации, поступающей от рецепторных структур в центры двигательного анализатора.

Вторым видом специфических рецепторных образований опорно-двигательного аппарата являются так называемые *мышечные веретена*, описанные еще в середине прошлого столетия. В условиях световой микроскопии они представляют собой вытянутые структуры, расширенные в середине за счет капсулы и напоминающие по форме веретена.

В отличие от органа Гольджи, соединенного последовательно между мышцей и сухожилием, мышечное веретено в этой цепи расположено параллельно. Это и определяет специфику условий, при которых возбуждается такой рецептор. Непосред-

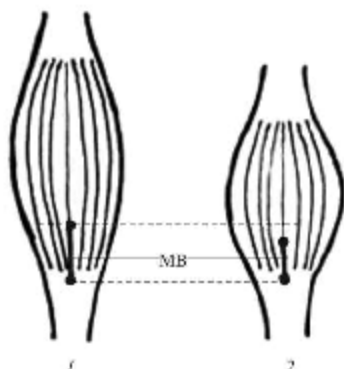


Рис. 84. Изменение степени растяжения мышечного веретена (MB) при расслаблении (1) и сокращении (2) мышцы

ственной причиной возбуждения мышечного веретена также является его растяжение (рис. 84).

Легко понять, что при сокращении мышцы точки прикрепления мышечного веретена сближаются, а при расслаблении – удаляются, т. е. мышечное веретено растягивается. Из этого следует, что данные рецепторные структуры возбуждаются во время расслабления мышцы, а степень их возбуждения будет пропорциональна степени расслабления. Мышечное веретено по своим физическим свойствам – весьма эластичное образование, вследствие чего даже при реально возможных максимальных сокращениях сохраняется некоторая степень растяжения его и, следовательно, некоторая степень возбуждения. Легко догадаться, что при искусственном механическом растяжении

сухожильно-мышечной структуры в мышечном веретене, так же как и в органе Гольджи, возбуждение будет усиливаться.

Наличие таких двух рецепторных образований позволяет получать тонко дифференцированную информацию о состоянии мышцы, т. е. степени ее сокращения, расслабления или растяжения (рис. 85). При расслабленном состоянии мышцы имеется редкая тоническая афферентная импульсация от сухожильных рецепторов Гольджи и усиленная – от мышечных веретен. При сокращении отмечается противоположное соотношение. При искусственном же растяжении афферентация усиливается от обоих

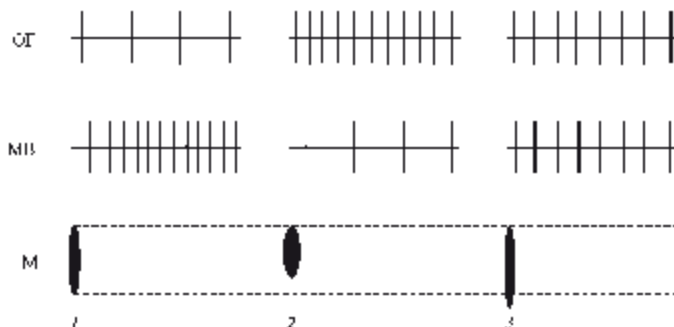


Рис. 85. Афферентная импульсация от органа Гольджи (ОГ) и мышечного веретена (МВ) при различных состояниях мышцы (М):

1 – расслабление; 2 – сокращение; 3 – растяжение

видов рецепторов. Таким образом, любое состояние мышцы находит отражение в характере импульсации от обоих видов рецепторов сухожильно-мышечных структур.

Рассмотрим более детально структуру и свойства мышечного веретена. Каждое мышечное веретено состоит, как правило, из нескольких так называемых интрафузальных мышечных волокон, в которых различают центральную часть и периферическую – мионевральную трубку. Существует два типа интрафузальных мышечных волокон: ЯС – волокна, у которых ядра сконцентрированы в центральной части в виде ядерной сумки, и ЯЦ – волокна с расположением ядер в виде ядерной цепочки (рис. 86).

Количество мышечных веретен и содержание в них интрафузальных мышечных волокон в различных мышцах неодинаково. Можно заметить, чем сложнее и тоньше выполняемая мышцей работа, тем больше в ней рецепторных образований. Полагают, что ЯЦ-волокна связаны с тонкокоординированной мышечной работой.

Интрафузальные мышечные волокна получают как чувствительную, так и двигательную иннервацию. Окончания чувствительных нервных волокон или оплетают в виде спирали центральную часть (первичные окончания), или располагаются в области миотрубки (вторичные окончания). Именно в этих нервных структурах и возникает афферентная импульсация, передаваемая в центральную нервную систему, в зависимости от степени растяжения волокна.

Роль двигательных волокон, подходящих к этим рецепторам, была раскрыта сравнительно недавно известным шведским (финского происхождения) ученым Нобелевским лауреатом (1967) Р. Гранитом. Дело заключается в том, что периферическая, мионевральная часть интрафузального мышечного волокна содержит в себе сократительные элементы из поперечнополосатых мышечных волокон (т. е. таких же, как и в обычных скелетных мышцах). При их сокращении длина интрафузального мышечного волокна, естественно, уменьшается. Если мы вновь обратимся к рис. 84, станет очевидным, что такое состояние мышечного веретена делает его более чув-

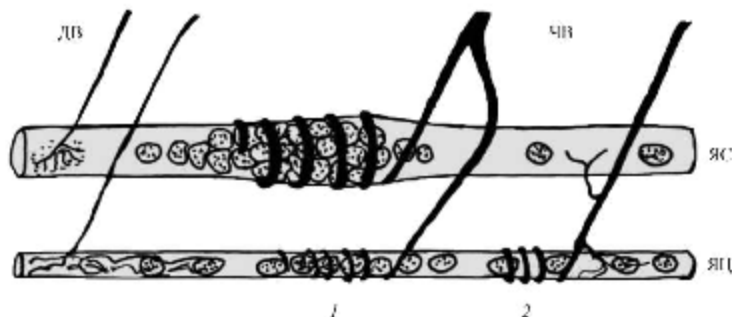


Рис. 86. Схема строения и иннервации двух типов (ЯС и ЯЦ) интрафузальных мышечных волокон:

ЧВ – чувствительные нервные волокна; ДВ – двигательные нервные волокна; 1, 2 – первичные и вторичные нервные окончания

ствительным к расслаблению мышцы. Таким образом, при помощи этих двигательных нервных волокон регулируется чувствительность мышечных веретен.

Работа рецепторного аппарата – только начальный этап в функционировании целостной афферентной системы. Поэтому рассмотрим строение и свойства других отделов двигательного анализатора.

Проводящие пути и центры двигательного анализатора. Всем хорошо известно, сколь велик мышечный аппарат человека. Соответственно этому столь же широко распространены рецепторные структуры. Нередко подходящие к ним чувствительные нервные волокна идут в составе нервов вместе с двигательными волокнами. Такие нервы иногда не совсем верно обозначают как двигательные. Практически же все нервы смешанные, т. е. содержат как двигательные, так и чувствительные волокна, но происхождение их различно. Двигательные волокна, иннервирующие скелетную мускулатуру, представляют собой отростки мотонейронов, расположенных всегда в центральной нервной системе. Они выходят из нее либо через передние корешки спинного мозга, либо в виде черепных нервов. Чувствительные же волокна, идущие к проприоцепторам, представляют собой отростки нейронов, расположенных всегда вне центральной нервной системы – в периферических нервных ганглиях. Вторые отростки этих нейронов идут уже в соответствующие образования спинного (главным образом) и головного мозга.

Последующий путь, как и у всех афферентных систем, достаточно сложен. Можно выделить несколько его направлений. Очень близко от места вхождения в ЦНС отмечается переключение через вставочные нейроны на двигательные нейроны. Это и есть рефлекторная дуга, принимающая участие в регуляции мышечного тонуса и некоторых фазических рефлексов.

Чисто сенсорный путь имеет переключение в продолговатом мозге, проходя через зрительный бугор, заканчивается в коре головного мозга. Интересно заметить, что у человека корковое представительство двигательного анализатора (т. е. чувствительная система) совпадает с корковыми двигательными структурами – передняя центральная извилина. Однако чувствительные пути идут также в соматосенсорную зону (задняя центральная извилина) и префронтальную кору. Но все это участки, имеющие непосредственное отношение к регуляции двигательной активности.

Помимо рассмотренного специфического сенсорного пути проприоцептивная импульсация попадает также в мозжечок, ретикулярную формацию, гипоталамус и некоторые другие структуры. Эти связи являются отражением роли данной импульсации в регуляции двигательной активности (как фазической, так и тонической) и деятельности внутренних органов. Последнее положение не должно вызывать удивление. Ведь всякая двигательная активность требует резкой интенсификации доставки кислорода, питательных веществ, удаления углекислого газа и других продуктов метаболизма. А для этого необходимо усиление деятельности практически всех систем внутренних органов – кровообращения, дыхания, выделения и др. Такая согласованность станет возможной, если в вегетативные центры (которые регулируют внутренние органы) будет поступать информация о состоянии мышц.

Психофизиологическая характеристика деятельности двигательного анализатора. Рассмотрим чисто сенсорную характеристику деятельности двигательного

анализатора. Абсолютную чувствительность этой афферентной системы измерить достаточно трудно. Принято судить о ней по некоторым косвенным признакам, в частности, по точности воспроизведения положения сустава и ощущению изменения его положения. Установлено, в частности, что самым чувствительным в таком смысле является плечевой сустав. Для него порог восприятия смещения при скорости $0,3^\circ/\text{с}$ составляет $0,22\text{--}0,42^\circ$. Наименее чувствительным оказался голеностопный сустав, у него порог составляет $1,15\text{--}1,30^\circ$. Для многих суставов человек с закрытыми глазами через $10\text{--}15\text{ с}$ воспроизводит положение с ошибкой около 3% .

Иногда для оценки чувствительности, в частности дифференциальной, двигательного анализатора используют величину едва различимой разницы в силе тяжести. В весьма широком диапазоне исследуемых значений эта величина близка к 3% .

Необходимо заметить, что именно эти данные и послужили одним из основных фактов, которые были использованы в первой половине XIX в. для формулировки основного психофизического закона (закона Вебера – Фехнера), который рассматривался выше.

Адаптация в двигательном анализаторе на рецепторном уровне выражена слабо. Благодаря этому афферентная импульсация от рецепторов длительное время не изменяется при неизменной степени его растяжения. Однако интегральная чувствительность сенсорной системы в целом меняется в зависимости от нагрузки на опорно-двигательный аппарат. Хорошо известна его тренируемость, что выражается в развитии очень тонкой двигательной координации соответствующих групп мышц у ювелиров, музыкантов, хирургов и т. п.

С полным основанием можно говорить об исключительной значимости двигательного анализатора в выработке у человека пространственных представлений о внешнем мире. Проприоцепция для человека является основой, можно даже сказать, абсолютным критерием удаленности и размеров предмета. Ведь действительно, чтобы сложилось первоначальное представление о расстоянии до предмета, его габаритах, необходимо это расстояние «отмерять» во время ходьбы или дотянуться рукой, осязать предмет. Неоднократные сочетания такого рода ощущений со зрительными, слуховыми, тактильными позволяют выработать способность оценивать расстояние и размеры только на основе работы зрительного, слухового, кожного анализаторов. Механизмы таких ощущений, естественно, имеют свои особенности, которые и рассматривались в соответствующих главах.

Постоянной и плохо восполнимой функцией двигательного анализатора является его участие в рефлекторном формировании мышечного тонуса. Человек всегда (за исключением условий космического полета) находится под воздействием силы земного притяжения. Под ее влиянием голова, туловище, конечности и суставы принимают определенное положение, а мышцы подвергаются некоторой степени растяжения. Все это, естественно, сопровождается раздражением рецепторов мышц, сухожилий, суставных структур. Отсюда следует, что от них в центральную нервную систему постоянно поступает афферентная импульсация той или иной интенсивности, а в ответ на нее рефлекторно поддерживается соответствующая степень тонического сокращения всех скелетных мышц. Такой тонус, с одной стороны, является базисом, на котором развиваются фазические сокращения, а с другой, обеспечивает поддержание той или иной адекватной позы.

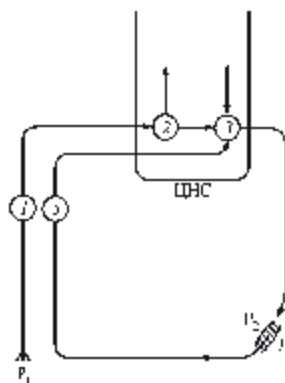


Рис. 87. Схема рефлекторного кольца двигательного рефлекса:

P_1 – экстерорецепторы;

P_2 – проприорецепторы;

1 – периферический чувствительный нейрон; 2 – вставочный нейрон;

3 – двигательный нейрон; 4 – мышца;

5 – проприоцептивный нейрон

Очень важной функцией двигательного анализатора является его участие в координации двигательных физических актов, что схематически показано на рис. 87.

На схеме помимо обычной рефлекторной дуги: рецептор – чувствительный нейрон – вставочный нейрон – двигательный нейрон – мышца – показан еще один чувствительный путь. Это и есть двигательный анализатор, передающий в центральную нервную систему информацию о состоянии мышцы, т. е. как мышца выполняет команды соответствующих центров. Отсюда и возникла очень удачная аналогия с обратной связью в технических системах автоматического регулирования. И, обратите внимание, теперь мы уже имеем дело не с рефлекторной дугой, а с рефлекторным кольцом. Замечательно то, что это не случайность, а проявление общей закономерности. Сейчас установлено, что практически все рефлекторные аппараты, и можно оказать даже шире – все регуляторные механизмы включают в себя обратную связь как необходимый элемент надежного управления процессами.

А если вдруг эта обратная связь окажется выключенной? В начале данной главы такая ситуация

уже рассматривалась. Но она бывает, к сожалению, и при некоторых заболеваниях, когда при сохраненной двигательной иннервации скелетных мышц пораженной оказывается чувствительность. Это приводит к резкому нарушению координации движений, которые становятся очень неточными, неэкономичными, особенно при закрытых глазах. Данная функция двигательного анализатора после соответствующей тренировки в значительной степени восполнима за счет зрения и тактильной чувствительности, но в естественных условиях ее значение переоценить трудно. Следует помнить и об участии двигательного анализатора в формировании в нашем представлении схемы тела, о чем шла речь в главе, посвященной тактильной чувствительности.

Очень точно биологическое значение двигательного анализатора оценил И. М. Сеченов (1891): «Мышечное чувство может называться ближайшим регулятором движений и в тоже время чувством, которое помогает животному познавать в каждый данный момент положение в пространстве, притом как при покое его, так и при движении. Оно представляет, следовательно, одно из орудий ориентации животного в пространстве и времени».

Хорошо известно и понятно, что при мышечном сокращении очень резко возрастает потребность в кислороде и питательных веществах (главным образом, глюкозы) и оттока углекислого газа и других продуктов метаболизма. Следовательно, мышеч-

ная нагрузка должна вызывать интенсификацию работы систем органов дыхания, кровообращения и некоторых других систем. То, что это так – известно всем, и никакого сомнения не вызывает. Но как достигается соответствие между усилением функционирования транспортных систем (внешнего дыхания и кровообращения) и энергозатратами мышц? На данный вопрос ответить не так легко! Обратите внимание, что при этом не должно происходить и практически не происходит нарушения постоянства химического состава внутренней среды, поэтому объяснить усиление дыхания и кровообращения при физической нагрузке уменьшением в крови кислорода и накоплением углекислого газа не удастся. Оказывается, что здесь переплетается несколько механизмов. Но пусковым, очевидно, является рефлекторный с проприоцепторов мышц, т. е. информация о работе мышц и служит сигналом для усиления деятельности внутренних органов, обеспечивающих сократительный метаболизм.

10. ИНТЕРОЦЕПЦИЯ

В 1912 г. И. П. Павлов писал: «...Надо признать в больших полушариях существование еще особых анализаторов, которые имеют целью различать огромный комплекс внутренних явлений, происходящих в самом организме. Нет сомнения, что для организма важен анализ не только внешнего мира – для него также необходимо сигнализирование вверх и анализирование того, что происходит в нем самом. Словом, кроме перечисленных внешних анализаторов, должны существовать анализаторы внутренние».

Завершая рассмотрение сенсорных систем, мы должны остановиться на последней, которая сигнализирует о состоянии нашей внутренней среды, о деятельности внутренних органов. Очень много своеобразного в функционировании этого анализатора, отражением чего является противоречивость во взглядах, и относительно его структуры, и касательно механизмов деятельности, и даже названия. В физиологии говорят и об интероцептивном, и о висцеральном, и о висцерально-химическом, и о внутреннем анализаторе.

Чтобы лучше понять биологическую значимость этого анализатора, остановимся на понятии «внутренняя среда» организма.

Гомеостаз. Выдающийся французский физиолог, основоположник современной экспериментальной физиологии Клод Бернар (1813–1878) в конце своей жизни писал: *«La fixité du milieu intérieur est la condition de la vie libre»*. Эти слова стали одним из фундаментальных положений в физиологии – «Постоянство внутренней среды – условие свободного существования организма».

Сложна и многообразна эволюция животного мира. Однако на протяжении миллионов лет сущность жизни не изменилась. В основе ее лежит специфический обмен веществ (метаболизм), направленный на самообновление. Специфичность метаболизма заключается, прежде всего, в участии в нем белков и нуклеиновых кислот. И элементарным носителем такого обмена веществ является клетка.

На самых ранних этапах эволюции, когда существовали только одноклеточные организмы, такой специфический метаболизм осуществлялся в обмене с внешней средой – водами древнего Мирового океана. Усложнялся животный мир, появилось

громное разнообразие многоклеточных организмов, многие из них покинули водную стихию. Но в таком многоклеточном организме среда вокруг клетки во многом осталась неизменной, похожей по составу на воды Мирового океана, в которых и возникла жизнь. И вот эту «внешнюю среду» клетки обозначили как *внутреннюю среду организма*. В настоящее время под внутренней средой понимается кровь (точнее, плазма крови), лимфа и межклеточная жидкость (в том числе и спинномозговая жидкость). Сравните по таблице содержание основных веществ в жидкостях человеческого организма и в морской воде (табл. 9).

Таблица 9

Содержание основных веществ в жидкостях человеческого организма и в морской воде, %

Вещество	Внутриклеточная жидкость	Межклеточная жидкость	Морская вода
Вода	80–85	99	96,6
Органические вещества	13,5	0,10–0,15	Нет
Натрий	0,044	0,32	0,34
Калий	0,53	0,016	0,01
Кальций	0,00016	0,01	0,01
Магний	0,013	0,001	0,001
Хлор	0,276	0,37	0,35

Не правда ли, поразительное сходство между межклеточной жидкостью и морской водой! Но и весьма существенные различия между внутри- и межклеточной жидкостями. Такие различия являются отражением того, что специфический метаболизм протекает именно в клетке.

Поддержание специфического метаболизма, т. е. первоосновы жизни, возможно только при поддержании строгого динамического постоянства внутренней среды организма. Этот принцип, впервые выдвинутый К. Бернардом, был в последующем развит выдающимся американским физиологом Уолтером Бредфордом Кенноном (1871–1945) и обозначен как *гомеостаз*.

Можно назвать несколько параметров внутренней среды, поддержание которых особенно важно для жизни. Это – содержание кислорода, углекислого газа, водородных ионов, ряда минеральных веществ, осмотическое давление, температура и некоторые другие.

Диапазон колебаний этих параметров очень невелик. Благодаря такому строгому постоянству внутренней среды животное может находиться в весьма разнообразных условиях внешней среды, т. е. существовать в определенной степени «независимо» от нее (вспомните «условие свободного существования организма»). Однако эта «независимость» кажущаяся. Все время как внешние, так и внутренние факторы стремятся нарушить внутреннюю среду. Вот поэтому существует очень оперативно функционирующий регуляторный аппарат, который выравнивает, компенсирует все возмущающие воздействия. Одной из составных частей такого регуляторного аппарата является интероцептивный анализатор.

Интерорецепторы. Понятие «интероцептивный анализатор» в настоящее время включает в себя афферентные системы, воспринимающие и передающие в центральную нервную систему сигналы не только об изменениях внутренней среды (в ее классическом толковании К. Бернара – У. Кеннона), но и от всех внутренних органов. Ведь даже при самом спокойном (внешне) состоянии человека деятельность внутренних органов не прекращается, хотя интенсивность ее, конечно, меняется. Эти изменения находятся в сложной взаимной зависимости, а также в очень большой степени определяются уровнем физической и психической активности человека. Такая ситуация свидетельствует о необходимости специального аппарата координации деятельности внутренних органов, приведения их в соответствие потребностям целостного организма.

Существует очень большое количество фактов, доказывающих, что в изменении деятельности внутренних органов принимают участие безусловно- и условно-рефлекторный механизмы. Если установлено существование рефлекторного механизма, то это предполагает обязательное наличие и афферентного звена, и соответствующих рецепторных аппаратов. Но не так легко было выявить такие структуры функционально и морфологически.

Огромный, в первую очередь эмпирический, материал начал обобщаться только в начале XX в. И сейчас хорошо известно, что наши внутренние органы располагают огромным количеством разнообразных рецепторов, которые объединяют понятием *интероцепторы*, или *интерорецепторы*. Находятся они на внутренней поверхности сосудов (главным образом, артериальных), в слизистых оболочках почти всех полых внутренних органов, в толще их стенок и на их поверхности. Надо даже заметить, что области, где пока не обнаружены рецепторные образования, все время суживаются.

По своему строению эти воспринимающие структуры очень неоднородны. Среди них различают свободные нервные окончания с разнообразными концевыми образованиями; нервные окончания с вспомогательными клетками; инкапсулированные нервные окончания и совершенно оригинальные рецепторные структуры, как, например, гломусные клетки, расположенные в своеобразных участках аорты и сонной артерии.

Легко себе представить, что процессы, о которых должны сигнализировать интерорецепторы, по своей природе весьма разнообразны – это изменение механического давления, растяжение, колебания температуры, сдвиг концентрации различных составных частей, отклонения осмотического давления и т. п. По существу для восприятия всех этих и аналогичных им факторов существуют интерорецепторы соответствующего вида чувствительности. Различают механорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы и осморецепторы. Есть основания говорить также и о болевых рецепторах, но об этом отдельный разговор ниже.

Наиболее распространены механорецепторы, они имеются и в кровеносных сосудах, и в дыхательных путях, и в стенках полых органов (желудочно-кишечный тракт, мочевого пузыря), и в некоторых других органах. Эти чувствительные структуры реагируют, главным образом, на их растяжение и тем самым сигнализируют о степени наполнения органа или изменении в нем давления. Нередко различают отдельные разновидности механорецепторов – прессо-, баро-, волюморецепторы, отражая тем самым некоторую их специализацию.

Очень широко во внутренних органах представлены хеморецепторы, более всего их в артериальных кровеносных сосудах и в слизистой желудочно-кишечного тракта.

Сосудистые хеморецепторы – это стражи внутренней среды. Они очень чутко воспринимают изменение концентрации кислорода, углекислого газа, водородных ионов. Казалось бы, совсем немного. Но изменения этих показателей очень хорошо отражают качественные и количественные сдвиги в метаболизме. Интересно, что сосудистые хеморецепторы очень чувствительны к самым разнообразным чужеродным веществам, которые попали в кровь либо в результате отравления, либо при введении некоторых лекарственных препаратов. Хеморецепторы желудочно-кишечного тракта не имеют столь выраженной специфичности, сигнализируя о некоторых качественных параметрах пищи или продуктов ее расщепления.

В настоящее время появились данные, позволяющие допустить существование такой разновидности хеморецепторов, как ионорецепторы, которые обладают специфической чувствительностью к некоторым минеральным веществам, особенно ионам натрия. Хорошо понятна их биологическая роль, но наши сведения о них еще очень ограничены.

На слизистых поверхностях некоторых отделов желудочно-кишечного тракта доказано наличие терморецепторов, воспринимающих температуру содержимого этих органов, хотя колебания ее в условиях нормального питания сравнительно невелики.

Своеобразным свойством обладают осморецепторы – специфические нервные клетки в одном из отделов гипоталамуса. Эти клетки содержат вакуоли, мембраны которых проницаемы для воды и непроницаемы для солей. Когда в результате повышения концентрации минеральных веществ в межклеточном пространстве возрастает осмотическое давление, вода из этой вакуоли выходит, и она сморщивается. При помощи такого механизма улавливаются очень тонкие изменения водно-солевого баланса, что для организма жизненно важно.

Обратите внимание, уже не в первый раз упоминается о рецепторной функции гипоталамуса. К настоящему времени накоплено очень много данных, свидетельствующих и о термочувствительных, и очень специализированных хемочувствительных элементах этого любопытнейшего отдела центральной нервной системы. Гипоталамус обладает общими свойствами для всех нервных образований. Кроме того, как сейчас было отмечено, можно говорить о его рецепторной функции. К тому же клетки гипоталамуса обладают способностью вырабатывать биологически активные вещества, в том числе гормональной природы. И, наконец, необходимо отметить, что с деятельностью этого отдела связано формирование таких ощущений, как аппетит, голод, жажда, сытость и некоторых других.

Таким образом, рецепторный аппарат интероцептивного анализатора очень разнообразен. Теперь остановимся на проводящих путях и центрах этой афферентной системы, а также на ее свойствах как анализатора.

Свойства и биологическая роль интероцептивного анализатора. Строение интероцептивного анализатора, с одной стороны, представляется наименее известным по сравнению с другими сенсорными системами, но с другой стороны, имеются все основания полагать, что оно полностью соответствует общим чертам структуры анализаторов.

Сигналы от рассмотренных рецепторных образований передаются в центральную нервную систему по афферентным волокнам, которые чаще всего входят в состав веге-

тативных нервов. При этом, конечно, нельзя отождествлять их с эфферентными вегетативными волокнами. Установлено, в частности, что интероцептивная сигнализация проводится по блуждающему, чревному и тазовому нерву, гораздо меньшее значение принадлежит другим путям. Блуждающий нерв передает информацию от внутренних органов грудной и брюшной полости. Чревный нерв иннервирует желудок, тонкую кишку, брыжейку. Тазовый нерв передает афферентную импульсацию от органов малого таза.

Сигналы от внутренних органов попадают в таламус, гипоталамус, мозжечок, ретикулярную формацию ствола мозга. Так же как и в других сенсорных системах, интероцептивная импульсация достигает и коры больших полушарий. Однако своеобразие коркового центра интероцептивного анализатора заключается в более широком и менее четком его расположении. В настоящее время считают, что проекционными зонами внутренних органов является орбитальная кора и некоторые прилегающие к ней участки, двигательная область и внутренняя поверхность больших полушарий (так называемая лимбическая область).

Очень трудно дать психофизиологическую характеристику интероцептивного анализатора. Дело в том, что ощущения, возникающие при раздражении внутренних органов, очень неопределенны, плохо осознаваемы, что совсем не означает их малой значимости. Это очень четко определил И. М. Сеченов в своей знаменитой работе «Рефлексы головного мозга» (1863): «К разряду же явлений самосознания относятся те неопределенные темные ощущения, которые сопровождают акты, совершающиеся в полостных органах груди и живота. Кто не знает, например, ощущения голода, сытости и переполнения желудка... Подобного рода факты, которыми переполнена патология человека, явным образом указывают на ассоциацию этих темных ощущений с теми, которые даются органами чувств. К сожалению, относящиеся сюда вопросы чрезвычайно трудны для разработки, и потому удовлетворительное решение их принадлежит будущему».

В настоящее время, когда никто не сомневается в существовании интероцептивного анализатора, тем не менее, единства мнений о характере связанных с ним ощущений нет. До сих пор существует точка зрения, согласно которой ощущения возникают только при чрезвычайных раздражениях внутренних органов и сигнализируют по существу о патологическом процессе – это боли, распирание, жжение и т. п. Но вместе с тем достаточно обоснованными являются представления о том, что и в нормальном состоянии деятельность интероцептивного анализатора сопровождается такими ощущениями, как наполнение желудка, мочевого пузыря (не имея в виду их перерастяжение) и некоторые другие.

Очень много сделано, чтобы раскрыть механизм возникновения таких ощущений, как аппетит, голод, сытость, жажда. Несомненна их связь с изменениями химического состава крови, хотя относительно каких именно веществ, окончательной ясности нет. Несомненна также связь такого рода ощущений с деятельностью гипоталамуса. В нем найдены отдельные участки, которые «заведуют» этими чувствами. Часто пишут о центре насыщения, голода, жажды и т. п. В эксперименте на животных показано, что электрическое раздражение центра голода приводит к поеданию громадного количества пищи, а центра насыщения – к отказу от пищи на фоне даже крайнего истощения.

Вряд ли позволительным будет упрощенно связывать формирование рассматриваемых ощущений с деятельностью только каких-то определенных центров. Очевидно, правильное представлять их как результат сложного взаимодействия различных отделов центральной нервной системы. Вместе с тем несомненна роль интероцептивной импульсации в этом взаимодействии.

На примере функционирования интероцептивного анализатора наглядно проявляется сочетание неосознаваемых и осознаваемых процессов. Так, в частности, на бессознательном (т. е. без всяких ощущений) уровне в норме протекают многие вегетативные регуляторные процессы. При раздражении висцеральных рецепторов возникают и неспецифические ощущения, часто обозначаемые как самочувствие. Хотя и без четкой локализации, но вполне определенно осознаются голод, сытость, жажда. И, наконец, можно говорить о локальных конкретных ощущениях – боль в каком-либо органе, потребность в мочеиспускании и т. п.

Следует также отметить и еще одну важную особенность в функционировании интероцептивного анализатора. Он играет роль не только афферентного звена висцеро-висцеральных рефлексов, но также является и обратной связью, использование которой при помощи некоторых технических приемов позволяет человеку вырабатывать способность произвольного управления деятельностью внутренних органов.

Биологическое значение интероцептивного анализатора выступает особенно наглядно при рассмотрении громадного множества рефлекторных ответов со стороны как внутренних органов, так и скелетных мышц в результате раздражения внутренних органов. Рассмотрение их – отдельная самостоятельная большая задача. Но важно подчеркнуть, что при всем многообразии таких рефлекторных реакций в них почти всегда можно усмотреть направленность на обеспечение соответствия, координации, адекватности в деятельности различных систем целостного организма.

11. БОЛЬ

Боль... Вряд ли найдется человек, которому не пришлось бы испытать это неприятное ощущение, с которым связано у нас представление о болезнях, травмах, повреждениях. Наверное, если спросить, хорошо ли это, когда у человека возникает ощущение боли, подавляющее большинство не только отрицательно ответит на этот вопрос, но даже удивятся его нелепости. Но так ли все просто и однозначно?

Внимательно вдумайтесь в слова гениального французского философа, энциклопедиста, мыслителя Вольтера (настоящее имя Мари Франсуа Аруэ, 1694–1778). Он писал в 1757 г.: «О, смертные! Всегда, везде, где ни были бы вы, за ваши радости благодарите Бога. Что я сказал: за радости? За боль, за эту высшую премудрость Провидения! Ведь боль, распространяясь быстро в теле, сигнализирует о вредностях. Она – наш верный страж, она всегда твердит нам громко: будьте осторожней, храните, берегите вашу жизнь!».

Не правда ли, очень интересная и верная мысль? Действительно, каждый из нас великолепно знает, что если возникает ощущение боли, то это всегда признак, сигнал неблагополучия в организме, основание, чтобы обратиться за помощью к врачу, принимать лекарство.

Однако только ли сигнал? Наверное, многим из вас приходилось видеть, слышать, читать, какие страдания причиняет человеку боль. Внимательно отнеситесь к словам выдающегося французского хирурга и физиолога Рене Лерина, который на протяжении своей длительной врачебной практики имел достаточно большую возможность оценить значение боли. В своей книге, посвященной хирургическому лечению болей (1937), он категорически заявляет: «Со всем убеждением человека, посвятившего часть своей жизни поискам способов облегчения страдальцев, я должен подняться против этой страшной ошибки... которая всегда приводится в качестве возражения против хирургического лечения некоторых болевых синдромов». И далее: «Защитная реакция? Счастливое предупреждение? Но в действительности большинство болезней, и притом наиболее тяжелых, появляются у нас без предупреждения. Почти всегда болезнь – драма в двух актах, из которых первый протекает в мрачном безмолвии наших тканей; светильники погашены, мерцают лишь свечи. Когда же появляется боль, это почти всегда уже второй акт. Слишком поздно. Развязка приближается. И боль делает только более мучительным и более печальным уже и так безнадежное состояние».

Очень образно! И... тоже убедительно. В этих двух на первый взгляд противоречивых высказываниях скрыта сама противоречивая сущность боли, ее биологическая целесообразность и ее вредные, порой даже роковые последствия для человека. С одной стороны, возникновение болевого ощущения свидетельствует о воздействии какого-либо вредного фактора на организм, но с другой, такое ощущение обуславливает возникновение многих реакций в организме, как защитных, так и патологических. Это очень четко сформулировал выдающийся отечественный физиолог академик Л. А. Орбели, который писал (1935), что «боль является сигналом, симптомом различных болезненных, патологических процессов, разыгрывающихся в тех или иных частях организма. Кроме того, боль является результатом раздражений, переходящих уже определенную силу, определенную интенсивность и связанных обычно с разрушительным действием на организм. Следовательно, мы можем рассматривать и рассматриваем боль как сигнал опасности угрожающих явлений для организма и как защитное приспособление, вызывающее специальные защитные рефлексы и реакции».

Характеристика боли. Очевидно, что боль – это не просто индифферентное ощущение, а, как определил академик П. К. Анохин, «...своеобразное психофизиологическое состояние человека, возникающее в результате воздействия сверхсильных или разрушительных раздражений, вызывающих органические или функциональные нарушения в организме; является интегративной функцией организма, мобилизующей разнообразные функциональные системы для защиты организма от воздействия вредящего фактора; включает такие компоненты, как сознание, ощущение, память, мотивации, вегетативные, соматические и поведенческие реакции, эмоции».

Из этого следует, что боль характеризуется существенным своеобразием, отличающим ее от ощущений, связанных с функционированием всех ранее разобранных органов чувств. Такое своеобразие, во-первых, заключается в том, что для боли нет специфических по модальности (виду энергии) адекватных раздражителей. Это могут быть и механические, и тепловые, и химические воздействия. Правда, очень многих из них объединяет то, что они вызывают болевые ощущения, когда достигают очень

большой интенсивности, значительно превышающей пороговые величины для соответствующих органов чувств.

Во-вторых, болевая чувствительность присуща практически всем частям нашего тела. И если общепринятыми являются понятия об органах зрения, слуха, обоняния, вкуса и т. д., то выделить какой-либо специализированный орган боли нет никаких оснований. Болевые ощущения могут быть связаны и с любым участком кожной поверхности, и с внутренними органами, и с мышцами, и т. д. Однако не все ткани обладают в одинаковой степени болевой чувствительностью. Из практики нейрохирургических операций хорошо известно, что ткань мозга безболезненна, что позволяет проводить такие операции под местным обезболиванием (ведь в этих случаях необходимо поддерживать словесный контакт с пациентом). И до сих пор является не в полной мере понятным происхождение головных болей. В настоящее время полагают, что этот часто встречающийся недуг возникает вследствие раздражения сосудов, сдавления нервных стволов, повышения внутричерепного давления, воспалительных процессов, особенно мозговых оболочек. Безболезненной является костная ткань, но не надкостница, которая, напротив, обладает очень высокой болевой чувствительностью, в чем мог убедиться каждый из вас, когда случалось «набить шишку» (ведь «шишка» представляет собой поднадкостничное кровоизлияние).

Боль во внутренних органах возникает только при определенных обстоятельствах: нарушение кровоснабжения, сильное и длительное сокращение гладкой мускулатуры, растяжение стенки полых органов, воспалительные изменения. Просто же прикосновение, укол или нанесение разреза даже не ощущается.

Выдающийся английский врач, основоположник физиологии Вильям Гарвей (1578–1657) дает описание любопытнейшего наблюдения за виконтом Монتماгери, у которого грудная клетка была разрушена в раннем детстве, и он жил, имея обнаженное сердце. Гарвей писал: «Я доставил молодого человека к королю Карлу I, и его величество имело возможность собственными глазами наблюдать этот удивительный случай. Без всякого ущерба для его здоровья у живого человека можно было видеть движения сердца и даже прикасаться рукой к сокращающимся желудочкам. И его величество имело возможность, так же как и я, убедиться, что сердце нечувствительно к прикосновению. Молодой человек даже не знал, что мы дотрагиваемся до его сердца». Кстати, интересно заметить, что в те времена, когда не было объективных методов регистрации физиологических процессов, проведение экспериментов в присутствии «благородных свидетелей» (кони и был в описанном случае король Карл I) служило неопровержимым условием доказательства истины.

Своеобразным является феномен *отраженных болей*. Сущность его заключается в том, что возникающее у человека ощущение боли воспринимается не в истинном месте повреждения (как правило, во внутренних органах), а в других частях, чаще всего на поверхности тела. Это явление впервые было описано и оценено в конце XIX в. английским невропатологом Г. Хедом и русским исследователем Г. А. Захарьиным. Отсюда возник термин – «зоны Захарьина – Хеда». Под ними понимаются определенные области кожи, в которых при заболевании внутренних органов появляются отраженные боли, а также повышенная температурная чувствительность. Например, при некоторых заболеваниях сердца боли «отдают» в лопатку, руку, и аналогичных примеров очень много.

Совершенно оригинальными являются так называемые *фантомные боли* (фр. *fantome* – привидение, призрак). Они иногда возникают после удаления (ампутации) конечностей и субъективно локализуются в отсутствующей части тела. Очень яркое описание фантомных болей дал великий русский хирург Н. И. Пирогов (1810–1881): «Многие из ампутированных чувствуют по временам боль в пальцах, уже давно не существующих, определяя даже и в которых пальцах боль сильнее... Кто наблюдал их, тот, наврное, согласится со мной, что нельзя хладнокровно смотреть на страдальцев в пароксизме болей».

Говоря о своеобразии болевых ощущений, необходимо также отметить их очень большую неопределенность по субъективной характеристике. Очень часто мы слышим и читаем, что боль может быть острая, тупая, колющая, режущая, тянущая, гложащая, давящая, буравящая, дергающая, пульсирующая, стучащая, жгучая, пронизывающая, сверлящая, стреляющая, мозжащая, грызущая, ноющая, глухая, тихая, монотонная, мгновенная, молниеносная и много других очень выразительных определений. Однако обращает на себя внимание, что подавляющее большинство из них даны по аналогии с повреждающим внешним воздействием, чаще всего не совпадающим с истинной причиной возникновения болей. С другой стороны, очевидно, многие на основании своего жизненного опыта заметили, что одинаковые воздействия различными людьми воспринимаются как болевые ощущения неодинаковой интенсивности, даже один и тот же человек в различных состояниях по-разному воспринимает болевые раздражители.

Своеобразным и, очевидно, всем знакомым является зуд, которому крайне трудно дать определение как ощущения, и это удается сделать только путем описания вызываемой им реакции. В специальной литературе чаще всего встречается такая формулировка: «Зуд – это ощущение, вызывающее целенаправленный чесательный рефлекс». Понятно? Очевидно, да. Но как это объяснить человеку, например, никогда не испытывавшему зуда? Затруднительная ситуация!

Как правило, отдельно говорят о *каузальгии* (гр. *kausis* – жжение + *algos* – боль), под которой понимается болевой синдром, характеризующийся интенсивными жгучими болями, сосудодвигательными и трофическими расстройствами, а также отрицательными эмоциональными реакциями. Обычно каузалгия обусловлена повреждением некоторых периферических нервов и нарушением вегетативной иннервации. Эти боли находятся на пределе переносимости.

Несмотря на такую неопределенность в характеристике болевых ощущений, можно все-таки подметить одну особенность, которую легко понять, сделав простой эксперимент. Если произвести легкий укол пальца, то мы можем уловить двойное ощущение боли. Сначала возникает относительно слабое, но точно локализованное болевое ощущение. Спустя 1–2 с оно становится более интенсивным, разлитым и длительным.

Впервые полностью разделить это «двойное ощущение» в 1903 г. удалось известному английскому невропатологу Г. Хеду, которому с экспериментальной целью был пересечен чувствительный нерв. Тогда уже было известно, что нервы способны регенерировать, т. е. восстанавливаться. Естественно, что сразу после перерезки в иннервируемом участке пропали все виды чувствительности, которые восстанавливались

с неодинаковой скоростью. Через 8–10 нед. обнаружили первые признаки регенерации, и через 5 мес. восстановилась болевая чувствительность, но очень своеобразная. Легкий укол, даже прикосновение ассистента вызывали мучительное, почти непереносимое чувство боли. Исследуемый кричал, трясся всем телом, хватался за того, кто наносил раздражение. При этом если у него были завязаны глаза, он не мог сказать, где возникает ощущение боли. И только лишь спустя пять лет болевые ощущения стали обычными.

Так возникло учение о *протопатической* и *эпикритической чувствительности*. Полагают, что протопатическая чувствительность (гр. *protos* – первый и *pathos* – страдание) представляет собой самую древнюю примитивную недифференцированную чувствительность низкого уровня, а эпикритическая (*epikritikos* – вынесение решения, греч.) – высокочувствительный и тонкодифференцированный вид чувствительности, возникшей на более поздних стадиях филогенеза. Эти два вида чувствительности, как полагал Хелл, восстанавливаются после перерезки с различной скоростью.

При всем многообразии болевых ощущений и неизбежной отсюда трудности объективной их оценки предпринимались многочисленные попытки найти способ их количественной характеристики. К сожалению, приходится констатировать, что к настоящему времени не удалось разработать общепринятой и достаточно надежной методики. Наиболее популярной является предложенная в 40–50-х гг. XX столетия американскими физиологами Харди, Вольфом и Гуделом оценка, основанная на тепловом принципе. В их приборе свет от лампы накаливания фокусируется на изучаемый участок кожи, который обычно тщательно закрашивается тушью (поглощение инфракрасных лучей – носителей тепловой энергии, при этом составляет около 90 %). Многочисленные исследования показали, что тепловой порог боли достигается при внутрикожной температуре около 44,5 °C. Это соответствует 862,5 Вт/см². Была выделена 21 ступень порогов различения (*Just Noticeable Difference* – JND) боли от нуля до максимума. Авторы предложили единицу болевого ощущения – *dol*, эквивалентную 2 JND. В энергетических единицах 1 *dol* = 0,06 Вт/см². Интенсивная, предельно переносимая боль, по их данным, возникает при 10,5 *dol*. Однако существенный недостаток этого метода заключается в том, что он не учитывает психологических особенностей человека, его индивидуальную переносимость боли. В некоторой степени этот недостаток может быть компенсирован использованием формулы, предложенной в 1968 г. французским исследователем Шарпантье. Изучая факторы, влияющие на определение боли у людей, он применил математическое выражение $D = k \cdot I \cdot T$, где боль (D) зависит не только от интенсивности (I) и длительности (T) воздействия, но и от коэффициента (k), отражающего индивидуальную аффективность.

Кроме теплового иногда используют механические и химические способы измерения боли. Так, в частности, порог болевого ощущения при механическом воздействии составляет 600 г/см² или 30 г на кончик иглы, а точнее – 5,9 Н/см². Весь диапазон составляет 15 JND.

Для использования химического метода поверхность кожи смазывают кантаридином, который вызывает образование «волдыря», т. е. отслойку эпидермиса, который осторожно срезают и на открывшуюся поверхность наносят химические вещества различной природы и различной концентрации.

Реакции на боль. Таким образом, боль как ощущение может изучаться и определяться только на человеке. Однако интересы науки и потребности практической медицины очень часто ставят такие вопросы, разрешить которые можно только в эксперименте на животных. Но как же быть тогда с ощущением, если его крайне трудно оценить у человека и совсем невозможно – у животного? Методическим принципом, который позволяет преодолеть эти трудности, является изучение поведенческих и вегетативных реакций при нанесении ноцицептивного раздражителя. Обратите внимание, не болевого (ведь боль – это субъективно человеческая категория), а *ноцицептивного* (*nocere* – повреждать, лат.). Естественно, что в таком случае мы сталкиваемся с процессами более сложными, чем функционирование только сенсорной системы.

Как отражение исключительной биологической значимости ноцицептивного воздействия, развивающиеся в ответ на него реакции охватывают многие системы организма, а иногда приводят и к специфическим состояниям. Даже в тех случаях, когда на вредный раздражитель не возникают выраженные двигательные защитные реакции, можно отметить существенные изменения в кровообращении, дыхании, процессах выделения, внутренней секреции и т. д.

Ноцицептивные раздражители при их достаточной интенсивности относятся к числу таких, которые вызывают *стресс*, под которым понимается генерализованная совокупность процессов в организме с активным участием эндокринной и вегетативной нервной системы. Стресс рассматривается как реакция неспецифическая, т. е. не зависящая от качества раздражителя, но включающая характерный комплекс процессов, направленных на мобилизацию защитных резервов организма.

Стрессор, т. е. раздражитель, вызывающий развитие стресса (в нашем случае это ноцицептивный раздражитель), по нервным путям обуславливает возбуждение определенных участков в одном из образований промежуточного мозга – подбугорье (гипоталамусе). Это приводит к повышению активности симпатической нервной системы с ее широко распространенными разнообразными эффектами, в том числе и выделением гормона мозгового вещества надпочечников – адреналина. Данный гормон также обладает очень широким спектром действия, практически аналогичным симпатической нервной системе, и стимулирует гипоталамус. Такое взаимодействие, в свою очередь, обуславливает выделение очень сложной железой внутренней секреции, непосредственно примыкающей к подбугорью, гипофизом, особого, так называемого адренокортикотропного, гормона. Он активизирует корковое вещество надпочечников по выработке группы гормонов – кортикостероидов, они обладают очень разнообразными эффектами, среди которых и угнетение вилочковой железы, принимающей участие в регуляции резистентности (невосприимчивости, сопротивляемости) организма.

Сложной, своеобразной и грозной реакцией организма на длительные и интенсивные ноцицептивные воздействия является шок (англ. *shock* – удар). В состоянии шока наступает резкое нарушение регуляции жизненных процессов с выраженными расстройствами кровообращения, дыхания, обмена веществ, нервно-психического состояния. Если при этом не будут приняты энергичные реанимационные мероприятия, такое состояние может привести к трагическому исходу.

Вот сколь многообразны субъективные ощущения и реакции организма при болевых (ноцицептивных) воздействиях. Именно поэтому, как уже подчеркивалось,

было бы ошибочным рассматривать и изучать боль только как ощущение в отрыве от комплекса последствий, именно поэтому имеются все основания говорить о боли как о психофизиологическом состоянии. Но именно поэтому, переходя к анализу нейрофизиологических механизмов боли, мы должны иметь в виду не только сенсорную систему, но и ряд других систем и связанных с ними функций.

Механизмы боли. Если в боли имеется компонент ощущения, то, следовательно, необходимо охарактеризовать нервно-рецепторный аппарат и центры, функционирование которых приводит к формированию такого ощущения. Тем более что этот вопрос, несмотря на значительную историю, и в настоящее время не утратил своей загадочности. Да, без всякого преувеличения, загадочности! Имеются ли специфические болевые рецепторы? На сегодняшний день на этот вопрос однозначно ответить нельзя, потому что имеются факты, подтверждающие одну или другую взаимоисключающие точки зрения. Еще в 1794 г. дед Чарльза Дарвина английский врач, натуралист и поэт Эразм Дарвин утверждал, что специфических рецепторов боли нет, а боль возникает при чрезвычайно сильных раздражениях рецепторов давления, температуры и др. Это в значительной мере умозрительное утверждение впоследствии получило ряд экспериментальных и клинических подтверждений, и нет достаточных оснований, чтобы отвергнуть такое представление.

С другой стороны, существует и теория «специфичности» рецепторов боли. Она была сформулирована в конце XIX в. немецким исследователем Максом Фреем и также нашла своих сторонников. Действительно, на коже каждого человека есть безболезненные точки. Вспомните, как в романе А. Толстого «Петр Первый» молодой Петр учится протаскивать через щеку иглу с ниткой без всякой боли. В специальной литературе описано немало случаев, когда при сохранной тактильной и температурной чувствительности болевые ощущения отсутствовали. Например, один молодой американский военнотруженик не ощущал боли при сверлении зубов (!). Когда ему было нанесено топором глубокое ранение в области голени, у него стал отсутствовать зуд после укуса насекомых. Описан нечувствительный к боли 11-летний английский мальчик. Тело его было покрыто рубцами, оставшимися от несчастных случаев и по неосторожности. Однажды его мать увидела, как он идет к ней навстречу, хромя, но с безмятежным лицом — он только что сломал ногу. После этого случая Питер Беркли (так звали мальчика) стал более осторожен, но по-прежнему не испытывал ни боли, ни страха перед ней.

Хотя нам не представляется возможным однозначно выяснить вопрос относительно специфичности рецепторов боли, но можно говорить, по крайней мере, о трех видах ноцицепторов. Во-первых, это термочувствительные ноцицепторы, воздействие на которые температурой 45 °C и выше дает ощущение боли. Во-вторых, механочувствительные ноцицепторы, раздражение которых наступает в результате деформации кожи, например давлением на иглу грузом в 30 г. И, в-третьих, хемочувствительные ноцицепторы, которые привлекают наибольший интерес. Оказалось, что в месте нанесения ноцицептивного воздействия в результате микротравматизации клеток образуются биологически активные вещества, которые и возбуждают хеморецепторы. К таким биологически активным веществам относятся, во-первых, внутриклеточные катионы K^+ и Ca^{2+} , во-вторых, так называемые биогенные амины (ацетилхолин, 5-гидрокситриптамиин, гистамин), и в-третьих, протеиназы (ферменты, расщепляющие

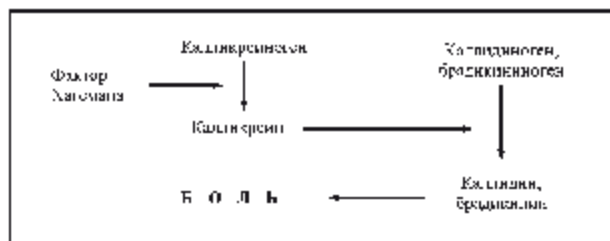


Рис. 88. Химические факторы боли

белки), пептиды (продукты такого расщепления): ангиотензин, брадикинин, каллидин, субстанция Р (рис. 88). Очевидно, что этот список может быть дополнен веществами, образующимися во время воспалительных процессов и др. Примечательно, что в выделениях животных и растений, укусы и соприкосновение с которыми вызывают боль, жжение, зуд, содержатся такие же или близкие им вещества.

Найдено, что зуд возникает при раздражении тех же самых рецепторов, но воздействиями несколько меньшей интенсивности. Одна из схем, пользующаяся признанием в настоящее время, представлена на рис. 89.



Рис. 89. Схема механизмов возникновения зуда

Импульсы возбуждения от болевых рецепторов проводятся в центральную нервную систему по двум видам нервных волокон. Полагают, что афферентная импульсация, связанная с острой колющей болью (эпикритической), распространяется по тонким миелиновым (т. е. имеющим оболочку) волокнам типа Аδ, а с жгучей длительной (протопатической) — по тонким немиелинизированным волокнам типа С. Скорость проведения в последних меньше.

Весьма интересной особенностью восприятия болевых раздражителей при проведении болевых сигналов является их зависимость от вегетативной иннервации рецепторов и проводников. Оказывается, что тонкие симпатические волокна, оплетающие нервные стволы, являются регуляторами болевой чувствительности, а также, что еще более удивительно, регуляторами соотношения между эпикритической и протопатической чувствительностью. Иногда

при травмах, операциях повреждаются эти симпатические модуляторы, и тогда превалирует протопатическая боль с ее жгучим, тягостным характером, невыносимой интенсивностью.

Однако формирование как болевых ощущений, так и соответствующих поведенческих и вегетативных реакций связано с деятельностью центральной нервной системы и ее высшего отдела – коры головного мозга. Очень трудно выделить какое-либо образование, которое можно было бы с достаточным основанием назвать центром боли (как это можно было бы сделать относительно всех других афферентных систем). У лиц, которые были лишены болевой чувствительности, каких-либо анатомических особенностей не обнаружено. Боль во всех ее проявлениях возникает в результате взаимодействия различных структур спинного и головного мозга. На рис. 90 представлена схема анатомической и функциональной «болевой» системы мозга, которая включает не только восходящие, но и нисходящие, регулирующие болевую афферентацию, пути.

На этой схеме показаны восходящие пути как высокопороговой диффузной (протопатической), так и низкопороговой дискретной (эпикритической) чувствительности. Первая, филогенетически более древняя система приводит к активации ретикулярных и лимбических структур, она ответственна за мотивационные проявления, обусловленные болью, и неприятные аффективные переживания. Вторая же является нейрофизиологическим субстратом сенсорно-дискриминированной боли, на основании чего возможен ее пространственно-временной анализ.

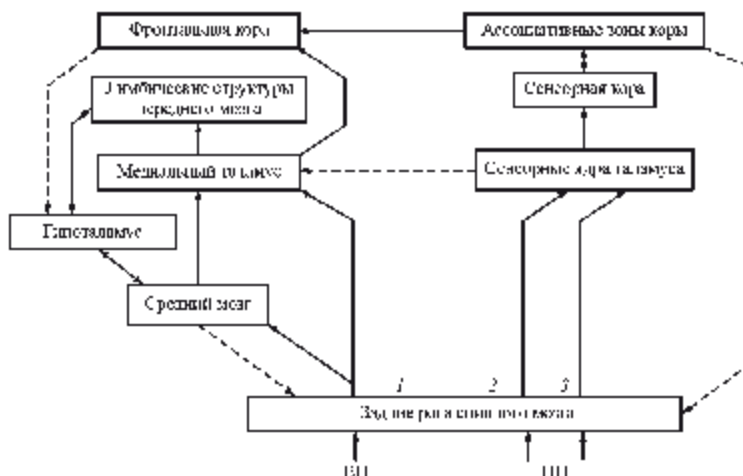


Рис. 90. Болевая система мозга (по Мелзаку Р., 1981, с некоторыми изменениями):

ВП – высокопороговый вход; НП – низкопороговый вход; 1 – диффузные спино-таламические пути; 2 и 3 – дискретные спино-таламические проекции. Нисходящими штриховыми линиями показаны активационные системы

Несмотря на многообразие структур, принимающих участие в формировании боли как состояния, особая роль отводится зрительному бугру (таламусу). Именно с этим образованием связано взаимодействие между диффузной и дискретной системами, формирование ощущений, регуляция афферентного потока. Вот поэтому при нарушении данной функции развиваются тяжелейшие мучительные «центральные» боли (в медицинской практике обозначаемые как таламический синдром), возникающие без всяких или при крайне незначительных внешних воздействиях.

Однако в центральной нервной системе есть и так называемые *антиноцицептивные системы и механизмы*, к которым относится ряд образований среднего мозга, лимбической системы, электрическое раздражение которых в эксперименте приводит к обезболиванию. Нейрофизиологическим механизмом антиноцицептивного действия является, очевидно, торможение первых центральных нейронов высокопороговой диффузной (протопатической) афферентации. Реализация этого механизма в значительной степени обусловлена выработкой эндогенных наркотиков (*эндорфинов, энкефалинов* и др.), а также наличием так называемых опиатных рецепторов, связывающих эти вещества.

Наверное, каждый на основании собственного опыта замечал, что на развитие болевых реакций и ощущений очень большое влияние оказывает эмоциональная настроенность. В несколько упрощенном виде многочисленные факты психологического и физиологического аспектов можно свести к тому, что эмоциональные состояния типа страха резко усиливают реакцию на боль, а состояния типа агрессии, ярости, напротив, уменьшают реактивность на ноцицептивные воздействия. Известно, что существенного ослабления болевых ощущений или даже полного их исчезновения добиваются путем внушения. Именно на этом принципе основан метод физиологического обезбоживания родов. Можно допустить, что антиноцицептивные системы включаются в общую функциональную систему эмоционального, биологически значимого поведения тогда, когда болевые сигналы не могут являться определяющими в формировании типа поведения. По существу, некоторые фармакологические средства типа морфия, используемые в целях обезбоживания, действуют именно через изменение эмоционального фона. При этом человек ощущает боль, но переносит ее очень легко, без неприятных переживаний и выраженных вегетативных реакций.

Некоторое время назад для ослабления тягостных ощущений, связанных с непереносимой длительной болью органического происхождения (злокачественная опухоль), применяли операции фронтального рассечения лобной доли мозга. Действительно, эта операция давала положительный результат, генерализованные эмоциональные реакции на боль исчезали, человек становился «равнодушным» к собственным болевым ощущениям, которые, тем не менее, по существу не изменились. Однако такие операции приводили к эмоциональному огрублению, нарушению интеллекта и социально неадекватному поведению, поэтому они распространения не получили.

Вместе с тем борьба с болью является одной из повседневных задач медицинской практики. Естественно, не как самоцель, а одновременно с устранением причин, которые вызывают эту боль. Не входя во все медико-фармакологические детали обезбоживания, можно отметить, что имеются четыре принципиальных возможности для обезбоживания:

1) периферический блок возникновения и передачи ноцицептивной афферентации, т. е. снижение чувствительности рецепторов и нарушение проводимости нервов;

2) центральный блок синаптической передачи в восходящих ноцицептивных системах;

3) стимуляция антиноцицептивных систем;

4) центральное торможение.

Для каждого из них имеются различные фармакологические средства и приемы.

Таким образом, боль может быть понята только во всей ее диалектической противоречивости на основе нейрофизиологического и медицинского подходов. И многие тайны природы боли еще предстоит раскрыть.

Ощущения и восприятие человека – тема междисциплинарных исследований. Эта проблема занимает не только психологов и физиологов, врачей и биологов, но также физиков, химиков, инженеров, специалистов в области информатики и робототехники, философов, теологов и многих других. Повседневная жизнь человека в состоянии сна или бодрствования, постоянно, не прерываясь ни на секунду, связана с этими процессами, немыслима без них.

Зародившись в античные времена, представления человечества о природе и значимости ощущений и восприятия сыграли решающую роль в становлении гносеологии, психофизики, физиологической психологии, экспериментальной психологии, да и психологии в целом, физиологии сенсорных систем и способствовали развитию многих других отраслей знания.

Следствием этого является наличие большого числа проблем теоретического характера, среди которых как наиболее актуальные можно выделить механизмы первичного рецепторного акта, кодирование информации в нервной системе, механизмы опознания образов. И проблема проблем – трансформация объективного (в конечном итоге – нервного импульса) в идеальное, субъективное. Для ответа на этот вопрос, по всей видимости, потребуется принципиально новый уровень знаний о свойствах и функциях нервной системы.

Физиология и психология сенсорных систем имеет очень тесное отношение к различным аспектам человеческой практики. Это – клиническая медицина (офтальмология, оториноларингология и др.), в том числе и проблема протезирования органов чувств, это эргономика, создание искусственного интеллекта, многие прикладные аспекты кибернетики... Перечень получается очень емкий.

Может быть, эта книга поможет читателю сделать первый шаг в каком-либо из этих направлений.

Раздел III

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Термин «высшая нервная деятельность» непосредственно связан с именем академика И. П. Павлова, который в начале XX в., как казалось внешне, круто изменил направленность своей научной деятельности. Работы по физиологии пищеварения принесли ему мировую известность и Нобелевскую премию. Однако постепенно накапливающиеся факты для своего объяснения требовали принципиально нового подхода – использование закономерностей психической деятельности, которые к тому времени представляли лишь отдельные, не взаимосвязанные положения. Такая ситуация заставила Павлова обратиться к изучению психики с позиции классической физиологии, чему он и посвятил последние 35 лет своей жизни.

Это заставило его отказаться от традиционной, далеко не всегда однозначной, психологической терминологии. Так появился термин *«высшая нервная деятельность»* как синоним понятий *«психика»*, *«психическая деятельность»*.

По Павлову, высшая нервная деятельность (ВНД) – деятельность коры больших полушарий головного мозга с ближайшей подкоркой, обеспечивающая нормальные сложные отношения целостного организма к внешнему и внутреннему миру и тонкое уравнивание организма с окружающими условиями на основе выработки и торможения временных связей. Ученый считал, что в основе механизмов ВНД лежат два феномена – условный рефлекс и анализаторы (сенсорные системы).

За истекшие 70 лет после смерти И. П. Павлова представления в этой области существенно дополнились. Это обусловило необходимость рассмотрения физиологии сенсорных систем как отдельного курса. Стало понятным, что психические процессы представляют собой результат деятельности практически всей нервной системы, и даже всего организма. Механизм условного рефлекса не всегда в должной степени полно объясняет разнообразные феномены психики.

Этим и объясняется, что в данном пособии изложение физиологии ВНД не совпадает полностью с традиционными текстами второй половины XX в.

1. ВНИМАНИЕ

Более 100 лет тому назад американский психолог и философ W. James (1842–1910) писал, что внимание – «это овладение умом в четкой и яркой форме одним из нескольких наличествующих объектов. Суть этого процесса – фокусирование, концентрирование сознания. Внимание приводит к отвлечению от некоторых вещей для того, чтобы можно было эффективно заняться другим. Состояние внимания противоположно рассеянному, затемненному состоянию». В современной литературе можно найти ряд формулировок, принципиально не отличающихся от вышеприведенной, которые можно свести к такой: *внимание – специфическое состояние психики, характеризующееся селективной (избирательной) ее направленностью на определенную деятельность или восприятие определенной информации.*

В психологии внимание принято характеризовать по следующим показателям.

1. Активность. *Непроизвольное внимание*, развивающееся непроизвольно, подсознательно, сохраняющееся относительно непродолжительный промежуток времени (секунды), проявляется только относительно явлений настоящего времени. По своей физиологической сущности представляет собой ориентировочный рефлекс (рефлекс «что такое?»), т. е. оценку биологической значимости предмета или события. При отсутствии такой эта форма внимания, быстро ослабевающая, исчезает, достаточно часто не выходя за пределы кратковременной памяти. И в этом его положительная сторона, поскольку центры, обеспечивающие непроизвольное внимание, обладают свойствами доминантного очага, т. е. в данный момент «перекрывают» другие потоки информации. Как ориентировочный рефлекс, непроизвольное внимание сначала носит генерализованный характер, а потом – локальный. Для его развития существенную значимость имеет абсолютная или относительная новизна информации. Угасание непроизвольного внимания может рассматриваться как негативное научение. Из этого следует, что эта форма внимания является инициатором многих психических процессов, в том числе произвольного внимания и восприятия.

Объективными признаками непроизвольного внимания являются локальная активация биоэлектрической активности определенного участка коры головного мозга, возникновение вызванного потенциала (ВП), а также потенциала, связанного с событием (*ERP – event-related potential*). Также сюда относят изменения вегетативных функций (частота сердечных сокращений, давление крови, частота, глубина и форма дыхательных движений), изменение тонуса позы мускулатуры, специфические двигательные реакции (вздрагивание, поворот головы, глаз, ушей, туловища в сторону раздражителя), кожно-гальваническую реакцию и др.

Непроизвольное внимание присуще очень многим представителям животного мира. У детей до 10-месячного возраста имеется только эта форма внимания.

Произвольное внимание обеспечивает направленность психики на протяжении весьма значительного времени, в зависимости от ситуации – от нескольких минут до нескольких часов или всего периода бодрствования. В психологии принято считать, что произвольное внимание присуще только человеку и представляет собой явление не биологическое, а социальное. Формируется оно у ребенка только при общении со взрослыми, созревая полностью к 12–15 годам. Однако наблюдение за поведенческой активностью и домашних, и диких животных дает основания для меньшей категоричности по этому поводу. Одним из условий сохранения произвольного внимания является непрерывное раскрытие нового содержания, наличие выраженной мотивации, формирование длительной доминанты и др. Эта форма внимания обращена не только в настоящее, но и в будущее и в прошлое, всякий раз будучи актом произвольным.

Специфическим объективным признаком произвольного внимания является «волна ожидания» – устойчивый отрицательный электрический потенциал коры полушарий большого мозга, характеризующий готовность организма к деятельности в активном ожидании.

С физиологической точки зрения произвольное внимание базируется на устойчивой доминанте, деятельности неспецифической активирующей системы.

Постпроизвольное внимание – появляется в процессе освоения деятельности и увлеченности выполняемой работой. Оно не требует усилий воли.

Антиципирующее внимание (предугадывание событий, лат.) – форма произвольного внимания у человека, работающего в режиме ожидания. Это один из напряженных видов операторской деятельности, успешность которой зависит от личностных качеств, в частности уровня личностной и реактивной тревожности.

2. Направленность. По этому признаку внимание принято разделять на *внешнее* (т. е. направленное на события и явления окружающей среды, а также на ощущения, связанные с соматосенсорной чувствительностью) и *внутреннее* (т. е. связанное с субъективными переживаниями, воспоминаниями, мыслями, планами и т. д.).

3. Широта, что отражает количественную характеристику данного вида психической активности. Это выражается в *предметности*, когда внимание сконцентрировано только на конкретном объекте, при этом человек может даже пропустить (не обратить внимания) какие-либо иные сигналы. *Объем*, под которым понимается информационная емкость удерживаемого в поле внимания объекта. В среднем при такой ситуации предполагается 7–9 элементов. *Распределение* – способность удерживать несколько объектов одновременно, преимущественно по механизму сканирования.

4. Переключаемость (*легкая – трудная*) – отражает скорость перехода от одного вида деятельности к другому посредством волевого усилия. Это качество, с одной стороны, связано с личностными особенностями человека, но с другой – с биологической или социальной значимостью объектов, т. е. конкуренция с физиологической точки зрения за доминирующую роль.

5. Интенсивность, или концентрация (*высокая – низкая*), которая обеспечивает повышение физиологической (но не энергетической) интенсивности сигнала, что отражается на параметрах ЭЭГ, ВП и других объективных показателях. Это свойство в известной степени регулируется произвольно и обеспечивает более высокую вероятность обнаружения слабого сигнала и удержания его в поле внимания.

6. Устойчивость (*устойчивое – неустойчивое*) – длительность привлечения внимания к одному и тому же объекту. За счет только периферических механизмов такое удержание обеспечивается в течение 2–3 с, за счет центральных – несколько минут и более.

Конкретные физиологические механизмы достаточно разнообразны. Известно, в частности, что при поражении лобных долей головного мозга развивается нарушение сложных, вызываемых с помощью вербальных механизмов форм активации, составляющих основу произвольного внимания. Этот отдел мозга и особенно его медиобазальные отделы являются корковым аппаратом, регулирующим состояние активности. Они играют решающую роль в обеспечении одного из важнейших условий сознательной деятельности человека – формирования необходимого тонуса, и модифицируют состояние бодрствования в соответствии с задачами, которые ставятся перед индивидуумом.

Образования древней коры, лимбической области (гиппокамп, миндалины) и связанные с ними структуры хвостатого ядра обладают нейронами, отвечающими не на модально-специфические раздражители. Их функция состоит в сопоставлении старых и новых раздражителей и обеспечении реакции на новые сигналы с угашением

реакций на старые. Поэтому гиппокамп, обеспечивающий торможение посторонних раздражителей и привыкание к длительно повторяющимся, ответственен за избирательные реакции на специфические раздражители, входящие в систему врожденных ориентировочных рефлексов и инстинктивного поведения. Таким образом, внимание – не только индикатор уровня бодрствования, но и отражение аналитико-синтетических процессов интегративной деятельности головного мозга человека.

В физиологии внимание рассматривают как механизм анализа информации – как автоматического, так и контролируемого. При этом различают три вида такого анализа, обозначаемые как фильтры. Во-первых, *периферический фильтр* (периферия анализатора), осуществляющий анализ по физическим характеристикам информационных сигналов. Во-вторых, *центральный фильтр*, за счет которого обеспечивается анализ по категориальным и семантическим характеристикам. И, в-третьих, *логический фильтр* – выделение наиболее существенных (по биологической или социальной значимости) сигналов на основе прошлого опыта.

В результате органических поражений, функциональных расстройств, личностных особенностей, при измененных состояниях сознания выделяют следующие расстройства внимания:

- 1) *апрозексия* (гр. *prosexie* – выпадение) – полное отсутствие («выпадение») внимания;
- 2) *гипопроекция*, или рассеянность, – неспособность к сосредоточенному вниманию;
- 3) *истощаемость* – неспособность к длительному сосредоточенному вниманию;
- 4) *слабая распределяемость* – сосредоточенность только на ситуативном значимом объекте (сужение «поля внимания»);
- 5) *отвлекаемость* (*гиперметаморфоз*) – повышенная переключаемость внимания;
- 6) *застываемость* (*прикованность*) – сниженная переключаемость внимания.

2. ПАМЯТЬ

Практически все психические процессы и состояния по своим проявлениям и механизмам предполагают использование хранящейся в нервной системе человека информации, полученной по наследству или приобретенной в процессе индивидуальной жизнедеятельности информации, т. е. памяти. Вот поэтому рассмотрение этого психического явления предшествует всем другим.

Память представляет собой совокупность процессов, обеспечивающих восприятие, запечатление, хранение и воспроизведение (извлечение) информации. Поскольку последний компонент нередко выступает как критерий памяти, то к рассматриваемой совокупности следует отнести и забывание, под которым понимается то ли безвозвратная утрата информации, то ли невозможность при обычных условиях ее извлечения.

Существует много подходов к классификации видов памяти. Принято различать *социальную память* – способ сохранения и передачи через фольклор, технические средства, имея в виду литературу, электронные носители памяти; *генетическую память*, закодированную в молекулах нуклеиновых кислот и передаваемую от поколе-

ния к поколению, а также *фенотипическую память*, т. е. индивидуальный механизм запечатления и хранения информации на протяжении конкретного отрезка времени, соизмеримого с продолжительностью жизни индивида. В последующем пойдет речь только о такой, индивидуальной, фенотипической памяти.

По модальности запечатлеваемой информации выделяют *сенсорную*, или *образную*, *абстрактно-логическую* (к которой можно отнести и *вербальную*), *двигательную*, *эмоциональную* и *условно-рефлекторную* память. Эти же разновидности памяти также обозначают: *декларативная* (*эксплицитная*) память – запоминание объектов, событий, эпизодов, лиц, мест событий, и *процедурная* (*имплицитная*) – запоминание действий, моторных навыков, перцептуальных стратегий, условных рефлексов. Вместе с тем при анализе запечатленной человеком информации достаточно отчетливо выявляются все эти компоненты, т. е. в действительности всякая информация имеет комплексную характеристику.

По степени активности психических процессов говорят о *произвольной* и *непроизвольной*, или *механической* (правильнее было бы сказать, автоматической), памяти.

Для нас наиболее существенное значение представляет временная характеристика сохранения способности к воспроизведению запечатленной информации. С этой точки зрения различают следующие виды.

Сенсорная (*иконическая*, *следовая*) память, которая обеспечивает сохранение воспринятого образа на протяжении долей секунды. *Кратковременная* (*первичная*) память позволяет удерживать воспринятую информацию на протяжении около 20 с. *Долговременная* (*вторичная*) память простирается на очень большой временной диапазон, начиная от нескольких десятков (точнее, 20) секунд и простираясь на минуты, часы, дни, месяцы, годы. По всей видимости, это понятие включает несколько различных видов памяти. Так, в частности, во вторичной памяти выделяют еще *оперативную* память – пролонгированную кратковременную память, когда способность к воспроизведению продлевается на отрезок времени более 20 с под влиянием внутренней мотивации или каких-либо внешних обстоятельств. Так, например, студент, не занимавшийся регулярно на протяжении семестра, за 2–3 дня до экзамена «штурмует» предмет. И он действительно за этот промежуток времени усваивает громадное количество информации, которую порой даже с блеском воспроизводит на экзамене. Но после свершения этого события большая часть воспринятой информации утрачивается, что характерно для кратковременной памяти.

Выделяют еще так называемую вечную, или *третичную*, память, когда способность воспроизводить когда-то запечатленную информацию сохраняется на протяжении всей оставшейся жизни, например свое имя и имена ближайших родственников и т. п. И только в патопсихологических ситуациях разрушается и этот вид памяти.

Каждую из перечисленных форм памяти характеризуют также по объему запечатлеваемой информации. И по этому показателю колебания оказываются очень существенными. Так, для сенсорной памяти этот объем весьма велик и ограничивается по существу информационной емкостью самого воспринимаемого объекта с учетом возможностей соответствующей сенсорной системы. Однако только небольшая часть переходит в память кратковременную. Для большинства людей объем кратковременной памяти составляет 7 ± 2 блока информации. А вот объем блока может чрезвычайно

колебаться в зависимости от индивидуальных особенностей человека и главным образом – от уже хранящейся у него информации в долговременной памяти. Чем больше человек знает, тем крупнее у него эти блоки и, таким образом, оказывается различным объем кратковременной памяти, измеряемой в каких-то элементарных единицах. Для долговременной памяти характерен практически неограниченный ее потенциальный объем, заполнение которого до предела просто невозможно на протяжении реальной жизни человека. Нормальному человеку не угрожает опасность, что не останется места для запечатления новой информации.

Свособразным феноменом, который, очевидно, можно отнести к категории памяти, является *эйдетизм* (*eidos* – вид, образ, греч.), представляющий собой способность некоторых индивидов к сохранению и воспроизведению чрезвычайно яркого и детального образа воспринятых ранее предметов и явлений. Эта особенность чаще встречается у детей в дошкольном и младшем школьном возрасте, исчезая впоследствии. Однако эйдетизм встречается, хотя и очень редко, у взрослых, в частности у некоторых мнемоников, но может развиваться и на относительно ограниченный промежуток времени при измененных состояниях сознания.

Различные виды памяти имеют разные физиологические механизмы. Так, в частности, сенсорная (следовая) память может быть по существу идентифицирована с последовательными образами, развитие которых характерно практически для всех сенсорных систем. Наиболее отчетливо они проявляются в зрительном анализаторе, и потому они хорошо известны практически всем людям. Длительность такого образа зависит от интенсивности раздражителя и степени контраста, сохраняясь порой до нескольких секунд. Существование последовательных образов обусловлено постепенно затухающими следовыми процессами в изменении уровня поляризации мембран рецепторных и нейронных структур анализатора. Если условия складываются таким образом, что информация не переходит в регистры кратковременной или долговременной памяти, то эти следовые процессы безвозвратно исчезают, особенно когда воздействует новый сигнал. Явление эйдетизма, по всей видимости, по своим механизмам принципиально отлично от сенсорной памяти, несмотря на их некоторое сходство.

Первичная (кратковременная) память, очевидно, связана с циркуляцией (*реверберацией*) импульсов в структурах анализатора, особенно между областью зрительного бугра и корой больших полушарий. Для осуществления и особенно пролонгирования этой реверберации существенное значение имеет функционирование лимбической системы – гиппокампа и миндалевидного комплекса. При наличии каких-либо внешних обстоятельств или внутренних мотиваций эта реверберация может быть продлена на необходимый срок. По-видимому, это и есть механизм оперативной (ее еще иногда называют промежуточной) памяти. При отсутствии таких условий и индифферентности этой информации для субъекта такая циркуляция имеет длительность не более 20 с, но она может быть прервана новыми воздействиями, в таких случаях эта информация безвозвратно утрачивается.

Вторичная и третичная (долговременная) память связана со стойким запечатлением (*консолидацией*) в виде так называемых *энграмм*. В переводе с греческого языка это слово означает «внутренняя запись». Этим же термином в древности пользовались для обозначения восковых дощечек, на которые наносились какие-то знаки, чтобы не за-

быть их. Для образования таких энграмм непременным условием является достаточно длительная реверберация сигналов, связанных с информацией, находящейся в регистре первичной (кратковременной) памяти. Пролонгации реверберации способствуют следующие факторы. Во-первых, это неоднократное повторение воспринимаемой информации. Неслучайно с глубокой древности хорошо известно: *Repetitio est mater studiorum* – «Повторение – мать учения». Во-вторых, осмысливание этой информации, установление ее логической структуры или связи с уже хранящейся в долговременной памяти информацией, что резко сокращает количество необходимых повторений. В-третьих, установка на длительное запоминание. В-четвертых, высокий интерес к запоминаемому материалу, что даже без повторного восприятия значительно увеличивает длительность реверберации. Кроме того, существенное значение имеет функциональное состояние организма, степень утомления. Всем известно, что «на свежую голову» запомнить легче, однако для образования энграмм необходим сон, особенно «быстрый» сон. На процессы закрепления информации в долговременной памяти существенное влияние оказывает эмоциональный фон, связанный с этой информацией. Гораздо лучше запоминаются факты, имеющие положительную эмоциональную окраску, хуже – отрицательную, и еще хуже – не имеющие никакой эмоциональной окраски. Имеются некоторые достижения в улучшении памяти фармакологическими средствами, которые, однако, используются в медицинской практике, но не в повседневной жизни. Запоминание и воспроизведение зависят и от состояния сознания человека, что будет рассмотрено ниже.

Механизм самих энграмм понят не до конца. В настоящее время можно говорить о перестройках на уровне синапса, включая все звенья химической передачи, т. е. и синтез медиатора, и участие модуляторов, и свойства постсинаптической мембраны, особенно расположенных на ней фармакологических рецепторов. Представляется безусловной значимость нуклеиновых кислот (ДНК – дезоксирибонуклеиновой кислоты, РНК – рибонуклеиновой кислоты), которые обладают громадными возможностями химического кодирования как генетически закрепленной, так и приобретаемой в процессе индивидуальной жизнедеятельности информации. Не исключена возможность и некоторых структурных изменений, в частности разрастания пресинаптических терминалей или активизации «латентных» (не действующих) синапсов. Нет полной определенности относительно конкретного местонахождения энграмм. В настоящее время наиболее распространенной является точка зрения, что «хранилища» долговременной памяти представляют собой в морфофункциональном отношении свойство всей ассоциативной коры. Медицинская практика показывает, что нет таких ограниченных участков высших отделов мозга, поражение которых приводило бы к катастрофическим расстройствам памяти, в то время как диффузные поражения значительной массы мозга по достижении определенной степени (как это нередко встречается у весьма пожилых людей) приводят к ослаблению сначала кратковременной памяти, затем оперативной, долговременной и даже вечной. К числу ключевых структур относят также гиппокамп (морской конек), миндалы (миндалины) и лобию (префронтальную) кору.

Процесс забывания следует рассматривать в двух аспектах. Во-первых, забывание может быть по своей природе интерпретировано как «стирание» следов ранее хранимой информации. Для первичной памяти – это главным образом интерференция,

получение новой информации. Для вторичной и третичной памяти, которые характеризуются наличием энграмм, такого рода забывание обусловлено их разрушением в результате тех или иных воздействий. Во-вторых, забывание может быть связано с затруднением, а иногда и полной неспособностью к воспроизведению при сохранных энграммах. И только специальными способами (например, гипноз, некоторые фармакологические средства, электрическое раздражение при нейрохирургических операциях и т. п.) можно убедиться, что полностью информация не утрачена.

Все виды памяти – тренируемая функция. Конечно, врожденные мнестические способности у людей далеко не идентичны, но методически грамотно построенное достаточно упорное упражнение памяти обеспечивает достаточной степени без всяких ограничений профессиональную работоспособность людей.

Расстройства памяти весьма разнообразны, выделяют следующие их разновидности.

А. Амнезия – утрата памяти на события определенного промежутка времени.

1. Ретроградная амнезия – на непосредственно предшествующие события.

2. Антероградная амнезия – на события, последовавшие за состоянием нарушенного сознания.

3. Конградная амнезия – на события периода нарушенного сознания.

4. Перфорационная (палимпсесты) амнезия – на отдельные события периода алкогольного опьянения.

5. Фиксационная амнезия – на текущие события.

6. Прогрессирующая амнезия – нарастающее опустошение запасов памяти.

Б. Гипомнезия – снижение, ослабление памяти.

В. Гипермнезия – избирательное повышение памяти на отдельные события.

Г. Парамнезии – качественное искажение памяти.

1. Конфабуляции – ложные воспоминания:

фантастические;

замещающие.

2. Криптомнезии – стирание грани между реально имевшими место событиями и событиями, о которых больной услышал, прочитал или увидел:

ассоциируемые – услышанное, прочитанное вспоминается как имевшее место в действительности;

отчуждаемые – реально имевшие место события расцениваются как услышанные, прочитанные.

3. Псевдореминисценции – перенос реально имевших место событий во времени: в настоящее время; в прошлое.

3. НАУЧЕНИЕ

Одним из биологических аспектов психики является выработка новых форм реагирования на воздействия, семантическая значимость которых меняется или с которыми человек вообще раньше не сталкивался. Эту способность принято обозначать как *научение*, которое можно определить как совокупность процессов, обеспечивающих выработку и закрепление форм реагирования, адекватных физиологическим, биологи-

ческим и социальным потребностям. Следует иметь в виду, что это термин комплексный, объединяющий два понятия: *обучение* – обучающий и формы обучения, а также *учение* – обучаемый и условия обучения.

С точки зрения психофизиологии, т. е. процессов и механизмов, обеспечивающих научение, это явление комплексное. Оно включает потребность к научению, т. е. мотивационно-эмоциональную сферу; непроизвольное и произвольное внимание; восприятие; память; мышление; соотношение сознательного и бессознательного; автоматизацию навыков и некоторые другие.

С эволюционной точки зрения научение появилось на самом начальном этапе существования живых существ. Можно даже полагать, что научение явилось одним из механизмов, двигателей эволюции. На уровне целостного человеческого организма это положение находит отражение в том, что какие-то сравнительно простые формы научения (на клеточном уровне, например) сохранились и у людей, но они также трансформировались, усложнились до организменного уровня.

Принято различать три группы способов (механизмов) научения по степени участия в них организма как целого: 1) реактивное поведение; 2) оперантное поведение (или научение в результате оперантного обусловливания); 3) когнитивное научение (которое требует участия мыслительных процессов в обработке информации).

Реактивное поведение (пассивное научение). Проявляется в том, что организм реагирует пассивно, но при этом трансформируются нейронные цепи и формируются новые следы памяти. Среди разновидностей реактивного поведения различают: а) привыкание; б) сенситизацию; в) импринтинг; г) условные рефлексы; д) искусственные стабильные функциональные связи.

Привыкание (или габитуация) заключается в том, что организм в результате изменений на уровне рецепторов или ретикулярной формации «научается» игнорировать какой-то повторный или постоянно действующий раздражитель, «убедившись», что он не имеет особого значения для той деятельности, которая в данный момент осуществляется.

Сенситизация представляет собой процесс противоположный. Повторение значимого стимула ведет к более сильной активации организма, который становится все более и более чувствительным к данному стимулу.

Импринтинг (запечатление) – наследственно запрограммированное и необратимое формирование определенной специфической формы реагирования. Например, привязанность некоторых новорожденных животных к первому движущемуся объекту, который попадет в его поле зрения в первые часы жизни.

Условные рефлексы (классическое обусловливание, ассоциативное обусловливание). Этой форме ниже отдельно будет уделено особое внимание, поскольку с ней связано само возникновение физиологии высшей нервной деятельности.

Искусственные стабильные функциональные связи (АСФС) представляют собой закрепление в долговременной памяти связи между фармакологическим и физическим (фотостимуляция) эффектами после однократного их сочетания.

Оперантное поведение (активное экспериментирование, инструментальное обусловливание). Представляет собой закрепление тех действий, последствия которых для организма желательны, и отказ от действий, приводящих к нежелательным

последствиям. Различают три разновидности этого типа научения: а) метод проб и ошибок; б) формирование автоматизированных реакций и в) подражание.

Научение методом проб и ошибок. Заключается в том, что, перебирая способы достижения цели (преодоления препятствий), человек отказывается от неэффективных и в конце концов находит решение задачи. Такой способ был впервые описан американским исследователем Торндайком в конце XIX в. и достаточно подробно изучен американским бихевиористом Скиннером.

Формирование реакций – создание очень сложных поведенческих реакций поэтапно. Каждый этап при этом подкрепляется (положительное и отрицательное подкрепление, угасание, дифференцировка, генерализация). На этой основе Скиннер выдвинул концепцию программированного обучения, первоначальное увлечение которой сменилось разочарованием вследствие низкой эффективности этого метода обучения.

Подражание представляет собой научение путем наблюдения и воспроизведения действий модели, не всегда понимая их значение. Оно свойственно в основном приматам. Различают две формы: чистое подражание и викарное научение, т. е. с пониманием.

Когнитивное научение в эволюционном отношении – наиболее поздний и наиболее эффективный тип научения. В полном объеме такое научение присуще только людям, хотя какие-то его эволюционные предшественники или отдельные элементы мы можем выделить и у высших животных. Различают следующие формы когнитивного научения: а) латентное научение; б) обучение сложным психомоторным навыкам; в) инсайт и г) научение путем рассуждений.

Латентное научение – аналитическая обработка поступающей информации и уже имеющейся (хранящейся) в памяти и на этой основе выбор адекватной реакции.

Обучение сложным психомоторным навыкам, которыми человек на протяжении своей жизни овладевает в громаднейшем количестве в зависимости от индивидуальных особенностей организации психомоторной активности, образа жизни, профессии и т. п. Это обучение проходит через ряд стадий. К ним относятся: когнитивная стратегия (выбор программы), ассоциативная (проверка и совершенствование этой программы) и автономная, когда психомоторный навык переходит на уровень автоматизма с ослаблением или полным отсутствием контроля сознания.

Инсайт (от англ. *insight* – прозрение, проникновение; во французской литературе идентичный ему термин – «интуиция»), сущность которого заключается в том, что информация, «разбросанная» в памяти, как бы объединяется и используется в новой интеграции. Человеку кажется, что решение приходит спонтанно, хотя на самом деле, конечно, это не так, а, скорее всего, результат подсознательной аналитико-синтетической деятельности.

Научение путем рассуждений, т. е. посредством мыслительного процесса. Фундаментом для мышления служит перцептивное научение (опознание образа) и концептуальное научение (абстрагирование и обобщение).

Для отдельных форм научения в процессе развития существуют критические периоды, когда организм наиболее чувствителен к этим формам. Один из наиболее ярких примеров – первичное усвоение языка. Некоторые виды поведения, информация, усвоенные в каком-то особом состоянии сознания, могут не проявляться в состоянии

активного бодрствования, но проявляются вновь, когда организм возвращается в это специфическое состояние (например, сомнамбулизм, гипноз, под воздействием некоторых психотропных веществ). В процессе обучения могут развиваться различные формы взаимодействия с ранее усвоенными знаниями и навыками. В частности, явление переноса – облегчение обучения на основе ранее приобретенных опыта и знаний и противоположное ему затруднение при перестройке, переделке очень прочно усвоенных стереотипов.

Механизмы научения весьма разнообразны по характеру физиологических процессов и вовлекаемых структур нервной системы. На уровне нейрона это проявляется в изменении уровня поляризации мембран – длительная деполяризация или гиперполяризация. На уровне межнейронного взаимодействия – изменение активности кальциевых каналов, что приводит к изменению медиаторной активности; рост синаптических терминалий; изменение состояния синаптических структур и происходящих в них процессов, особенно касающихся ацетилхолина и глутамата.

Среди структур мозга, имеющих непосредственное отношение к процессам научения (скорость, объем, эффективность), в первую очередь следует выделить специфическую активирующую систему мозга, образования лимбической системы (гиппокамп, миндалины), лобно-височные отделы мозга и другие ассоциативные зоны коры с учетом функциональной специализации правого и левого полушарий. У правой усвоение абстрактно-логической информации связано в большей степени с левым полушарием, а наглядно-образная, эмоциональная окраска – с правым. Среди факторов, влияющих на научение человека, существенное значение имеют возраст, мотивация, состояние таких психических функций, как внимание, память, мышление и др., а также индивидуальные особенности (способности).

Как отмечалось выше, среди форм и механизмов научения заслуживает особого внимания условный рефлекс. Термин этот впервые был введен И. П. Павловым; им, его многочисленными сотрудниками и учениками дана всесторонняя характеристика этого явления, вскрыты нейрофизиологические механизмы. По мнению И. П. Павлова, условный рефлекс является основным механизмом психической деятельности (в его терминологии – высшей нервной деятельности) и основным методом ее изучения. Вместе с тем необходимо заметить, что сама фактология этого явления не была принципиально новой, что и обусловило существование иных терминов, указанных выше, но используемых гораздо реже, особенно в отечественной учебной и научной литературе.

Условный рефлекс может сформироваться только на базе безусловного рефлекса, т. е. врожденной, передаваемой по наследству нервно-рефлекторной реакции на воздействие факторов внешней или внутренней среды. Безусловный рефлекс – это эволюционное приобретение, которое обеспечивает адекватное реагирование представителей конкретного вида животных на биологически существенные для него факторы.

Морфологической основой рефлекса является рефлекторная дуга. На протяжении последнего столетия была показана исключительная значимость обратной связи в осуществлении рефлекторной реакции, вот почему в последнее время принято использовать термин «рефлекторное кольцо», схема которого представлена на рис. 91.

Передаваемые по наследству безусловные рефлексы у человека осуществляются как на бессознательном, так и осознанном уровне, поэтому в различной степени они находятся под произвольным управлением, однако принципиальная возможность влияния на их протекание со стороны высших отделов центральной нервной системы в настоящее время сомнений не вызывает. Данное обстоятельство составляет один из механизмов психосоматических взаимоотношений.

Условный рефлекс – это выработанная в процессе индивидуальной жизнедеятельности нервно-рефлекторная реакция на воздействие факторов внешней или внутренней среды с обязательным участием коры головного мозга.

Биологическая значимость условного рефлекса заключается в его пластичности, позволяющей вырабатывать не имеющие генетической предопределенности формы реагирования на факторы, имеющие временную (иногда достаточно кратковременную, иногда очень длительную) физиологическую значимость для конкретного индивида. Принципиальное отличие условного рефлекса от безусловного заключается в том, что он не является врожденным, а возникает при определенных условиях (рассматриваемых ниже) и исчезает, когда в такой форме реагирования отпадает физиологическая необходимость, т. е. представляет собой не видовую, а индивидуальную форму реагирования.

Образование условного рефлекса требует соблюдения следующих условий.

1. Условный рефлекс может сформироваться только на базе конкретного безусловного рефлекса, имеющего достаточно высокую физиологическую значимость.
2. Наличие относительно индифферентного раздражителя, находящегося в определенных временных и силовых отношениях с безусловным раздражителем, имеющим по отношению к нему сигнальное значение, для таких условий обозначаемого как *условный раздражитель*.
3. Условный раздражитель по началу действия должен несколько предшествовать безусловному, но по физиологической силе быть слабее его.
4. Должно быть реализовано необходимое количество сочетаний условного и безусловного раздражителей.
5. Организм, в частности его нервная система, должен находиться в состоянии достаточного уровня бодрствования, т. е. в состоянии функционального покоя или пассивного бодрствования.

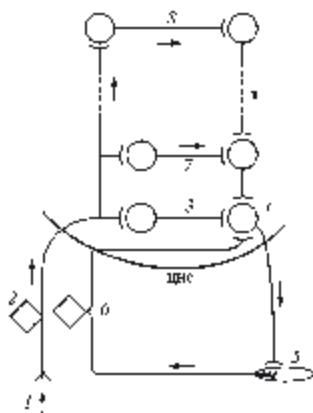


Рис. 91. Схема дуги (кольца) безусловного рефлекса:

1 – безусловный раздражитель; 2 – афферентный нейрон (афферентное звено); 3 – центральный (ассоциативный, вставочный) нейрон; 4 – эфферентный нейрон (эфферентное звено); 5 – исполнительный орган (эффektor); 6 – обратная (сенсорная) связь; 7 – надсегментарный уровень первого порядка; 8 – корковое представление безусловного рефлекса

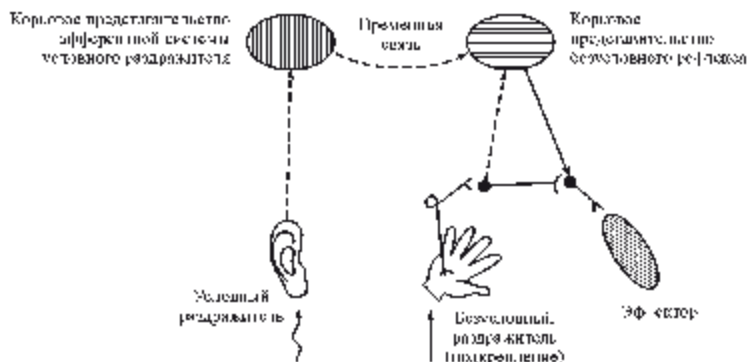


Рис. 92. Структурно-функциональная схема дуги условного рефлекса

6. В ситуации, при которой вырабатывается условный рефлекс, должны быть исключены всякие посторонние раздражители, исходящие из окружающей или внутренней среды.

При соблюдении таких условий и формируется условный рефлекс, структурно-функциональная схема которого показана на рис. 92.

На данной схеме в качестве основы выбран оборонительный (защитный) безусловный рефлекс – укол кисти (безусловный раздражитель), который вызывает сокращение определенных мышц (эффектор), что координируется и контролируется соответствующим участком коры головного мозга (корковое представительство безусловного рефлекса). Это врожденный механизм. На несколько долей секунды раньше укола действует звуковой сигнал (условный раздражитель), информация о котором достигает соответствующего коркового представительства. Эта система также врожденная. При соблюдении вышеперечисленных условий происходит замыкание между этими участками коры, возникает временная связь, что и знаменует образование условного рефлекса. Это проявляется в том, что звуковой сигнал (без укола) вызывает отдергивание руки. В этой схеме только временная связь является вырабатываемым элементом.

Условные рефлексы принято классифицировать по ряду признаков. Наиболее часто используемые из них следующие:

а) по биологической значимости: 1) пищевые; 2) половые; 3) оборонительные;

б) по виду рецепторов, воспринимающих условный раздражитель: 1) экстероцептивные; 2) интероцептивные; 3) проприоцептивные;

в) по характеру ответной реакции: 1) двигательные; 2) сокоотделительные; 3) дыхательные; 4) сосудистые; 5) сердечные и многие, многие другие, так как условный рефлекс можно выработать практически в связи с любым (осознаваемым и неосознаваемым, соматическим и вегетативным) актом жизнедеятельности;

г) по степени естественности связи условного и безусловного раздражителей:

1) натуральные, например слюноотделение на запах мяса, ведь запах – естественный

признак мяса, но здесь он выступает в качестве условного раздражителя; 2) искусственные, например слюноотделение на звонок, где искусственность сигнальности звонка по отношению к пище достаточно очевидна. Примечательно, что натуральные условные рефлексы вырабатываются порой с одного сочетания в отличие от искусственных, когда требуется иногда не один десяток сочетаний. Существует точка зрения, что натуральные условные рефлексы являются переходной формой от безусловных к условным рефлексам;

д) по качественной характеристике ответной реакции: 1) положительные – появление или усиление какой-либо физиологической активности; 2) отрицательные – ослабление или полное прекращение такой активности в ответ на действие условного раздражителя.

Существуют и другие признаки классификации условных рефлексов: обстоятельства образования, род сигнала, состав сигнала, род подкрепления, отношение во времени условного раздражителя и подкрепления и некоторые другие.

Замечательным свойством условных рефлексов, имеющим чрезвычайное значение в обеспечении приспособления организма к меняющимся условиям окружающей среды, является *торможение условных рефлексов*. Различают безусловное (внешнее), условное (внутреннее) и охранительное торможение.

Безусловное (внешнее) торможение. Характеризуется ослаблением, замедлением или полным прекращением условно-рефлекторной деятельности при появлении какого-то нового раздражителя, вызывающего ориентировочную реакцию. Выделяют постоянный тормоз, когда новый раздражитель настолько силен, что всегда подавляет условный рефлекс, и гаснущий тормоз, когда этот тормозной эффект постепенно ослабевает и исчезает полностью. Сравните, как влияет на протекание пищеварительного условного рефлекса у женщины-матери какой-либо звук средней интенсивности (индифферентный по своей значимости) и крик о помощи ее ребенка.

Условное (внутреннее) торможение. Характеризуется необходимостью его выработки. Различают следующие его виды. Угасательное – когда условный раздражитель перестают подкреплять безусловным. По способу выработки различают острое и хроническое угашение. Дифференцировочное – выработка способности различать очень сходные раздражители с реакцией только на один из них. Условный тормоз – выработка нового рефлекса, проявляющегося в торможении какого-то определенного, ранее сформированного условного рефлекса. Торможение запаздывания – постепенное увеличение промежутка времени между началом действия условного и безусловного раздражителей.

Охранительное (запредельное) торможение. Занимает промежуточное положение между условным и безусловными видами торможения. Оно проявляется тогда, когда условный раздражитель (но это свойство распространяется и на безусловные раздражители) достигает чрезвычайной интенсивности, что приводит не к развитию условно-рефлекторного ответа, а наоборот – к ослаблению или исчезновению его. Сравните с известным в психологии феноменом, описанным американскими исследователями Р. Иерксом и Дж. Додсоном.

Механизм условного рефлекса является универсальным для очень многих представителей животного мира, но с естественными видовыми отклонениями. Условно-рефлекторную деятельность человека характеризуют следующие особенности.

1. Скорость выработки (количество необходимых сочетаний) в зависимости от социально-психологической значимости ситуации может существенно колебаться в ту или другую сторону.

2. По этой же причине хорошо выработанный условный рефлекс может временно или необратимо исчезнуть или быть ослабленным.

3. В качестве условного раздражителя может выступать слово, заменяя действия какого-либо конкретного материального фактора.

4. У человека несравненно гораздо более высокая способность к выработке сложных, очень сложных и чрезвычайно сложных условных рефлексов.

Таким образом, проблема научения является одной из фундаментальных в психологии вообще и психофизиологии в частности, поскольку она дает возможности для понимания психической адаптации человека к условиям существования, сколь бы они ни были необычными, своеобразными, чрезвычайными.

4. ЭМОЦИИ

Практически неизменным компонентом всех видов психических процессов и состояний, всех видов человеческой активности являются эмоции (*emovere* – возбуждать, волновать, лат.). Науки о человеке (психология, физиология, медицина и др.) дают толкование этого термина с присущей им естественной ограниченностью. Для понимания целостной сущности этого феномена представляется целесообразным объединение всех этих подходов. С такой точки зрения эмоции являются интегральными реакциями организма на воздействие факторов внешней и внутренней среды, а также результаты собственной деятельности, проявляющиеся в субъективных переживаниях той или иной модальности и интенсивности (типа ярости, страха, радости и др.), специфическими двигательными реакциями (мимика и жесты) и неспецифическими сдвигами в деятельности внутренних органов.

Эмоции в известной степени являются собирательным термином, объединяющим довольно разнообразный круг субъективных переживаний. Нередко выделяют так называемые фундаментальные эмоции. К ним относят интерес, радость, удивление, горе, гнев, отвращение, презрение, страх, стыд, вину и некоторые другие. По степени выраженности и длительности различают чувства, настроения, аффекты, переживания. С точки зрения индивидуальной субъективной характеристики все эти термины достаточно хорошо понятны, но очень трудно объяснимые с точки зрения конкретных механизмов, их обеспечивающих.

Хорошо также понятно разделение эмоций на положительные и отрицательные, на чем базируется информационная теория эмоций академика П. В. Симонова. Сущность ее выражена достаточно простой смысловой, но в математическом отношении несостоятельной формулой:

$$\mathcal{E} = f \cdot [\Pi (I_a - I_c) \cdot \dots],$$

где \mathcal{E} – эмоция, ее степень, качество и знак; Π – сила и качество актуальной потребности; I_a – информация о средствах, прогностически необходимых для удовлетворения актуальной потребности; I_c – информация о средствах, которыми располагает субъект в данный момент.

Можно с достаточной определенностью говорить о степени выраженности эмоций. Применительно к психически здоровому человеку вряд ли допустимо полагать о полном отсутствии эмоций в состоянии бодрствования. Точкой отсчета следует считать слабую степень выраженности, когда эмоциональные факторы также незначительны по своей выраженности. При переходе к активной деятельности, которая всегда характеризуется наличием тех или иных мотиваций, информационными особенностями, затрудняющими деятельность условиями, принято говорить об *эмоциональном напряжении*, которое оказывает положительное влияние на эффективность деятельности. С возрастанием напряжения производительность растет. Когда же сложности становятся очень трудно преодолимыми или непреодолимыми – при сильно выраженном дефиците информации или времени, при чрезвычайной интенсивности мотивации, степень выраженности эмоций достигает *эмоциональной напряженности*. Такое состояние уже отрицательно отражается на эффективности деятельности, она начинает падать. Эта закономерность была обнаружена в 1908 г. американскими исследователями Р. Йерксом и Дж. Додсоном.

В экстремальных условиях, при наличии витальной угрозы (угрозы жизни) степень психического напряжения достигает стадии эмоционального стресса, при котором развивается резко выраженный дисбаланс в деятельности физиологических систем. Такое состояние рассматривается как патологическое, болезненное и является причиной развития заболеваний, относящихся к группе психосоматических, как, например, гипертоническая болезнь, язвенная болезнь желудка или двенадцатиперстной кишки, ишемическая болезнь сердца и др. В отдельных случаях при особенно неблагоприятных условиях может наступить даже эмоциональная смерть.

Однако в основной части своего силового диапазона эмоции эволюционно закрепились как реакция, способствующая наиболее адекватному в качественном и силовом отношении реагированию организма на весь комплекс воздействующих на него факторов. В этом смысле различают следующие функции эмоций:

- *отражательно-оценочную*, т. е. переживание индивидуальной значимости ситуации;
- *подкрепляющую*, т. е. оказывающую положительное влияние на память, процессы обучения, усвоения новых навыков;
- *переключающую* – влияние эмоций на структуру поведения (деятельности) на основе выделения доминирующей потребности;
- *активационно-интегративную*, или *компенсаторную*, функцию, которая заключается в стимулирующем влиянии на конкретные двигательные и вегетативные системы;
- *интегрирующую*, направленную на формирование и поддержание длительных функциональных состояний;
- *коммуникативную* – передача информации, общение через внешние проявления поведенческих реакций.

Поскольку эмоции включают весьма обширный круг психических явлений, то их формы, проявления, характеристики весьма разнообразны. Вот поэтому в настоящее время не существует общепринятой классификации эмоций. Достаточно удобным в теоретическом и практическом аспектах является выделение следующих критериев и разновидностей эмоций (не включая сюда формы нарушения эмоций, которые будут рассмотрены ниже).

I. По происхождению.

1. *Биологические эмоции*, связанные с переживанием физиологических потребностей – голод, жажда, половое влечение и др.

2. *Высшие (социальные) эмоции*, связанные с переживанием духовных потребностей – этические, эстетические, деятельностные, патриотизм и др.

II. По форме.

1. *Эмоциональные процессы* – эмоциональный тон ощущений, эмоциональные реакции (собственно эмоции) – страх, гнев, печаль, радость и др.

2. *Эмоциональные состояния* – настроения, чувства, страсти, аффекты.

3. *Эмоциональные свойства личности* – эмоциональная возбудимость, эмоциональная импульсивность, впечатлительность, невозмутимость, сентиментальность.

III. По знаку (субъективной оценке) – положительные и отрицательные.

IV. По степени выраженности – слововыраженные, умеренные, эмоциональное напряжение, эмоциональная напряженность, эмоциональный стресс (нередко обозначаемый как аффект).

V. По мобилизирующему эффекту – стенические и астенические, т. е. повышающие и понижающие эффективность деятельности.

В психологии существует представление о *фундаментальных эмоциях*. К последним относят интерес, радость, удивление, горе, гнев, отвращение, презрение, страх, стыд, вину и некоторые другие.

В филогенетическом отношении имеются все основания полагать, что эта функция сформировалась достаточно давно, что в определенной степени «роднит» человека с другими представителями животного мира. С позиций онтогенеза устоялась точка зрения, что хотя первооснова эмоций закреплена генетически, но она трансформируется в процессе индивидуальной жизнедеятельности, а также под влиянием патологических процессов.

При всем многообразии проявлений эмоций в них можно выделить три основных компонента – субъективные переживания, двигательные проявления и изменения в деятельности внутренних органов.

Субъективные переживания – компонент, объективная оценка которого наиболее затруднительна, но для человека она в то же время и наиболее существенна. Это стержневая основа описываемого явления. Будучи по своему генезу первичным или вторичным звеном, причиной или следствием, субъективные переживания представляют высший уровень комплексной реакции человека. Вместе с тем этот компонент без специального обучения плохо поддается внутреннему контролю и управлению.

Двигательный компонент проявляется в весьма специфических по форме мимике, жестах, плаче, смехе, других элементах двигательного поведения. Эти реакции настолько информативны, что рассматриваются как один из каналов коммуникативной функции, который не утратил своей значимости и для человека, обладающего вербальной коммуникацией. Вместе с тем данные проявления в наибольшей степени подвержены произвольному контролю. Для большинства людей не представляет больших трудностей подавить (или наоборот – имитировать) те или иные двигательные проявления эмоций. С большим трудом поддается контролю и коррекции речевой компонент (тембр, громкость, скорость).

Чрезвычайным разнообразием с маловыразительной спецификой и очень низкой управляемостью характеризуются изменения в деятельности внутренних органов. Это связано с тем, что эмоции меняют тонус симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы, что зависит не столько от модальности, сколько от силы эмоций. В результате происходят выраженные изменения в деятельности эндокринной системы. Прежде всего, в передней доле гипофиза, надпочечниках (коркового и мозгового вещества), щитовидной железы, половых желез, вилочковой железы и др. Следствием являются выраженные изменения в деятельности внутренних органов, касающиеся состава крови, кровообращения, дыхания, пищеварения, терморегуляции, выделения и др. Эти изменения вторично влияют на состояние психики. Отсюда известный неразрешимый вопрос: я плачу, потому что мне грустно, или мне грустно, потому что я плачу.

В формировании эмоций принимают участие весьма разнообразные физиологические механизмы в их очень сложном взаимодействии. На примере эмоции ярко проявляются психосоматическое единство и взаимодействие, взаимные влияния и интеграция нервных и гуморальных механизмов.

К настоящему времени пока еще не сложились общепринятые представления о морфофункциональной организации эмоций, хотя и накоплен достаточно богатый фактический материал (Дарвин Ч., 1872; Джеймс У., 1884; Ланге К., 1885; Кеннон У., 1927; Бард В., 1934; Пейпец Дж., 1937; Мак-Лин П., 1949; Линдсли Д., 1951 и др.), на основании которого выделяют ряд структур, играющих ключевую роль в механизмах эмоций. К ним относятся следующие:

- * *гипоталамус* (подбугорье промежуточного мозга) – интеграция моторных, вегетативных и эндокринных компонентов (активирующая и интегративная функции);
- * *миндаловые ядра* – обеспечивают реагирование на внутренние эмоциональные факторы (переключающая функция);
- * *гиппокамп* – обработка внешних сигналов, сопоставление их с опытом, научением, выполняя роль фильтра новизны и сопоставления (подкрепляющая функция);
- * *структуры новой коры* (фронтальные, височные и височные отделы) (отражательно-оценочная функция). При этом формирование положительных эмоций связано с левой фронтальной корой, а отрицательных – с правой фронтальной корой.

Имеется определенная зависимость между модальностью эмоций и нейрохимическими процессами в мозговых структурах. Так, в частности, депрессия связана с дефицитом моноаминергических путей (норэпинефрин и серотонин). Чувство страха связывают с повышением уровня норэпинефрина, а также дефицитом гамма-аминомасляной кислоты и серотонина в миндалевидном комплексе. Агрессия наблюдается при избытке ацетилхолина в латеральном гипоталамусе и недостатке серотонина в лимбической системе. К развитию чувства удовольствия причастны базальные ганглии с участием дофамина, а также такие биологически активные вещества, как энкефалин и эндорфины. Панические атаки, генерализованная тревога, фобии (страхи) отмечаются при дефиците гамма-аминомасляной кислоты и серотонина. Один и тот же гормон (медиатор) в зависимости от обстановки может вызывать различные переживания. В частности, и гнев, и эйфория связаны с адреналином.

Было бы очень большим упрощением связывать определенный вид эмоций с каким-либо конкретным медиатором, гормоном или другими биологически активными

веществами. По всей видимости, специфичность структур в сочетании с нейрохимической специфичностью, разнообразной афферентацией, мнестическими и эвристическими процессами и порождают трудно перечислимое множество чувств, переживаний, настроений и других проявлений эмоций.

Спектр эмоциональных состояний и переживаний очень разнообразен и в норме, и еще более в условиях патологии, что обусловило появление и использование многих специфических терминов в учебной и научной литературе. Это в значительной степени связано с принципами различных научных школ. С известной долей компромисса представляется целесообразным дать пояснения наиболее часто употребляемым из них.

I. По выраженности и длительности:

1) аффект – кратковременная и сильная эмоциональная (положительная или отрицательная) реакция, сопровождающаяся выраженными соматовегетативными проявлениями;

2) настроение – устойчивое (и даже застойное) эмоциональное состояние.

II. Сниженное настроение:

1) гипотимия – пониженное настроение;

2) тоска – душевная тревога, соединенная с грустью и скукой;

3) дистимия – неустойчивое настроение, преимущественно отрицательное;

4) дисфория – тоскливо-злобное настроение, раздражение, досада;

5) тревога – немотивированное беспокойство;

6) страх – выраженная немотивированная тревога;

7) фобии – навязчивые страхи.

III. Повышенное настроение:

1) гипертимия;

2) эйфория – повышенное настроение, сочетающееся с беспечной радостью, благодушием;

3) мбрия (глупость, греч.) – беспечность, дурашливость;

4) экстаз – крайняя степень экзальтированно-восторженного настроения.

IV. Неустойчивость эмоциональной сферы:

1) эмоциональная неустойчивость;

2) эмоциональная лабильность;

3) слабодушие.

V. Качественное искажение эмоций:

1) эмоциональное оскудение;

2) эмоциональная тупость;

3) апатия – форма психологической защиты, характеризующаяся «отключением эмоций»;

4) психическая анестезия;

5) паратимия (неадекватный аффект) – качественно неадекватное причине эмоциональное реагирование;

6) фрустрация – состояние психологического напряжения, возникающее в конфликтной ситуации;

7) депрессия – аффективное состояние, характеризующееся отрицательным эмоциональным фоном, изменением мотивационной сферы, когнитивных представлений и общей пассивностью поведения.

5. РЕЧЬ

Речь относится к числу психических функций, принципиально отличающих человека от других представителей животного мира. Речь обычно определяют через ее коммуникативную способность, т. е. как исторически сложившуюся форму общения людей с помощью звуковых и зрительных знаков, благодаря чему возникла возможность передавать информацию не только непосредственно от человека к человеку, но и на гигантские расстояния, а также получать из прошлого и передавать в будущее. Вместе с тем, помимо коммуникативной функции, речь имеет отношение и к другим явлениям. Хорошо понятна мнестическая функция речи, поскольку перевод информации в регистры первичной и вторичной памяти происходит при непрерывной ее вербализации. Речь имеет непосредственное отношение к сознательным формам психической и произвольной деятельности (регулирующая функция). В настоящее время установлена непосредственная связь речи и мышления (мыслительная функция).

Принято считать, что речь появилась у людей 50 000 лет назад. Однако это не просто ориентировочная цифра. Если подходить к формированию речи как коммуникативной функции, то эта способность возникла гораздо раньше. Как считает современный отечественный исследователь Л. А. Фирсов, следует выделять, прежде всего, *первичный язык*, заключающийся в том, что само поведение животного и человека, внешние проявления эмоций, изменение формы, величины, цвета определенных частей тела, врожденные коммуникативные сигналы (голосовые, мимические, позы, жестикация и др.) представляют допонятийный уровень отражения действительности, допонятийный вид речи.

Вторичный язык – это уже понятийный уровень отражения. В нем выделяют стадию А, общую для человека и животных (по крайней мере, внешне), – довербальные понятия, и стадию Б, присущую только человеку, – вербальные понятия. Описаны отдельные случаи (с высшими обезьянами), в которых отмечается в достаточно упрощенном варианте установление речевого контакта. «Чемпионом» в этом смысле являются африканские шимпанзе-пигмеи (волово), одна из представительниц которых усвоила 150 английских слов. Конечно же, эту частную ситуацию и проблему в целом нельзя путать с одним из способов дрессировки животных на словесные команды.

Одним из важнейших отличий языка человека от «языка» животных является создание внешних знаков своего языка (алфавит, система счисления и пр.), которые являются одним из механизмов исторической памяти.

До настоящего времени очень много сложных вопросов относительно природы речи. И есть все основания полагать, что самой конструктивной оказалась позиция выдающегося исследователя физиологии психической деятельности И. П. Павлова, который в 1932 г. сформулировал концепцию о сигнальных системах действительности. Под *первой сигнальной системой* он понимал условно-рефлекторное реагирование через непосредственное восприятие энергии условных раздражителей. *Вторая сигнальная система* обеспечивает реагирование на сигнальное значение при замене конкретного раздражителя словом, обозначающим его.

Формирование речи возможно только при пребывании ребенка в человеческой языковой среде в начальном периоде его развития, до 10 лет. Это критический возраст,

при превышении которого способность усвоения языка первичным (материнским) способом резко падает. Естественно, что при этом столь же резко страдают и другие психические функции, связанные с речью. Дети очень рано усваивают лингвистическую компетентность, т. е. обнаруживают способность к неявному знанию закономерностей языка. Эти способности касаются трех сторон речи: фонологии (звуки), синтаксиса (комбинации слов) и семантики (понимание значения слов и фраз). Существует общая для всех языков глубинная структура речи, на которую насаивается поверхностная структура, характерная для конкретного языка. Способность трансформировать глубинную структуру в поверхностную формируется постепенно в период от 6 до 12 лет.

При развитии речевой функции у человека необходимо различать развитие сенсорной речи (т. е. понимания) и развитие экспрессивной речи (т. е. способности говорить). Способность понимать речь проявляется у ребенка уже во втором полугодии. Первоначально слово воспринимается только в комплексе раздражителей (личность говорящего, жесты, интонация и т. п.) и, как правило, является сигналом двигательной реакции. Затем слово само по себе начинает приобретать сигнальное значение, происходит обобщение его как сигнала, т. е. интеграция. Различают четыре степени интеграции слова. Первая степень – слово заменяет чувственный образ определенного предмета («ляля» – вот только эта кукла). Она доступна детям конца первого – начала второго года жизни. Вторая степень – слово заменяет несколько чувственных образов однородных предметов («ляля» – относится уже к нескольким одинаковым куклам). Этот уровень обобщения может быть достигнут к концу второго года. Третья степень – слово заменяет ряд чувственных образов разнородных предметов («игрушка» – это и кукла, и мяч, и кубики, и т. п.). Развивается не ранее третьего года. Четвертая степень – в слове сведен ряд обобщений предыдущих степеней («вещь» – игрушка, одежда, еда и т. п.). Развивается на пятом году жизни.

Развитие экспрессивной речи в значительной мере (с точки зрения сигнального значения) идет параллельно. Фонетическое приближение лепета ребенка к звукам речи отчетливо выражено во втором полугодии. До этого дети всех национальностей «гуляют» совершенно одинаково. Возраст, в котором происходит формирование второй сигнальной системы, является также наиболее благоприятным для изучения иностранных языков. Ребенок овладевает тем языком, на котором говорят окружающие, вне зависимости от своей национальной принадлежности. Это первичный (материнский) способ изучения языка, и он базируется на первой сигнальной системе по очень простой схеме: чувственный образ → слово. Кроме того, существует вторичный способ, который основан на знании родного языка. Схема при этом усложняется: чувственный образ → слово на родном языке → слово на иностранном языке. Обучение таким способом не только взрослых, но и детей гораздо менее эффективно. Здесь просматривается попытка сформировать у человека «третью сигнальную систему», для чего нет физиологической основы. Вот почему изучение иностранного языка взрослыми привычным способом (т. е. без эквивалента на родном языке) более эффективно.

Ввиду сложности явления комплексным оказывается и сам термин. Ранее говорилось о сенсорной и экспрессивной речи. К этому следует добавить, что еще выделяют импрессивную речь – процесс, обратный экспрессивной речи и состоящий в декодировании речевого высказывания и выделении содержащейся в нем мысли.

Кроме того, исследования лингвистов, психолингвистов, нейропсихологов, психофизиологов позволяют выделять виды речи с точки зрения ее генеза и связи с другими психическими процессами. В таком смысле можно говорить о цепи тесно взаимосвязанных этапов речеобразования.

1. Внешняя речь, и семантически и физически обращенная к субъекту, с которым устанавливается коммуникация.

2. Внешняя речь, ни к кому не обращенная, которая предполагает, но не имеет конкретного субъекта.

3. Шепотная речь, переходящая в неразборчивый шепот или бормотание.

4. Внутренняя речь – «произношение про себя» полной фразы в том же масштабе времени, может быть, несколько быстрее (как при чтении) и с сохранением полного словесного содержания и синтаксической формы.

5. Сжатая внутренняя речь, во много раз короче по длительности, без четкой словесной и синтаксической структуры, но без утраты смысла.

6. По-видимому, такую «спрессованную речь» уже можно представить как процесс мышления.

На базе современных представлений о закономерностях речевого высказывания возникла комплексная дисциплина *психолингвистика*, которая изучает обусловленность процессов речи и ее восприятия структурой соответствующего языка (или языка вообще). Разделами ее являются фонология, синтаксис, семантика. Демонстрацией таких закономерностей может служить пример, используемый известным отечественным языковедом Л. В. Щербой, который предлагал студентам провести фонологический и синтаксический анализ такого «высказывания»: «Глокая куздра штеко будланула бокра и курдячит бокренка».

На основании богатого клинического материала можно составить нейропсихологическую картину речи, ее нейрофизиологические механизмы. Анализ этих материалов показывает, что сенсорная речь связана с корковыми проекциями зрительного, слухового и кожного анализаторов (в случае слуха для слепых), а также описанным немецким психиатром и невропатологом К. Вернике центром, расположенным в задней трети верхней височной извилины слева (центр Вернике, центр понимания речи).

Экспрессивная речь в решающей степени зависит от участка, описанного французским антропологом и хирургом П. Брока. Этот участок находится в задней трети нижней лобной извилины слева (центр Брока, центр экспрессивной речи). Функционирование этого центра детерминировано как информацией, полученной от принятого речевого сигнала, так и внутренними побудительными причинами, мотивацией. Взаимоотношения между этими структурами схематически показаны на рис. 93.

Клинический опыт свидетельствует также о том, что для обеспечения речевых функций у правой ведущую роль играет левое полушарие, однако такое соотношение формируется у ребенка после четырех лет. Это следует понимать как подтверждение, что левополушарные структуры обеспечивают аналитическую, абстрактно-логическую составляющую речевой функции. От участия правого полушария зависит эмоционально-образный компонент речи.

центра в левом полушарии может попасть только в двигательную зону левого полушария, которое связано с правой половиной тела.

В обеспечении речевых функций достаточно выражено проявляется функциональная асимметрия головного мозга. После рассечения мозолистого тела (такой способ в свое время применялся для лечения эпилептиков) предоставляется возможность раздельно изучать функции левого и правого полушарий. При этом установлено, что функционирование левого полушария (у правшей) связано со способностью к речевому общению и оперированию условными, строго формализованными знаками, пониманию как письменной, так и устной речи, грамматически правильными ответами, свободному оперированию цифрами и формулами в пределах формальной логики. Однако в такой ситуации оказывается невозможным различие интонации речи, пропадает восприятие музыки как источника эстетических переживаний, плохо распознаются сложные образы, не поддающиеся разложению на составные элементы, невозможна идентификация изображений обычных человеческих лиц и неформальное восприятие произведений искусства. При сохранении способности к письму правой рукой утрачивается способность к рисованию.

Функционирование правого полушария обеспечивает понимание речи, при этом утрачена способность к репродукции, плохо выполняются аналитические задачи.

Лаконично конкретизируя роль левого и правого полушарий в языковом общении, можно заключить, что с левым полушарием связаны формальный смысл, логика; с правым – интонации, эмоции, значение, определяемое всем контекстом.

6. МЫШЛЕНИЕ. РАЗУМ. ИНТЕЛЛЕКТ

К настоящему времени сложилось достаточное единство представлений, что такое мышление с феноменологической точки зрения. Наиболее четкое определение принадлежит К. К. Платонову (1970): «Мышление – это психическая деятельность, направленная на обобщенное и опосредствованное познание объективной действительности путем раскрытия связей и отношений, существующих между познаваемыми предметами и явлениями. Мышление осуществляется понятиями, которые обозначаются словами». Анализ различных взглядов позволяет понятие «мышление» идентифицировать с такими понятиями, как «разум» и «интеллект» (от лат. *intellectus* – понимание, познание). По мнению крупного специалиста в психодиагностике интеллекта Д. Векслера (1936), «интеллект – это глобальная способность разумно действовать, рационально мыслить и хорошо справляться с жизненными обстоятельствами». Хотя человек как биологический вид получил название *Homo sapiens* (человек разумный), тем не менее разум, безусловно, есть результат эволюции животного мира, эволюции психики. Исследователи в области зоопсихологии (высшей нервной деятельности животных) с достаточным основанием говорят о признаках разума у животных, что проявляется в их способности к экстраполяции, очень сложным формам дрессировки и к речи довербально-понятийного уровня. С точки зрения создателя эволюционной теории Ч. Дарвина, можно говорить о преемственности в развитии цепи: инстинкт – ассоциация – разум.

Академик И. П. Павлов основу формирования мышления видел в условных рефлексах, на базе которых у животных возникает способность к аналитико-синтетической деятельности, а затем и мышлению.

Схематически эволюцию мышления можно представить следующими этапами.

1. Конкретное восприятие и реагирование по врожденным механизмам.
2. Сигнальное восприятие, т. е. возникновение способности реагировать по механизму условного рефлекса.
3. Первичная генерализация условных рефлексов.
4. Дифференцировка условного рефлекторного реагирования, т. е. познание элементов предметов.
5. Вторичная генерализация – объединение предметов по их общим свойствам.
6. Абстрагирование от конкретных свойств предметов.
7. Обобщение свойств предметов (формирование способности к образованию понятий, обозначаемых словом).

В этой последовательности этапов пункты 6 и 7 отражают появление и функционирование второй сигнальной системы действительности.

В процессе онтогенеза (индивидуального развития человека) формирование мышления, интеллектуальных способностей проходит несколько фаз:

- 1) до двух лет – построение сенсомоторных схем, проявляющихся в целенаправленной двигательной активности, что обеспечивается главным образом таламокортикальными системами;
- 2) от двух до семи лет – мысленная активация сенсомоторных схем, т. е. способность предсказывать, что получится из того или иного действия; это совпадает с развитием речи и формированием височной и моторной коры;
- 3) от семи до десяти лет – способность к логическому суждению, активация корково-корковых ассоциативных связей;
- 4) от одиннадцати до пятнадцати лет – способность к формальным операциям, абстракциям, оценке гипотез.

По А. Р. Лурия, мыслительная операция развивается в следующей последовательности.

1. Целеобразование, т. е. формирование мотива, но с задержкой импульсивной реакции.
2. Решение проблемы соотношения реальных условий и потребного результата:
 - а) ориентировка – оценка условий;
 - б) создание общего плана действий (с промежуточными целями);
 - в) формирование окончательной конкретной программы действий;
 - г) реализация этой программы действий;
 - д) анализ полученного результата;
 - е) решение о продолжении либо прекращении деятельности в заданном направлении;
 - ж) оценка с точки зрения использования в будущем.

По характеру, модальности решаемых мыслительных задач принято различать практически-действенное, наглядно-образное, абстрактно-логическое и эмоциональное мышление. У каждого человека представлены все эти виды, но в разном соотношении, с различной степенью выраженности, что и обуславливает его успеш-

ность в том или ином виде профессиональной деятельности. По способу решения мышление делят на репродуктивное и конструктивное (творческое, эвристическое). В первом случае человек пользуется одним или несколькими знакомыми ему стереотипами (способами). Вспомните типовые задачи по физике, математике и типовые способы их решения. Во втором случае стратегия и тактика решения формируются в процессе операции. Но и в этом случае, конечно же, не без использования предыдущего опыта.

Исследование физиологических механизмов мышления – задача чрезвычайно трудная, очень далекая еще от своего окончательного решения. Исторически (это не утратило полностью своей значимости и в настоящее время) можно говорить о нескольких методологических и теоретических подходах. Среди последних нельзя не упомянуть следующие. С точки зрения *гештальт-психологии* (*Gestalt* – образ, целостная форма, нем.) существует такой вид деятельности мозга, который не является результатом накопления организмом индивидуального опыта, приобретаемого им в процессе активного взаимодействия со средой, или продуктом сложной аналитико-синтетической деятельности мозга. Согласно этому подходу, новые трудные задачи в процессе осуществления сложных поведенческих реакций решаются организмом благодаря *инсайту* (*insight* – отражение, озарение, англ.), внезапному внутреннему озарению, а не путем использования ранее приобретенных навыков.

С позиций *бихевиоризма* (*behavior* – поведение, англ.), который психическую деятельность рассматривает как определенное соотношение между внешними раздражителями и соответствующими реакциями животных, основной формой деятельности мозга являются навыки, приобретаемые организмом путем проб и ошибок, а субъективный мир не поддается объективной проверке и поэтому никогда не может стать предметом научного исследования.

Как уже отмечалось, И. П. Павлов в основе механизмов мышления видел временную связь и вторую сигнальную систему.

По концепции Л. С. Выготского, между речью и мышлением существует непосредственная процессуальная связь. Ранее уже рассматривалась цепь феноменов: внешняя речь – шепотная речь – внутренняя речь – сжатая внутренняя речь – мысль.

Ни один из этих подходов не является всеобъемлющим, и каждый из них содержит свое рациональное зерно.

Клинический опыт, а в последнее время ряд современных методов исследования на здоровых людях (электроэнцефалография, позитронно-эмиссионная томография, функциональная магнитно-резонансная томография) позволили выделить мозговые структуры, имеющие непосредственное или опосредствованное отношение к процессам мышления. Установлено, что принятие решения связано с височной и лобной корой, а выработка стратегии реализации решения принадлежит теменно-затылочной коре. Возникновение спонтанных мыслей связывают со средней префронтальной, ростальной и передней поясной корой; творческое мышление – с ядрами миндаловидной железы (выделение доминирующей мотивации, поиск недостающей информации), гиппокампом (расширенная актуализация слов); интуицию – с задними отделами правого полушария. Несомненна значимость ретикулярной формации стволовой части мозга,

анализаторов, лимбической системы (область, ответственная за формирование мотиваций и эмоций).

На примере речевой и мыслительной функции мозга особенно отчетливо выступает функциональная асимметрия мозга. Основные различия в работе полушарий мозга человека впервые обнаружил американский ученый, лауреат Нобелевской премии Р. Сперри. Однажды он в лечебных целях рискнул рассечь межполушарные связи у больных эпилепсией и с изумлением обнаружил, что два полушария доселе единого мозга ведут себя как два различных мозга и даже не всегда до конца понимают друг друга. С тех пор накоплено по этой проблеме очень много интереснейших фактов. В клинических условиях с лечебной целью была разработана методика временного (на 1–2 ч) отключения одного из полушарий, и человек в этих условиях работал только одним полушарием.

Оказалось, что у «левополушарного» человека речь сохранена. В беседе захватывает инициативу. Словарный запас становится богаче и разнообразнее, ответы – более развернутыми и детализированными. Излишне многословен и даже болтлив. Однако речь теряет интонационную выразительность, она монотонная, бесцветная, тусклая. Голос гнусавый либо лающий. Утрачена способность улавливать интонации. Образное восприятие нарушено, абстрактное – облегчено. Память главным образом теоретического оттенка. Настроение улучшается, становится мягче, приветливее, веселее, оптимистичнее. Страдает образное мышление, сохранено или даже усилено – логическое.

У «правополушарного» человека речевые возможности резко ограничены. С трудом вспоминает названия предметов, хотя их узнает и может объяснить назначение. Немногословен, охотнее отвечает мимикой и жестами. Ухудшается словесное и улучшается образное восприятие. Нарушается словесно-логическая память. В эмоциональной сфере – сдвиг в сторону отрицательных эмоций.

Правое и левое полушарие у здорового человека находятся в постоянном взаимодействии, между ними имеются мощные ассоциативные связи (мозолистое тело). Вот почему восприятие, речь и мышление всегда есть результат их совместной деятельности.

На сегодняшний день наши представления о физиологических механизмах мышления достаточно ограничены. Можно совершенно определенно говорить, что элементарной функциональной единицей этого процесса, равно как и других психических процессов, является нейронная активность, т. е. генерация комплекса разрядов, что непосредственно наблюдали при проведении соответствующих тестов во время нейрохирургических операций. Однако в настоящее время даже самые совершенные методические приемы не позволяют одновременно зарегистрировать и проанализировать многомиллиардные комплексы нейронных объектов. Представляется достаточно очевидным участие в мыслительных операциях нейрохимических процессов и следовой активности.

Весьма наглядными являются изменения на электроэнцефалограмме, спонтанной и вызванной, однако они не имеют смысловой специфичности, поэтому по ним прочитать мысли человека нельзя.

Процесс мышления в зависимости от его напряженности, психоэмоционального кода имеет разнообразное вегетативное сопровождение. Это выражается в том, что

перераспределяется мозговой кровотоком, хотя в целом кровоснабжение мозга меняется очень мало. Одновременно отмечаются локальные сдвиги интенсивности метаболизма и энергетики в мозговых структурах, изменяется частота сердечных сокращений, артериальное давление крови, частота и форма дыхательных движений, уровень обмена энергии организма в целом, кожно-гальваническая реакция, секреция гормонов и ряд других показателей. Именно они при полиграфическом синхронном исследовании используются в так называемых детекторах лжи. Следует хорошо понимать, что получаемые при этом данные являются лишь косвенными показателями, больше отражающими эмоциональное переживание обсуждаемых ситуаций.

И хотя современная наука не может дать ответ, как нейронная активность превращается в мысль, тем не менее нет никаких оснований искать другой субстрат мышления.

Оценка уровня интеллекта и, соответственно, его нарушений – методически достаточно сложная задача. Не являясь очень информативным и общепринятым, достаточно часто используется коэффициент интеллекта (IQ). Причины расстройств интеллекта и соответственно его виды весьма разнообразны. Наиболее часто используются следующие понятия.

Олигофрения (*oligos* – малый, незначительный и *phren* – ум, разум, греч.) – врожденные или рано (до трехлетнего возраста) приобретенные состояния психического недоразвития с преимущественным поражением интеллекта. По степени ее выраженности различают:

дебильность (*debilis* – слабый, лат.) – легкая степень олигофрении, примитивность суждений, ограниченность возможности обучения, снижение социальной адаптации ($50 < IQ < 70$);

имбецильность (*imbecilitas* – слабость, бессилие, лат.) – средняя степень олигофрении, характеризующаяся замедленным и непоследовательным мышлением, косноязычием, возможностью усвоения лишь элементарных навыков. Эту степень олигофрении разделяют на умеренную умственную отсталость ($35 < IQ < 50$) и выраженную умственную отсталость ($20 < IQ < 35$);

идиотия (*idioteia* – невежество, греч.) – наиболее тяжелая форма олигофрении, характеризующаяся практическим отсутствием психических реакций и речи, невозможностью усвоения простейших навыков ($IQ < 20$);

деменция (*de + mens* – ум, разум, лат.) – приобретенное слабоумие, стойкое оскудение и упрощение психической деятельности, характеризующееся ослаблением познавательных процессов, обеднением эмоций и нарушением поведения. Причины развития такого состояния – злоупотребление алкоголем, инсульт, эпилепсия, преклонный возраст, шизофрения и др. При некоторых формах развивающиеся нарушения интеллекта обратимы.

7. ПРОБЛЕМА СОЗНАНИЯ В ПРАКТИЧЕСКОЙ ПСИХОЛОГИИ

Понятие о сознании было выдвинуто впервые в V в. до н. э. греческим философом Анаксагором, который писал: «Сознание – бесконечная, саморегулируемая,

ни с чем не смешанная субстанция, источник движения, необходимая часть всего живого, имеющая сходные свойства у животных и человека».

За прошедшие два с половиной тысячелетия наши представления по этому вопросу расширились, углубились, приобрели чрезвычайную многогранность. О сознании можно говорить только с конкретных методологических позиций – философских, социологических, психологических, биологических, медицинских и т. п. В физиологии под сознанием следует понимать «знание, которое с помощью слов, математических символов и обобщающих образов художественных произведений может быть передано, стать достоянием других членов общества, в том числе – других поколений в виде памятников культуры. Коммуникативное происхождение сознания обуславливает способность мыслительного диалога с самим собой, т. е. ведет к появлению самосознания» (П. В. Симонов).

Вместе с тем, учитывая потребности практических психологов, работающих в области медицины, педагогики, юстиции, обеспечивающих пребывание человека в экстремальных условиях, сформировалось представление *о сознании как интегральной характеристике психики человека, отражающей степень адекватности его поведения биологическим и социальным условиям.*

Именно конкретно-практический подход обуславливает необходимость определения критериев, по которым следует оценивать сознание. К таким критериям относят следующие:

- 1) уровень бодрствования (психической активности);
- 2) внимание, непроизвольное и произвольное;
- 3) осознание собственного «Я» и отождествление себя с ним;
- 4) осознание окружающего мира во времени и в пространстве в соотношении его с собственным «Я»;
- 5) уровень активности (противодействие или соучастие) по отношению к окружающей среде;
- 6) состояние коммуникативных возможностей как в вербальной, так и в невербальной форме;
- 7) характеристика восприятия – от неосознаваемого до опознания образов;
- 8) состояние безусловно- и условно-рефлекторной активности;
- 9) степень выраженности и адекватности эмоций;
- 10) характеристика интеллектуальной деятельности, в частности мнестических процессов, мышления, когнитивного научения;
- 11) характеристика двигательной активности (тонической и фазической, произвольной и непроизвольной, ее адекватность);
- 12) особенности поведенческих актов, наличие этических и эстетических ценностей;
- 13) объективно регистрируемые показатели – биоэлектрическая активность головного мозга, электрокардиограмма, кожно-гальваническая реакция и многие другие.

В зависимости от конкретной ситуации этот перечень можно ограничить или расширить. Но принципиальным является то обстоятельство, что все эти критерии подаются качественной и количественной характеристике и в той или иной степени выраженности присутствуют при любых формах сознания. Отсюда представляется рациональным использовать многопараметрическую характеристику, и тогда созна-

ние можно представить как многопараметрический континуум с неограниченным количеством переходных состояний. С этим, по существу, и сталкивается практический психолог, решающий задачу охарактеризовать сознание.

Анализ весьма обширной литературы и многочисленных точек зрения по данной проблеме дает возможность считать, что сознание является обобщающим термином, включающим ряд частных форм (вспомните сравнение З. Фрейда сознания с айсбергом). К сожалению, здесь тоже возникают терминологические сложности. Поэтому используемые в данном тексте понятия предлагаются в том конкретном смысле, который их определяет.

Осознаваемое – такая форма сознания, которая без особых трудов вербализуется человеком в форме, понятной для других.

Подсознательное – снижение уровня контроля человека относительно его оперативной активности, в основе чего чаще всего лежит механизм динамического стереотипа.

Бессознательное – основная масса нервно-рефлекторных актов, которая хотя и находится в функциональном взаимодействии с осознаваемым, но в обычных условиях никогда не осознается.

Предсознание – уровень, отражающий переход из сферы бессознательного в осознаваемое.

Кроме того, иногда выделяют уровень *надсознания*, или *сверхсознания* (К. С. Станиславский, П. В. Симонов), что отражает исключительно высокий уровень интеллектуальной познавательной деятельности, в частности интуитивно, инсайт, «ясное видение».

Соотношение этих форм схематически показано на рис. 94.

Американский нейрофизиолог Х. Мегун, анализируя многочисленные сведения по данному вопросу и различные точки зрения, попытался свести их в единую систему, которая представлена в табл. 10.

На развитие той или иной формы сознания оказывает влияние ряд структур нервной системы с характерными для них нейродинамическими функциями.

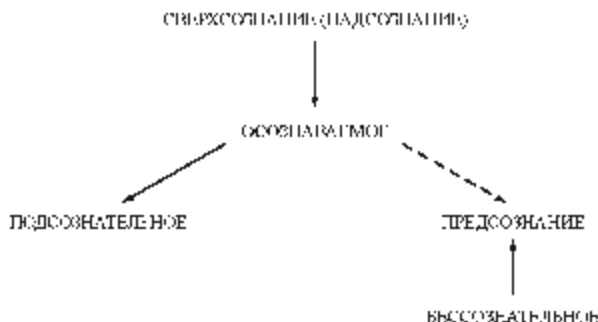


Рис. 94. Гипотетическая схема форм сознания

Таблица 10

Уровни сознания и их корреляты
(по: Х. Мегун, с изм.)

Уровень сознания	Психологическая характеристика (по З. Фрейду)	Функция	Морфологическая основа	Нейрофизиологическая основа (по И. П. Павлову)
Низший	Бессознательное (Id – Оно)	Врожденные стереотипные реакции	Ствол мозга	Безусловный рефлекс, инстинкт
Средний	Подсознательное (Ego – Я)	Приобретенное приспособительное поведение	Сенсомоторная кора	Условный рефлекс
Высший	Сознательное (Super Ego – сверх-Я)	Абстракция, различения, символизация, обобщение	Ассоциативные зоны коры (лобно-височная)	Вторая сигнальная система
Сверхвысокий	Сверхсознание, надсознание (по П. В. Симонову)	Творчество, интуиция, инсайт, «ясновидение»	Задние отделы правого полушария	Чрезвычайное доминирование правого полушария (у левой)

Во-первых, это очевидная роль лимбико-ретикулярного комплекса, определяющего уровень неспецифической активации головного мозга, т. е. уровень бодрствования, циркадианную ритмику, а также формирующего эмоционально-мотивационный фон.

Во-вторых, характеристика сенсорных потоков, воздействию которых в том или ином качественном содержании непрерывно подвержен человек.

В-третьих, это многочисленные ассоциативные связи, которые непосредственно обеспечивают взаимодействие структур центральной нервной системы и, следовательно, практически неперечислимое многообразие состояний на основе этого взаимодействия.

В-четвертых, оперативная ситуация функционального баланса между правым и левым полушариями головного мозга.

И, в-пятых, содержание на конкретный момент доминирующей мотивации, определяющей текущую поведенческую активность и состояние обеспечивающих ее структур.

В значительной степени с указанными процессами связано и такое специфическое состояние, каковым является сон. Для человека сон является абсолютной жизненной необходимостью. Через 60–80 ч лишения сна у человека возникает произвольно непреодолимое желание заснуть, и лишь только интенсивные болевые раздражители могут продлить бодрствование, но при этом уже развиваются существенные нарушения психических функций, которые лишают его самоконтроля и самосознания.

Естественная продолжительность сна у здорового человека молодого и среднего возраста подвержена индивидуальным колебаниям, составляя в среднем около 8 ч, однако описаны многочисленные примеры резких отклонений в ту или другую сторону. У детей продолжительность сна больше, у пожилых людей сон становится полифазным. Вместе с тем сон представляет собой явление весьма неоднородное, как это показано в табл. 11.

Таблица 11

Стадии сна, их характеристика и продолжительность

Стадия	Продолжительность, %	ЭЭГ-показатели
Бодрствование (функциональный покой)	—	Хорошо выражен альфа-ритм
Засыпание	10	Исчезновение альфа-ритма, одиночные дельта- и тета-волны
Легкий сон	53	Появление сигма-ритма и К-комплекса
Сон средней глубины	5	Много дельта- и тета-волн
Глубокий сон	10	Превалирование дельта-ритма
Парадоксальный сон	22	Десинхронизация ЭЭГ-активности

Естественный сон протекает циклами, продолжительность каждого из которых составляет около 1,5 ч, как это представлено на рис. 95.

Показанные стадии сна группируют в три функциональных вида. Во-первых, *засыпание*, или *дремота*; она характеризуется своеобразным реагированием на раздражители, что позволяет относить ее к измененным состояниям сознания. Во-вторых, *«медленный» сон* – это легкий сон, средней глубины и глубокий. Так его называют потому, что на ЭЭГ превалируют медленные волны. Эти стадии сна характеризуются ослаблением мышечного тонуса, снижением уровня активности, деятельности внутренних органов. В-третьих, *парадоксальный*, или *«быстрый»*, сон. На ЭЭГ – быстрые волны, десинхронизация. Очень специфический признак – появление нистагмических движений глаз, отсюда название «БДГ-сон» (БДГ – быстрые движения глаз), или «REM-сон» (*REM – rapid eyes movement*), эрекция полового члена, сновидения, движения в связи с сюжетом сновидений, активация вегетативных функций.



Рис. 95. Динамика естественного сна. Пояснения в тексте



Рис. 96. Схема биоритмической природы сна

К настоящему времени еще не сформировалась единая точка зрения на природу сна, однако достаточно очевидно выступает роль структур стволовой части мозга, циркадианной ритмики, генератор которой, очевидно, находится в ядре над зрительным перекрестом, интенсивности афферентных потоков, состояния мотивационно-эмоциональной сферы, а также многих факторов окружающей среды.

На схеме (рис. 96) показано, что благодаря «биологическим часам» с достаточно точной ритмикой периодически активизируются стволовые структуры (ядро шва, голубое пятно, ретикулярная формация) с участием определенных медиаторных систем – серотонина и норадреналина.

Однозначным является мнение, что сон представляет абсолютную жизненную необходимость, однако весьма разноречивы представления о конкретной физиологической значимости этого состояния. Прежде всего, следует отметить, что сон – это не пассивное состояние мозга, а видоизмененная его деятельность. Во время сна кровоснабжение и энергетика головного мозга не уменьшаются. Принято считать, что

«медленный» сон, эволюционно более древний, весьма важен для отдыха и восстановления соматических функций. «Быстрый» сон – эволюционно более молодой. Эту стадию сна связывают с восстановлением мозгового метаболизма, переработкой информации, полученной в период бодрствования, закреплением ее в долговременной памяти, стимуляцией нервного роста и развития. Лишение человека парадоксального сна неблагоприятно отражается на его психическом состоянии.

Очень привычным, но до сегодняшнего дня загадочным является феномен сновидений. Сновидения чаще возникают во время «быстрого» сна. Сюжеты сновидений бывают порой чрезвычайно фантастичны, но они состоят из элементов, с которыми человек встречался раньше. Частота сновидений в известной степени зависит от характера деятельности человека (табл. 12).

Таблица 12

Зависимость частоты сновидений от характера деятельности, %

Характер деятельности	Видели отчетливо	Не видели
Фермеры	55	20
Рабочие	56	21
Менеджеры	74	8
Студенты	82	7
Врачи	88	6
Педагоги	89	5
Научные работники	90	4

Есть основание полагать, что сновидения имеют определенную физиологическую значимость. По мнению З. Фрейда, а с его мнением считаются многие, сновидение приносит эмоциональную разрядку человеку путем удовлетворения неудовлетворенных во время бодрствования потребностей. Наверное, в определенной части случаев это так, но далеко не всегда. Нет пока достаточно убедительных объяснений «вещим» сновидениям, однако этим никто из естествоиспытателей серьезно не занимался. Нередко можно встретить отождествление сна и гипноза. Доказано, что это не соответствует действительности. Имеются также существенные различия между сном естественным и фармакологическим.

Многообразие конкретных форм сознания обусловило появление понятия «измененные состояния сознания». Достаточно четкого определения этого понятия нет, чаще всего имеются в виду необычность, редкая встречаемость, порой даже загадочность таких форм сознания. Общепринятой классификации измененных состояний сознания нет. В качестве примера можно привести такие состояния, как сверхбодрствование, дремота, сомнамбулизм, фантомное восприятие, «ясновидение», гипноз, медитация, транс, ритуальные обряды, состояние творческого вдохновения, оргазм и очень многие другие.

Не сформировалось также единое мнение относительно механизмов, которые вызывают такие необычные состояния. Можно полагать, что в принципе это те же выше-

перечисленные механизмы, определяющие формы сознания. К ним можно добавить несомненную значимость суггестии, в том числе и аутосуггестии, влияние многих психотропных веществ, органические повреждения головного мозга.

В медицинской практике различают ряд видов нарушений сознания, хотя нет их единой классификации, имеются определенные терминологические и семантические сложности, выраженная неоднородность по этиологии. Чаще выделяют три группы: помрачение сознания, исключение сознания и нарушение самосознания.

К помрачению сознания относят:

- *сумеречное помрачение сознания* – неполное восприятие окружающего, ситуация в целом не оценивается, поведение не целенаправленное, длится от нескольких минут до нескольких дней и даже недель;

- *оглушение* – равномерное угнетение всех видов психической деятельности;

- *делирий* (*delirium* – безумие, лат.) – относительно неглубокое помрачение сознания с нарушением ориентировки в месте и времени, но с сохранением ориентировки в собственной личности;

- *онейроид* (сноподобный, греч.) – сновидное помрачение сознания с длительным и глубоким расстройством всех видов ориентировки, в том числе и в собственной личности, с яркими масштабными зрительными галлюцинациями фантастического содержания в сочетании с двигательными нарушениями;

- *амения* (*amentia* – безумие, лат.) – глубокое и длительное расстройство сознания, сопровождающееся нарушением всех видов ориентировки, бессвязностью мышления и упорным двигательным возбуждением, в части случаев приводит к летальному исходу.

Выключение сознания включает следующие формы:

- *оглушенность* – общая заторможенность, сонливость, затрудненность, неотчетливость и обеднение психического функционирования, снижение чувствительности к раздражителю;

- *ступор* (*stupor* – оцепенение, лат.) – состояние обездвиженности с полным или частичным мутизмом и ослабленными реакциями на раздражения, в том числе и болевые;

- *сопор* (*sopor* – беспамятство, лат.) – глубокая стадия оглушения, при которой отсутствуют реакции на словесные обращения, сохранены лишь реакции на болевое раздражение;

- *кома* (*kōma* – глубокий сон, греч.) – состояние глубокого угнетения функций ЦНС, характеризующееся полной потерей сознания, утратой реакций на внешние раздражители и расстройством регуляции жизненно важных функций организма;

- *синкопé* (*synkopé* – обморок, греч.), или *обморок*, – внезапная кратковременная потеря сознания, сопровождающаяся резкой бледностью, значительным ослаблением дыхания и кровообращения, как правило, развивается при острой гипоксии мозга.

Нарушения самосознания проявляются в следующих видах:

- *неадекватная самооценка* собственной личности, ее значения, достоинств, недостатков, а также совершенных поступков;

- *дереализация* проявляется переживанием измененности восприятия окружающего мира;

- *деперсонализация* – переживание измененности собственных психических процессов;
- *психические автоматизмы* – переживание отчуждения своих психических актов (идеаторных, сенсорных, моторных);
- *бредовые расстройства самосознания* имеют некоторые разновидности. Бред величия – грандиозное преувеличение своих способностей. Бред метаморфозы – убеждение в перевоплощении в другого человека, животное или неодушевленный предмет. Бред одержимости – убеждение во «вселении» в тело («душу») больного живых существ (дьявола, ведьмы и т. п.). Выделяют и другие разновидности, например *распад самосознания*.

Можно ли целенаправленно изменять форму сознания? Все вышесказанное, а также достаточно богатый эмпирический опыт позволяют на этот вопрос ответить в принципе положительно. Но это уже вопрос профессиональной специальной деятельности, имеющий свои этические и правовые регламенты.

Каждый человек в условиях повседневной жизнедеятельности имеет возможность на себе и на окружающих наблюдать изменения уровня активности, бодрствования. При этом всем хорошо известна периодика таких состояний: цикл «бодрствование – сон», но изменения уровня бодрствования могут быть обусловлены не только такой суточной (*циркадианной*) динамикой, но и другими причинами, в том числе и патологическими. Можно выделить достаточно много специфических состояний, которые отличаются в первую очередь по уровню бодрствования. С некоторой степенью условности различают следующие формы.

1. *Функциональный покой*. Человек находится в полностью расслабленном физическом состоянии, максимальном психоэмоциональном покое, изолирован от воздействия всяких внешних раздражителей, глаза закрыты, но не спит. Очень характерным для такого состояния является выраженность на электроэнцефалограмме (ЭЭГ) альфа-ритма.

2. *Пассивное бодрствование*. Физический покой, глаза открыты, воздействуют сигналы низкой семантической значимости, произвольная активность отсутствует, спокойный психоэмоциональный фон. На ЭЭГ преобладание бета-диапазона. Соматическая и вегетативная среда на низком уровне активности.

3. *Активное бодрствование*. Наличие произвольной физической или интеллектуальной деятельности, но на весьма низком психоэмоциональном фоне. Отмечается заметная активация двигательной и вегетативной сфер. На ЭЭГ регистрируются преимущественно быстрые колебания.

4. *Психоэмоциональное напряжение*. Произвольная физическая или интеллектуальная активность повышенной интенсивности, требующей мобилизации функциональных резервов. Высокая степень ответственности или уровня притязаний. Это состояние характеризуется значительной, но адекватной активацией всей соматовегетативной сферы, адекватным усилением продукции ряда гормонов (адренкортикотропного, глюкокортикоидов, катехоламинов).

5. *Психоэмоциональная напряженность*, что связано главным образом с чрезвычайно высокой ответственностью, жестким лимитом времени или очень высоким уровнем притязаний. Такой уровень характеризуется неадекватными изменениями

в двигательной и вегетативной системах, сужением внимания, снижением производительности. Это состояние уже относят к категории «запрещенных», т. е. неблагоприятно отражающихся на состоянии человека и успешности деятельности.

6. *Психомоциональный стресс*. Развивается, как правило, в чрезвычайных условиях – при авариях, катастрофах и т. д. Стресс часто связан с витальной угрозой (угроза для жизни) для самого себя или для близких людей с развитием своеобразного, так называемого общего адаптационного синдрома Г. Селье. Очень выраженный или полный срыв деятельности. Поведение неадекватно ситуации: от полного отрешения от действительности и «застывания» до совершенно неоправданной агрессии, в том числе и аутоагрессии (суицидные попытки).

Помимо перечисленных уровней бодрствования в сторону его повышения в повседневной жизни людей ежедневно достаточно строго периодически развивается состояние снижения уровня «бодрствование – сон», о котором речь шла выше. Кроме того, в рамках данного состояния не рассматриваются патологические формы: ступор, супор, кома, судорожная активность и др.

Среди физиологических механизмов, определяющих уровень бодрствования, решающая роль принадлежит влияниям ретикулярной формации (РФ) стволовой части мозга, которая простирается от верхних шейных сегментов до промежуточного мозга. Название это было дано на основании гистологической структуры в середине XIX в. немецким анатомом О. Дейтерсом, хотя функции ее длительное время оставались непонятными. И лишь только в конце 40-х гг. XX столетия американский нейрофизиолог Х. Мегун и итальянский исследователь Дж. Моруцци показали активирующие и тормозные влияния РФ на другие структуры ЦНС. В настоящее время сформировалась концепция ретикулярной формации, основа которой заключается в следующем.

1. РФ продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга, а также неспецифические ядра зрительного бугра, обладая определенной морфофункциональной спецификой, должны рассматриваться как единое целое.

2. РФ имеет обширные связи с выше- и нижележащими отделами ЦНС.

3. РФ оказывает неспецифические тонические, активирующие и тормозные влияния на структуры ЦНС, т. е. повышает или понижает уровень их возбудимости.

4. Активность РФ и, соответственно, характер ее влияний поддерживается афферентными сигналами, приходящими сюда по соответствующим коллатералям от всех анализаторов.

5. РФ обладает высокой химической чувствительностью, в частности к углекислому газу и катехоламинам, которые активируют ее.

6. Химическая чувствительность РФ проявляется к очень широкому ряду фармакологических веществ, как активирующих, так и тормозящих ее (транквилизаторы, снотворные, стимуляторы и т. д.).

7. Кора головного мозга, а также некоторые подкорковые структуры оказывают контролирующее влияние на РФ, составляя в целом так называемую неспецифическую активирующую систему мозга.

Таким образом, ретикулярная формация вместе с неспецифическими ядрами зрительного бугра и некоторыми другими структурами представляет собой центральное образование, определяющее уровень бодрствования человека.

8. ПСИХОСОМАТИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ

Проблемой весьма актуальной как для теоретической психологии, так и ее прикладных аспектов является взаимоотношение между психикой и телом, или сомой. Как отмечалось выше, нет полного единства мнений, какие явления относят к психическим. Имеются определенные расхождения и в понимании термина «сочма».

В строго корректном смысле соответственно современным нормативным анатомическим изданиям, сома (*soma*, греч.) означает тело, или туловище, и представляет собой совокупность всех клеток организма, за исключением репродуктивных, т. е. голова, шея, туловище, хвост, конечности. Таким образом, с физиологической точки зрения к соматическим функциям относятся функции, осуществляемые этими органами.

С позиции ортодоксального физиолога, даже психика как функция головного мозга (головы) относится к соматическим.

Гораздо более часто, когда говорят о функциях человеческого организма, их разделяют на психические и соматические. Последние, в свою очередь, — на моторику и вегетатику. Под моторикой принято понимать работу опорно-двигательного аппарата (скелетные мышцы, суставы, связки, кости) по поддержанию позы тела и перемещению его в пространстве. Когда говорят о вегетатике, то, как правило, имеют в виду функции, регулируемые вегетативной нервной системой (ее симпатическим, парасимпатическим и метасимпатическим отделами). Это функции, связанные с деятельностью органов (или висцеральных систем), конкретнее — с расположенной в них гладкой мускулатурой, а также желез внутренней и внешней секреции, связанные с поддержанием постоянства внутренней среды организма и, наконец, с осуществлением адаптационно-трофических влияний на все ткани нашего тела.

Таким образом, как с морфологической, так и с функциональной точки зрения человеческий организм представляет собой единое целое, состоящее из находящихся в постоянном взаимодействии психики, моторики и вегетатики (рис. 97). Нарушение этого взаимодействия приводит к нарушениям деятельности организма, порой не совместимым с жизнью.

С точки зрения жизнедеятельности организма конечный эффект может выражаться через любой из этих трех компонентов, и именно в этом смысле говорят о двигательных, вегетативных или психических функциях. Однако, анализируя механизмы каждого из них, никогда нельзя отходить от их взаимосвязи и взаимодействия.



Рис. 97. Функциональное единство психики, моторики и вегетатики в человеческом организме

Как уже указывалось выше, моторика (двигательная активность) обеспечивает поддержание той или иной позы человека, перемещение частей тела относительно туловища и всего тела в пространстве. Все это в конечном итоге реализуется благодаря координированным сокращениям скелетных мышц. Принято различать следующие виды сокращений: *тонические* – длительные, медленно меняющиеся по интенсивности, но никогда полностью не прекращающиеся укорочения, на фоне которых имеют место *фазические* сокращения – быстроразвивающиеся, кратковременные укорочения, но которые могут сливаться и образовывать *тетаническое* сокращение – обычный вид сокращения скелетных мышц. Кроме того, выделяют произвольные и непроизвольные мышечные движения. И те и другие развиваются в результате нервных импульсов, приходящих от мотонейронов, расположенных в сегментарных отделах центральной нервной системы, связанных с вышележащими образованиями головного мозга. В целом схематически организацию двигательной активности можно представить, как это показано на рис. 98.

Активизация сегментарных мотонейронов и развивающаяся в результате тоническая и фазическая двигательная активность детерминированы афферентной сигнализацией, идущей как от проприорецепторов опорно-двигательного аппарата, так и от экстерорецепторов и интерорецепторов. Эта сигнализация непосредственно или опосредованно (полисинаптически) в конечном итоге достигает всех обозначенных на схеме структур. То есть во всех случаях имеет место рефлекторный принцип,



Рис. 98. Организация двигательной активности (психомоторика):

ПС – пирамидная система (произвольная двигательная активность); ЭС – экстрапирамидная система (непроизвольная двигательная активность)

обуславливающий осознаваемые и неосознаваемые, произвольные и непроизвольные, тонические и фазические двигательные акты и всегда с необходимой координацией мышц-антагонистов и мышц-синергистов, что в конечном итоге проявляется в целенаправленном и физиологически целесообразном движении с вовлечением соответствующих мышечных групп. Таким образом, психика в достаточно полном смысле этого понятия в условиях целостного здорового организма является непрерывным компонентом – инициатором и координатором всех видов двигательной активности.

Достаточно очевидно, что сокращение мышц требует постоянного притока кислорода и питательных веществ, удаления конечных и промежуточных продуктов метаболизма, т. е. адекватной активизации практически всех физиологических систем – дыхания, кровообращения, пищеварения, терморегуляции, выделения и других. Вовлечение этих систем осуществляется по нервно-гуморальным механизмам, т. е. с совершенно очевидным психическим компонентом.

С другой стороны, двигательная активность оказывает очень существенное влияние на развитие и состояние психики. Это проявляется в следующем.

Во-первых, движения являются одним из важнейших механизмов познания ребенком окружающего мира, формы предметов, пространственных характеристик, без чего невозможна полноценная психика.

Во-вторых, движения представляют собой непреходящий компонент вербальных (звуковая и письменная речь) и невербальных (мимика, жесты) способов передачи информации между людьми, т. е. существеннейшее условие развития у человека второй сигнальной системы и, следовательно, мышления, интеллекта – высших психических функций.

В-третьих, афферентные сигналы (проприорецепция) входят в систему неспецифической активирующей системы мозга и оказывают, таким образом, тонические влияния на мозговые структуры, в том числе, естественно, и на те, которые связаны с психическими процессами и состояниями.

В-четвертых, определенные двигательные акты обладают способностью вызывать специфические психические состояния, снижать психоэмоциональное напряжение, улучшать настроение, повышать умственную работоспособность.

В-пятых, двигательная активность, стимулируя деятельность вегетативных функций, способствует улучшению трофического обеспечения мозговых структур.

В принципе аналогичная ситуация имеет место в отношении деятельности и внутренних органов, или висцеральных систем (психовегетатики). Вместе с тем здесь следует выделить и определенные особенности. Они заключаются в следующем. Во-первых, многие внутренние органы (а если рассматривать детально, то практически все) обладают способностью к автоматии благодаря наличию в них специфических структур, характеризующихся наличием механизмов самовозбуждения и обозначаемых водителями ритма, или *пейсмекерами*, которые не только запускают работу органа, но и адекватизируют его интенсивность потребностям организма. Во-вторых, практически все внутренние органы подвержены регуляторным воздействиям гуморальной и, прежде всего, эндокринной системы. И, в-третьих, нервная регуляция этих систем, подчиняясь всем общим закономерностям нервной регуляции, реализуется

конкретно вегетативной нервной системой, характеризующейся некоторыми особенностями. Вегетативная нервная система, в частности, представлена симпатическим, парасимпатическим и метасимпатическим отделами. Следует иметь в виду, что если первые два имеют четко выраженные центральные (сегментарные и надсегментарные) отделы, то последний расположен в стенках внутренних органов, способен независимо осуществлять регуляторные воздействия, но вместе с тем находится во взаимодействии с центрально-нервными структурами.

В общем виде психовисцеральное взаимодействие (психовегетатика) схематически представлено на рис. 99.

Как следует из этой схемы, состояние и деятельность внутренних органов в условиях целостного здорового организма находится в непосредственной зависимости от психической сферы. Это реализуется не только по механизмам безусловных и условных рефлексов, но и прямыми влияниями мотивационно-эмоциональной сферы, осуществляемых через вегетативную нервную систему и систему желез внутренней секреции, а также посредством других биологически активных веществ: *простагландинов, кининов, биогенных аминов, цитокинов* и др.

Своеобразие центральной регуляции висцеральных функций заключается в гораздо меньшей выраженности произвольного управления. В обычных условиях лишь некоторые из них, да и то не в полной степени, имеют такой механизм. Например, дыхание, аккомодация глаза, мочеиспускание, дефекация. Однако человеческий опыт

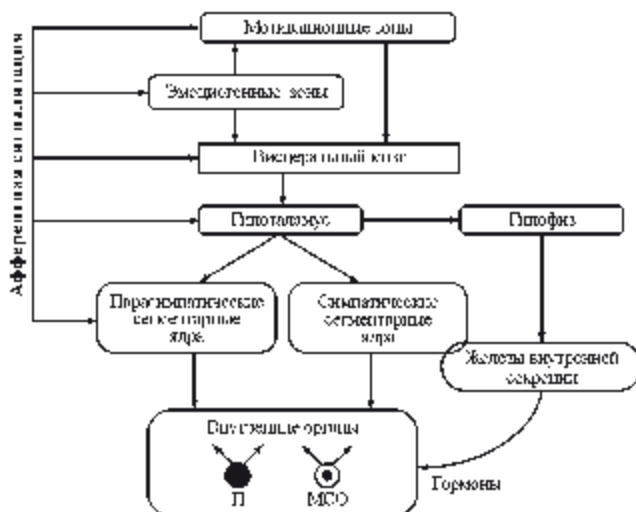


Рис. 99. Схема психовисцеральных взаимоотношений (психовегетатика):

П – пейсмекер; МСО – метасимпатический отдел вегетативной нервной системы

свидетельствует, что и многие другие функции после специальной тренировки могут быть управляемы произвольно. Эта проблема в настоящее время интенсивно разрабатывается, хотя теоретическая основа в полной степени не сформирована. Одним из наиболее существенных компонентов в выработке такой способности человека является актуализация обратной связи. То ли посредством тренировки соответствующих каналов интероцептивного анализатора, то ли посредством использования специальных технических приспособлений (используя зрительные, акустические, тактильные сигналы) человек находит способ произвольного влияния на интенсивность обмена веществ, гемодинамику, тепловое состояние и другие функции. В настоящее время этот принцип уже используется в медицинской практике.

Деятельность внутренних органов, состояние внутренней среды организма оказывают выраженное влияние на психические процессы. Это осуществляется посредством следующих механизмов.

Во-первых, отклонение параметров внутренней среды организма от физиологической нормы приводит к развитию соответствующих потребностей, формированию мотивов и запуску адекватных им форм поведенческой активности, в том числе и таких, которые относят к формам девиантного поведения.

Во-вторых, эти же причины запускают механизмы развития как положительных, так и отрицательных эмоций.

В-третьих, состояние внутренних органов через интероцептивную афферентацию, а также через выработку биологически активных психотропных веществ (нейропептидов) оказывает выраженное влияние на психику. Это даже подмечено в ряде народных поговорок: «Путь к сердцу мужчины лежит через желудок», «Сытое брюхо к учению глухо» и многих других, аналогичных им.

В-четвертых, висцеральные системы, вегетативные функции поддерживают на должном уровне функциональное состояние мозговых структур, связанных непосредственно с психической деятельностью.

Таким образом, приведенные сведения свидетельствуют о естественной, неразрывной связи, взаимной обусловленности психики, моторики и вегетатики. Когда это взаимодействие нарушается, то неизбежно развиваются патологические состояния (психосоматические заболевания). С другой стороны, это взаимодействие со времен эмпирической медицины используется для целенаправленного влияния на каждый из данных видов жизнедеятельности. Поэтому такими живучими оказались слова римского поэта Ювенала: *Mens sana in corpore sano* – в здоровом теле здоровый дух.

9. ПОВЕДЕНИЕ

Одной из традиционных теоретических проблем в психологии было изучение поведенческих реакций человека. Нередко и саму психологию определяют как науку о поведении. Традиционным этот вопрос является и в биологии с точки зрения поведения животных. Однако лишь сравнительно недавно физиологические науки подняли вопрос о поведении человека, что не обошлось без определенного идеологического противостояния. Это в некоторой степени объясняет известную противоречивость позиций, которая существует в науке по данному вопросу.

Работами В. М. Бехтерева, Б. Г. Ананьева было убедительно доказано, что поведение следует рассматривать как интегральный показатель психической активности человека. А поэтому *поведение можно определить как целостную активность человека, направленную на удовлетворение биологических, физиологических, психологических и социальных потребностей.*

Какое содержание вкладывается в понятие «потребность»? Потребность в психологии принято определять как состояние индивида, создаваемое испытываемой им нуждой в объектах, необходимых для его существования и развития, и выступающее источником его активности.

Существуют разные подходы к классификации потребностей. Представляется рациональным разделить их на биологические, физиологические, психологические и социальные. Между ними существует эволюционно-иерархическая взаимосвязь. Первичными являются биологические потребности, на основе которых в процессе эволюции человека вообще и его психики в частности возникают все последующие. Это обстоятельство и обуславливает, что всякая последующая в этом ряду потребность обладает способностью подавлять все предшествующие.

Потребности по происхождению могут быть врожденными, генетически наследуемыми (все биологические и ряд физиологических) и формируемыми в процессе индивидуальной жизнедеятельности (ряд физиологических, все психологические и социальные). Как правило, наследуемые потребности неосознаваемы, а приобретаемые – осознаваемы.

Биологические потребности являются инициаторами поведения в интересах сохранения вида. К их числу принято относить половые, родительские, оборонительные, территориальные, гомеостатические (потребность в пище, воде, минеральных веществах, отправление естественных потребностей, сон и т. п.), исследовательские (в том числе ориентировочные), стадные и аналогичные им. Без удовлетворения всех этих потребностей в полном объеме возникает реальная угроза исчезновения вида.

Физиологические потребности отражают существование индивида на протяжении его реальной жизни. По существу, это те же биологические потребности, но с учетом индивидуального опыта и конкретных условий. К их числу относятся также сформированные в процессе онтогенеза стереотипные действия очень высокой степени прочности и автоматизмы – привычки. Вспомните: «Привычка – вторая натура». Иногда эти привычки достигают уровня физической зависимости и превращаются в зло для человека (например, алкоголизм, наркомания, никотинизм и т. п.).

Психологические потребности носят *личностный* характер, они обеспечивают сохранение психической целостности и полноценности человека. Это религиозные, эстетические, учебно-познавательные, профессиональные, привычки на уровне психической зависимости, альтруизм-агрессивность и т. п. Нетрудно заметить, что все их объединяет эгоцентризм.

Социальные потребности связаны с интересами общества. В определенных условиях они становятся определяющими и подавляют все другие потребности. Можно указать на патриотические, общественно-политические, деятельностные, коммуникативные, идейные, коллективистские, мораль, нравственность, социально детерминированная агрессия и др.

Нетрудно заметить, что человек в каждый конкретный момент может испытывать потребности различных видов, но при этом посредством поведенческого акта удовлетворяется только одна из них. Это объясняется тем, что на таком фоне формируется *мотивация*, дающая выход только одной из них.

Мотивация (лат. *movere* – приводить в движение, толкать, синонимы – побуждение, драйв), согласно принятым в психологии толкованиям, представляет собой побуждение к деятельности, связанное с удовлетворением потребности субъекта, или *осознаваемую* причину, лежащую в основе выбора действий и поступков личности. В этом определении несколько настораживающим звучит слово «осознаваемая», так как в психологии существует представление о неосознаваемых установках, которые находятся в непосредственной семантической близости к понятию «мотивация».

Несмотря на определенную терминологическую сложность, все-таки выстраивается вполне четкая последовательность явлений: потребность → мотивация → внешняя активность → удовлетворение потребности, что в целом представляет поведенческий акт.

В настоящее время пока еще не сформировались общепринятые представления о физиологических механизмах поведенческого акта. Наиболее обоснованной является концепция отечественного физиолога академика К. В. Судакова, сформированная на основе представлений А. А. Ухтомского о доминанте и П. К. Анохина о функциональной системе. Схематически эта концепция развивается на рис. 100.



Рис. 100. Психобиологическая концепция поведенческого акта

В основе всякого поведенческого акта (в том числе психологического и социального) лежат глубинные биологические процессы. Изменение параметров внутренней среды (осмотическое давление, концентрация глюкозы, концентрация водородных ионов, температура и многие другие) является первоосновой, пусковым механизмом, возбуждающим активность мотивационных центров гипоталамуса. Эти центры способствуют формированию специфического мотивационного возбуждения, которое, захватывая структуру лимбической системы, обуславливает формирование адекватных реакций со стороны внутренних органов (вегетативные реакции), а также отрицательного эмоционального фона в связи с неудовлетворенной потребностью.

На силу и дальнейшую динамику мотивационного возбуждения очень значимое влияние оказывает наличие или отсутствие *релизера* (*release* – освобождение, облегчение, англ.), т. е. внешнего фактора, облегчающего развитие мотивации на фоне той или иной потребности (например, буфет на фоне пищевой потребности) или угнетение ее (например, неприятная информация на фоне пищевой потребности).

Мотивационное возбуждение, достигая фронтальной коры, трансформируется в осознаваемую цель деятельности, программа реализации которой формируется в ассоциативной коре, а ее конкретное претворение в жизнь начинается с моторной коры, благодаря деятельности которой приводятся в действие соответствующие двигательные акты, направленные на непосредственное удовлетворение потребности. В случае пищевой потребности – это поиск пищи, захват ее тем или иным способом и последующий акт ее употребления и переваривания.

Эта деятельность является основой для возбуждения специфического центра удовлетворения, который не только обеспечивает формирование положительных эмоций в связи с удовлетворением потребности (или *антидрайв*), но и фиксирует в памяти способ достижения цели, что значительно облегчает задачу в последующей жизни. Центр удовлетворения (прилежащее ядро, *nucleus accumbens septi*) расположен в конечном мозгу между головкой хвостатого ядра и скорлупой.

Кроме того, эта специфическая целенаправленная деятельность снимает, приводит к нормализации силу факторов внутренней среды, первоначально инициирующей эту деятельность, и открывает тем самым возможность для приведения в исполнение поведенческих актов иной модальности, связанных с иными потребностями.

Предлагаемая схема может рассматриваться как универсальная для объяснения поведенческой активности в связи не только с биологическими, но и социальными потребностями. В последнем случае, по всей видимости, инициирующими моментами служат не факторы внутренней среды (но они все-таки выступают конкурентами), а идеи, мысли, суждения, формирующиеся на основе аналитико-синтетической деятельности в лобно-теменной коре в связи с поступающей туда информацией на базе второй сигнальной системы.

Очевидно, что не всегда оказывается возможным удовлетворить ту или иную потребность по причинам чисто физическим (отсутствие необходимого объекта), моральным, этическим и т. п. Такую ситуацию и развивающееся вследствие этого состояние обозначают как *депривация* (*deprivation* – лишение, утрата, англ.). Даже в нашей повседневной жизни мы сталкиваемся с этим довольно часто. Достаточно упомянуть

следующие виды депривации: сенсорная – полное и частичное лишение внешних раздражителей, половая депривация – лишение сексуальных контактов, социальная депривация – ограничение или лишение общения с другими людьми – и очень много других аналогичных примеров. В большинстве случаев привыкания, адаптации к такому ограничению не наступает, а наоборот, происходит возрастание мотивационного возбуждения. Однако у сильных личностей с хорошо выраженными волевыми качествами, способностью к самоанализу возможна психологическая защита путем произвольного, а иногда и подсознательного подавления стремления удовлетворить очень сильную потребность и связанные с этим негативные эмоции.

В реальной жизни нередко также могут возникать ситуации, когда удовлетворение той или иной потребности носит *антисоциальный* характер, противоречит общепринятым нормам морали и нравственности, приносит вред другим людям, а иногда и самому себе. Организация человеческого бытия предполагает, что формируется определенная гармония между биологическими, физиологическими, психологическими и социальными потребностями. Возникающую в этих условиях форму поведения обозначают как *девиантное* (*deviatio* – отклонение, лат.), или отклоняющееся, поведение.

В данном контексте следует заметить, что причины девиантного поведения достаточно разнообразны. Среди них можно выделить следующие.

1. Врожденные или приобретенные повреждения головного мозга, особенно тех его структур, которые имеют отношение к реализации поведенческого акта.
2. Выработанные в процессе психического и физического развития программы действий, по форме неадекватные или нецелесообразные, в том числе как умышленно, осознанно, так и случайно, без определенного умысла.
3. Неестественное возбуждение центра удовлетворения с прочным закреплением функциональной, детерминирующей связи с этими обстоятельствами.
4. Длительная депривация при сформировавшемся очень сильном мотивационном возбуждении и наличии сильнодействующего релизера.
5. Чрезвычайная сила релизера.

С точки зрения психофизиологической организации резкой границы между нормальным и девиантным поведением нет. Как правило, отношение к нему определяется с социологических позиций. Соответственно с учетом степени вменяемости определяется его оценка – то ли это уголовно наказуемое деяние с принудительным лечением, то ли это только адекватное лечение вплоть до таких мягких, как психокоррекция или психотерапия.

Мерами предотвращения случаев отклоняющегося поведения могут служить:

- 1) смягчение депривации (в рамках допустимого);
- 2) устранение релизеров, связанных с депривированной потребностью;
- 3) формирование иной мотивации, по механизму доминанты вытесняющей и заменяющей неудовлетворенную потребность;
- 4) отрицательное подкрепление, т. е. в той или иной форме наказание за проступки, связанные с девиантным поведением.

На сегодняшний день девиантное поведение – это еще не до конца понятная и не всегда успешно решаемая проблема.

10. ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ. ТЕМПЕРАМЕНТ

Громадный эмпирический опыт человечества не мог пройти мимо индивидуальных различий, как в соматической, так и душевной организации. Уже с давних времен предпринимались многочисленные попытки создать классификацию людей, основанную на таких различиях, дать объяснение причин, которые их обуславливают.

В рамках данного учебного пособия нет возможности проанализировать все это многообразие подходов, хотя все они, безусловно, интересны и содержат рациональное зерно. Однако наибольшую популярность имеет не утратившая своей значимости и до настоящего времени классификация древнегреческого врача (символически его считают основоположником медицины) Гиппократа (IV–V вв. до н. э.). Он ввел понятие *темперамент* (*temperamentum* – надлежащее соотношение частей, лат.).

Гиппократ полагал, что когда у человека из всех его соков преобладает пылкая кровь (*sanguis*), то его поведение дает черты *сангвинического* темперамента – энергию, настойчивость, решительность. Если же пылкую кровь охлаждает находящаяся в избытке слизь (*phlegma*), то получается *флегматик* – хладнокровный и медлительный человек. Едкая желчь (*chole*) способствует образованию раздражительного, вспыльчивого, не знающего меры *холерического* темперамента. Но когда накапливается много испорченной черной желчи (*melanchole*), то такой вялый *меланхолик* будет постоянно пребывать в унынии. Хотя причины, выдвинутые Гиппократом, в настоящее время представляются совершенно несостоятельными, но его классификация имеет то большое положительное значение, что в ней очень верно подмечены внешние особенности поведения людей.

За прошедшие 25 веков предпринимались многочисленные и чрезвычайно разнообразные по своей теоретической основе попытки разработать рациональную классификацию типологических особенностей психической деятельности человека. В психологии эта проблема переросла в теорию личности с исключительной неоднородностью подходов. В медико-биологических науках сформировалось также значительное разнообразие соматотипических подходов, которые, безусловно, имеют свои положительные стороны, но не охватывают проблему в целом.

Большим шагом вперед в разработке проблемы темперамента были работы академика И. П. Павлова о *типах высшей нервной деятельности*. В основу своей классификации он положил характеристику нервных процессов, возбуждения и торможения, – силу, уравновешенность подвижность.

Под силой возбуждения понимается скорость и прочность выработки условных рефлексов и навыков. Сила торможения – полнота и скорость выработки дифференцировки, угасания, запаздывания. Уравновешенность нервных процессов – соотношение по силе торможения и возбуждения. Подвижность нервных процессов – скорость «переделок» отрицательных и положительных условных рефлексов.

Исходя из сочетания этих трех свойств, Павловым выделены четыре основных типа высшей нервной деятельности, схематически представленные на рис. 101.

Хорошая сила, уравновешенность и подвижность нервных процессов характеризуют живой тип, по Павлову, и соответствуют сангвинику Гиппократа. Хорошая



Рис. 101. Типы высшей нервной деятельности

сила на фоне уравновешенности, но инертности нервных процессов характерна для спокойного типа, по Павлову, и флегматика Гиппократа. Неуравновешенность нервных процессов с преобладанием силы возбуждения характерна для безудержного типа Павлова и холерика Гиппократа. Слабость нервных процессов, быстрый переход корковых клеток в состояние запредельного торможения характерны для слабого типа, по Павлову, и меланхолика – по Гиппократу.

В настоящее время этот принцип используется в варианте, когда каждое из свойств получает градуальную оценку, в частности: сила – 4 уровня, уравновешенность – 3 и подвижность – 10. При таком подходе в каждом конкретном случае индивид получает дифференцированную оценку по каждому из свойств.

Отечественными психологами Б. М. Тепловым и В. Д. Небылицыным, продолжавшими исследование И. П. Павлова, были открыты новые свойства основных нервных процессов. Среди них *динамичность* – свойство, которое определяет скорость и легкость выработки условно-рефлекторных связей (положительных – возбуждения, отрицательных – торможения), и *лабильность* нервных процессов – особое свойство, определяющее скорость возникновения возбуждательного процесса.

Рассмотренные типы ВНД, по данным лабораторий И. П. Павлова, являются общими для человека и животных, но он, кроме того, выделял чисто человеческие типы.

Наличие у человека двух сигнальных систем действительности, совместно осуществляющих его психическую деятельность, усложнило типологию людей, поскольку отражает индивидуальные различия степени участия словесных и конкретных сигналов в сложной аналитико-синтетической деятельности человеческого мозга.

По соотношению деятельности первой и второй сигнальных систем встречаются разные типы людей. Крайние случаи таких типологических отношений И. П. Павлов называл *мыслительным* и *художественным*.

Мыслительный тип характеризуется режимом преобладанием второй сигнальной системы над первой и поэтому сильной склонностью к абстрактному, аналитико-синтетическому мышлению. Это люди, которые воспринимают окружающее не столько в виде непосредственных ярких картин жизни, сколько в форме словесных, обобщенных, со своей логической структурой определений.

Художественный тип характеризуется меньшим, чем обычно, преобладанием второй сигнальной системы над первой и поэтому, наоборот, наклонностью к конкретному, предметному мышлению. Это люди, которые живо и ярко воспринимают окружающее в образах, звуках, красках, прикосновениях и запахах.

Средний тип характеризуется относительной уравновешенностью сигнальных систем с определенным преобладанием второй сигнальной системы над первой.

Говоря о типологии высшей нервной деятельности, конечно же, непременно следует иметь в виду, что у каждого конкретного человека мы имеем дело с генетически детерминированными свойствами нервной системы (*генотип*), которые в большей или меньшей степени трансформируются под влиянием факторов окружающей действительности, и тогда такую результирующую обозначают как фенотип. В отличие от темперамента, в котором представлена главным образом генетическая составляющая, во втором случае принято говорить о *характере* (*charakter* – отпечаток, признак, отличительная черта, греч.). Характер – целостный и устойчивый индивидуальный склад психической жизни личности, возникающий в результате взаимодействия наследственных задатков с окружающей средой и проявляющийся в деятельности, общении и типичных способах поведения.

Следует иметь в виду, что, несмотря на достаточно значимые различия в стратегии поведения лиц с различными типами ВНД, в биологическом и социальном отношении их следует признать равноценными. Доказательством этому служит тот факт, что все они сформировались и сохранились в результате естественного отбора в процессе эволюции. Опыт практики человеческого бытия также дает неисчислимое количество примеров одинаковой успешности деятельности, хотя достигаемой различной ценой. Вместе с тем рассмотренные индивидуальные особенности ВНД человека обуславливают необходимость также индивидуального подхода в воспитательном и педагогическом процессе, профессиональной ориентации, при психолого-коррекционной работе, а также в медицинской практике.

Рассмотрев физиологические подходы в оценке индивидуальных особенностей психики человека, следует иметь в виду, что этим далеко не исчерпывается все громадное многообразие характеристик, составляющих структуру личности, определяющих человека как личность, уникальную во всем мироздании.

11. ДИСКУССИОННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Как было отмечено выше, душа, психическая деятельность является объектом исследования наук, весьма отличных по своей методологии, методическим приемам, теоретическим концепциям, тесноте связи с практической деятельностью человека. И это, естественно, неизбежно, потому что психика представляет собой столь сложный многогранный объект, который может быть понят только при рассмотрении с разных позиций. Но это обстоятельство порождает и значительные трудности в создании единой концепции о сущности души, является поводом для многочисленных дискуссий по частным и общим вопросам, дискуссий, нередко не дающих позитивных результатов.

Среди причин, обуславливающих такую ситуацию, прежде всего можно выделить следующие.

Во-первых, в самой психологии, и особенно при сопоставлении с другими дисциплинами, к сожалению, имеет место значительная неоднозначность используемых терминов и понятий. Нормативная психологическая терминология, особенно на международном уровне, находится на самом начальном этапе своего формирования. Это приводит к бесплодности многих дискуссий, поскольку такой «языковой барьер» не позволяет обсуждать существо проблемы. Положение дел усугубляется еще и тем, что в психологии нередко используются понятия очень высокой степени абстрагирования, которые с позиций естествознания толкуются весьма неоднозначно. Эта сложность трудно преодолима, слишком велик груз традиций, слишком велики междисциплинарные дистанции. Способ, который может облегчить ситуацию, – весьма желательное использование и в научной, и особенно в учебной литературе ссылок на соответствующие толковые словари или раскрытие конкретного содержания того или иного термина.

Во-вторых, естественные науки, и прежде всего физиология, по уровню своего развития, накопленной фактологии и теоретических концепций далеко не всегда способны дифференцировать то многообразие оттенков и частных, которыми характеризуют психические феномены. Например, механизмы эмоций – далеко не простая проблема, хотя физиология и располагает определенными позитивными знаниями. Но если речь заходит о таких частных проявлениях эмоций, как радость, горе, чувства, настроения, переживания и т. д., то объективных физиологических данных катастрофически недостаточно для расшифровки механизмов этих состояний. Однако интенсивная работа в этой области, постепенное накопление материала дают основания для определенного оптимизма и в этом отношении.

В-третьих, не нашла своего окончательного решения и психофизическая (психофизиологическая) проблема – проблема соотношения психических и физиологических (в частности, нервных) процессов. Диапазон мнений, точек зрения в рамках данной проблемы очень широк – от полного отрицания причинно-следственной органической связи между идеальным и материальным, психическим и физическим до рассмотрения психики как ординарной физиологической функции определенных морфологических структур. Представляется, что продуктивное продвижение в направлении сближения таких противоречивых точек зрения возможно с учетом следующих обстоятельств. Жизнедеятельность человеческого организма должна рассматриваться только во взаимодействии его с внешней средой (непременно включая и социальную среду). На современном этапе развития человеческих знаний просто невозможно представить существование психики вне всякой связи и независимо от живого человеческого организма.

Не вызывает особых возражений, что психические и соматические процессы находятся в неоднозначном взаимоотношении. Можно говорить, по крайней мере, о трех вариантах таких взаимоотношений. Действительно, порой психическое и физическое обнаруживаются лишь только как случайно синхронно протекающие процессы, и иного рода взаимосвязь представляется маловероятной. Например, состояние легкой грусти и перистальтика кишечника. Достаточно много примеров, когда соматические процессы запускаются или модулируются психическими процессами и состояниями, как это рассматривалось выше при разборе психомоторики и психовегетатики. И, конечно же, бесспорным является множество факторов,

свидетельствующих о влиянии соматики на психику. С позиций естествознания нет альтернативы концепции (хотя следует признать, что не всегда для этого имеются непосредственные факты), что психические феномены развиваются на основе соматических функций, включая сюда и деятельность нервной системы в условиях взаимодействия организма с внешней средой.

В-четвертых, в физиологии принято решать задачи о механизмах функционирования человеческого организма не только при помощи исследований на людях (с неизбежными ограничениями), но и в экспериментах на животных, используя их как адекватные биологические модели. Относительно соматических функций такая адекватность легко демонстрируется и проверяется, она доказана теоретически и экспериментально. Применительно же к психическим функциям это далеко не всегда является достаточно очевидным. Безусловно, при интерпретации экспериментальных данных, полученных на животных, применительно к человеческой психике по вполне понятным причинам возникают очень большие трудности, но они не представляются безнадежно непреодолимыми. Успехи сравнительной и эволюционной физиологии, зоопсихологии, сравнительной психологии, разработка уникальных методических приемов дают основания для оптимистического отношения и к этой проблеме.

В-пятых, в настоящее время большинством психологов, нейропсихологов и нейрофизиологов считается общепринятым, что непосредственным предшественником всех психических феноменов является мозговая активность, в частности возбудительные процессы и тормозные состояния нейронов. Вместе с тем имеются пока непреодолимые трудности в представлении относительно трансформации этих, в сущности физических, химических, процессов в психические явления. Достаточно трудно допустить в этом случае аналогию, сравнимую с переходом, например, тепла в свет или электричества в тепло и т. п.

Такая аналогия исключается, прежде всего, потому, что она входит в противоречие с законами сохранения массы и энергии. Сколько-нибудь конструктивных, не противоречащих современному естествознанию концепций по этой проблеме нет. Это приводит к устойчивости позиций об отсутствии взаимосвязи материального и идеального. Имеющие место попытки объяснения происхождения психики на основе информационно-энергетической концепции (Чайлахян Л. М. [и др.]) носят, в лучшем случае, абстрактно-гипотетический характер. Таким образом, эту проблему можно считать открытой. Но не закрытой! Прорыв в этой области еще впереди.

Завершая эту главу, трудно не упомянуть явления, которые в настоящее время обозначают как парансихические феномены (пси-явления, экстрасенсорика). Сразу же следует оговориться, что ныне действующий Устав Международной ассоциации научной психологии устанавливает, что занятия парансихологией не могут быть совмещены с пребыванием в этой ассоциации, а доклады, посвященные проблеме парансихологии, не могут быть включены в программу съездов научных психологов. Но... в свое время великий А. Лавуазье по поводу метеоритов утверждал, что «камни с неба падать не могут, потому что их там нет».

Серьезного анализа парансихических феноменов практически никто не проводил. Поражает их разнообразие, экстраординарность, слабая воспроизводимость, невозможность объяснения с позиций современного естествознания. Представляется,

что в эту большую неоднородную группу явлений входят и такие, истинность которых когда-то будет подтверждена, и такие, которые являются следствием просто заблуждений некоторых исследователей, и такие, которые обусловлены психопатологическими особенностями отдельных личностей. Но есть и такие, которые умышленно с определенной целью создаются профессиональными аферистами. В будущем каждый из парапсихических феноменов займет соответствующее место из числа этих четырех. Чисто терминологически В. Т. Кондрашенко и Д. И. Донской (1993) среди них различают следующие:

- 1) проскопию – предвидение;
- 2) реинкарнацию – повторное рождение, воплощение в другом человеке;
- 3) ретроспекцию – способность воспроизводить информацию о прошлых событиях;
- 4) интроспекцию – видение внутренних органов;
- 5) дермовидение – кожное зрение;
- 6) мысленные фотографии – изображение на фотоматериале, производимое волевым усилием;
- 7) психометрию – получение информации о человеке при исследовании какого-либо предмета;
- 8) лозоискательство – нахождение подземных предметов по движениям веточки лозы или иных приспособлений;
- 9) психокинез (телекинез) – передвижение предметов волевым усилием;
- 10) левитацию – способность преодолевать силу земного притяжения;
- 11) полтергейст – самопроизвольное, но часто осмысленное передвижение предметов, производство звуков, запахов и т. д.;
- 12) телепатию – мысленное общение между индуктором и респондентом;
- 13) ясновидение – получение знаний об объективных событиях внешнего мира, не основанное на работе известных органов чувств и рациональных рассуждениях.

Таким образом, не априорное отрицание или бездоказательное утверждение, а серьезный естественно-научный анализ позволит определить рациональные положения и тем самым вывести их за рамки парапсихологии.

Раздел IV

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

На протяжении первых трех разделов мы с большей или меньшей убедительностью рассматривали те или иные механизмы, обеспечивающие наши сенсорные процессы и психическую деятельность. Настало время разобраться в некоторых методических приемах, используемых в настоящее время в теоретической, прикладной и клинической психофизиологии.

«Если бы можно было видеть сквозь черепную крышку и если бы место больших полушарий с оптимальной возбудимостью светилось, то мы бы увидели на думающем сознательном человеке, как по его большим полушариям передвигается постоянно изменяющееся в форме и величине причудливо неправильных очертаний светлое пятно», — писал академик И. П. Павлов в 1927 г. Не станем утверждать, что предвидение великого физиолога уже сбылось, а постараемся с современных позиций охарактеризовать передвижение «светлого пятна» и то, что это дает для психофизиологии и клинической медицины.

Нейронауки, к которым относится психофизиология, в XXI в. характеризуются одновременным развитием новых технологий оперативных нейрохирургических вмешательств и систем визуализации (нейронавигации, нейромониторинга, картирования) функционального состояния мозга. Предоперационная морфологическая диагностика осуществляется по данным магнитно-резонансной томографии (МРТ), компьютерной томографии, ангиографии и МРТ-ангиографии. Физиологическое сопровождение обеспечивается функциональной МРТ, позитронно-эмиссионной томографией, магнитоэнцефалографией. Ультразвуковая доплерография (УЗДГ), функциональная МРТ, ПЭТ, функциональный стереотаксис (при помощи методов локализации диполя, нейронавигации и трехмерной траектории Лиссажу), нейровидеоэндоскопия позволяют регистрировать состояние мозга в реальном масштабе времени.

1. ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЯ. НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ

Электроэнцефалография (ЭЭГ) — раздел электрофизиологии, изучающий закономерности генерации суммарной электрической активности головного мозга, а также метод регистрации этой активности с поверхности головы. ЭЭГ широко применяется в клинической диагностической и лечебной работе, а также при изучении деятельности мозга, связанной с реализацией психических функций. То есть по целевому назначению ЭЭГ может быть разделена на клиническую и физиологическую. Клиническая ЭЭГ служит цели диагностики заболевания мозга: верификация нарушений электрической активности, локализация повреждений, прогнозирование исходов поражений мозга и др. Существуют и другие методы регистрации суммарной биоэлектрической активности головного мозга: электрокортикография — регистрация биоэлектрической

активности непосредственно с коры, электросубкортикаграфия – регистрация активности глубоких (подкорковых) структур мозга и др. Эти методы в подавляющем большинстве случаев используются в клинических целях для оценки локализации очага поражения головного мозга. Физиологическая ЭЭГ позволяет выявлять корреляты психических функций в состоянии электрической активности мозга, что делает возможным вскрывать закономерности функционирования здорового мозга, а полученные результаты использовать для профессионального отбора, динамического наблюдения за функциональным состоянием людей при выполнении ими профессиональной деятельности.

Электроэнцефалография – метод исследования головного мозга, основанный на регистрации его электрических потенциалов. Наиболее адекватной в настоящее время представляется концепция статистического отображения активности множественных нейронных потенциалов в суммарной ЭЭГ. Она предполагает, что ЭЭГ является результатом сложной суммы электрических потенциалов многих нейронов, работающих в значительной степени независимо. Исследования последних лет заставили отказаться от упрощенной теории линейной связи ЭЭГ с элементарными электрическими процессами на уровне нейронов. Относительная редкость спайковой активности, кратковременность импульсов, приводящая к их быстрому затуханию из-за большой электрической емкости коры, определяют отсутствие значительного вклада в суммарную ЭЭГ со стороны спайковой нейронной активности. Электрическая активность мозга отображает градуальные колебания соматодендритных потенциалов, соответствующих постсинаптическим потенциалам – возбуждающего (ВПСП) и тормозного (ТПСП). Эта точка зрения получила многочисленные подтверждения при одновременном внутриклеточном отведении медленных колебаний потенциала и суммарной ЭЭГ в той же области.

Суммарная ЭЭГ отражает функциональную активность, но не отдельных нервных клеток, а их громадных популяций. В результате ЭЭГ представляет собой процесс, обусловленный активностью огромного числа генераторов, и создаваемое ими поле представляется весьма разнородным по всему пространству мозга и меняющимся во времени. В связи с этим между двумя точками над мозгом или между точками над мозгом и удаленной от него возникают переменные разности потенциалов, регистрация которых и составляет предмет электроэнцефалографии.

История электроэнцефалографии.

Приоритет в регистрации электрической активности головного мозга делают английский хирург и физиолог Ричард Кэтон (1842–1926) и русский физиолог Василий Яковлевич Да-



Ричард Кэтон
(1842–1926)



Василий Яковлевич Данилевский
(1852–1939)

нилевский (1852–1939). В 1875 г. независимо друг от друга Кэтон и Данилевский смогли зарегистрировать суммарную биоэлектрическую активность на открытом мозге собаки в остром эксперименте. Было также показано, что электрическая активность головного мозга полностью зависит от протекающих нейрофизиологических процессов: уровня бодрствования, наличия сенсорной стимуляции, интенсивности кровоснабжения мозга и др. Считается также, что Кэтон впервые зарегистрировал корковые вызванные потенциалы, проводя электрическую стимуляцию седалищного нерва и зрительную стимуляцию вспышкой света.

Таким образом, 1875 г. можно достаточно обоснованно считать одной из ключевых точек в истории нейрофизиологии: у животного на открытом мозге была зарегистрирована суммарная электрическая активность коры.

Создание метода электроэнцефалографии тесно связано с именем русского физиолога Владимира Владимировича Правдич-Неминского (1879–1952). В 1912–1913 гг. им были выполнены и опубликованы работы, в которых доказывалась возможность регистрации электрической активности мозга с поверхности головы через мозговую оболочку, кости черепа и неповрежденную кожу. В работах, проведенных в острых опытах на обездвиженных наркотизированных собаках, Правдич-Неминский регистрирует электрическую активность коры больших полушарий с неповрежденного скальпа. Он вводит специальный термин для записи электрической активности мозга, называя ее «электроцереброграммой».

Таким образом, русский физиолог Владимир Владимирович Правдич-Неминский – один из основоположников современной электроэнцефалографии. Датой рождения экспериментальной электроэнцефалографии можно смело признать 1912–1913 гг., когда впервые была зарегистрирована электриче-



Владимир Владимирович Правдич-Неминский
(1879–1952)

ская активность мозга у животного через кости черепа и неповрежденную кожу.

История современной клинической электроэнцефалографии берет свое начало в 1929 г., когда немецкий психиатр Ганс Бергер опубликовывает статью «Об электроэнцефалограмме человека» в журнале «Архив психиатрии и нервных болезней» (*Über das Elektroenzephalogramm des Menschen // Arch. f. Psychiat. u. Nervenkrankh.* – 1929).

В 1920-х гг. Бергер упорно занимался разработкой метода регистрации электрической активности головного мозга человека. Для работы он самостоятельно сконструировал оригинальный прибор («ЭЭГ-машина Бергера»). Бергер выделил два вида активности: частотой около 10 Гц, которую он обозначил как альфа-ритм, и более высокой частоты, обозначенную как бета-ритм. Была впервые дана характеристика альфа-ритма: он возникает при закрытых глазах, при открывании глаз или при сенсорной стимуляции альфа-ритм замещается бета-активностью (рис. 102). Также сообщалось, что



Ганс Бергер
(1873–1941)

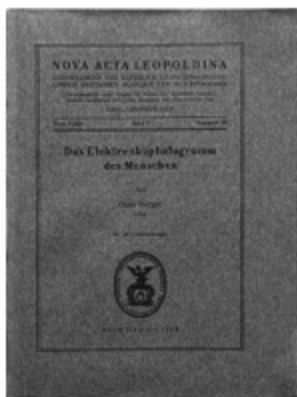
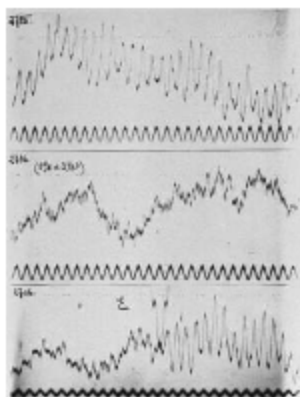


Рис. 102. Первые записи электроэнцефалограммы, выполненные Г. Бергером: альфа-ритм (верхняя запись), бета-ритм (средняя запись), возникновение альфа-ритма при закрывании глаз (нижняя запись). На всех записях нижний канал – отметка времени (сигнал частотой 10 Гц). Справа – титульный лист монографии Г. Бергера «Электроэнцефалограмма человека» (Йена, 1938)

характер «мозговых волн» изменяется в зависимости от функционального состояния головного мозга, в частности во сне, при общей анестезии и гипоксии. Было показано, что характер активности у здорового человека и у больного эпилепсией существенно различается. Бергер предложил не только сам термин «электроэнцефалограмма», но и аббревиатуру ЭЭГ.

Метод энцефалографии стал получать признание лишь после того, как работы Бергера поддержал мэтр электрофизиологии лорд Эдгар Дуглас Адриан – лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине (1932), которую он получил вместе с Чарльзом Шеррингтоном за исследования функциональной активности нейронов. На собрании Физиологического общества в Кембридже в мае 1934 г. Адриан и Мэттьюс своей демонстрацией доказали связь «ритма Бергера», как они назвали альфаритм, с биоэлектрической активностью головного мозга. Период со второй половины 1930-х до начала 1950-х гг. был ознаменован бурным развитием электроэнцефалографии. Произошло широкое внедрение метода в клиническую практику. «Пионеры электроэнцефалографии»: Грей Уолтер, Герберт Джаспер и Уайлдер Пенфилд, супруги Фредерик и Эрн Гиббс, Натаниел Клейтман – заложили фундаментальные основы классической нейрофизиологии.

Методология. Прибор для регистрации электрической активности головного мозга человека электроэнцефалограф должен обеспечивать неискаженную регистрацию потенциалов амплитудой порядка 5–500 мкВ, частотой от 0,3 до 100 Гц. Современные электроэнцефалографы представляют собой многоканальные регистрирующие устройства, объединяющие от 8 до 64 идентичных каналов, позволяющих регистрировать одновременно активность от электродов, расположенных на кожном покрове головы.

Для получения сигнала электроды соединяются (коммутируются) в электроэнцефалографические отведения. Отведения условно разделяют на монополярные и биполярные.

Монополярным называют такое отведение, когда на одну из входных клемм подается потенциал от электрода, стоящего над мозгом (рабочий электрод), а на другую – потенциал от электрода, установленного на определенном удалении от мозга (референтный электрод). Референтный электрод устанавливают, как правило, на мочке уха. При такой коммутации ЭЭГ представляет суммарную активность нейронов в области рабочего электрода.

Биполярным называют отведение, при котором коммутируются два электрода, расположенные над мозгом. На положение пера в каждый момент времени будет влиять в одинаковой мере уровень потенциала под каждым электродом, и регистрируемая кривая отражает их алгебраическую сумму.

В практической электроэнцефалографии в основном используют так называемую Международную систему отведений ЭЭГ «10–20» (рис. 103). Точки расположения электродов в системе «10–20» определяют следующим образом. Измеряют расстояние по сагиттальной линии от *inion* до *nasion* и принимают его за 100 %. В 10 % этого расстояния от *inion* и *nasion* устанавливают соответственно нижний лобный (Fp) и затылочный (Oz) сагиттальные электроды. Остальные сагиттальные электроды располагают между этими двумя на равных расстояниях, составляющих 20 % от

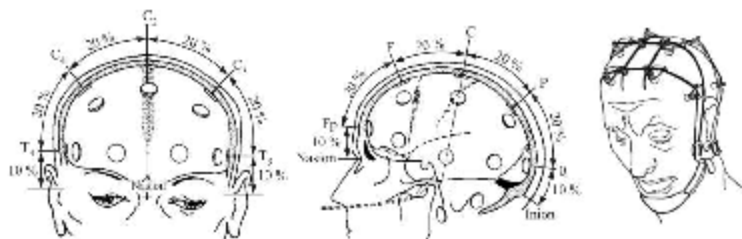


Рис. 103. Международная система электроэнцефалографических отведений «10-20». Размещение электродов с помощью ЭЭГ-шлема

расстояния *inion* – *nasion*. Вторая основная линия проходит между двумя слуховыми проходами через *vertex* (макушку). Нижние височные электроды располагают соответственно в 10 % этого расстояния над слуховыми проходами, а остальные электроды этой линии – на равных расстояниях, составляющих 20 % длины биаурикулярной линии. Буквенные символы обозначают основные области мозга и ориентиры на голове: *O* – *occipitalis*, *P* – *parietalis*, *C* – *centralis*, *F* – *frontalis*, *A* – *auricularis*. Нечетные цифровые индексы соответствуют электродам над левым, а четные – над правым полушарием мозга. На мочки ушей помещают электроды, обозначаемые соответственно A1 и A2.

Поскольку ЭЭГ отображает уровень функциональной активности мозга и весьма чувствительна к эмоциональному состоянию, воздействию внешних факторов, получение достоверной информации при электроэнцефалографическом исследовании возможно при строгом соблюдении стандартных правил. Перед проведением исследования объясняется его суть, говорят о его безвредности и безболезненности, излагают общий порядок процедуры и указывают ее приблизительную продолжительность. Обследуемый во время исследования должен находиться в свето- и звукоизолированном помещении в состоянии максимального эмоционального и температурного комфорта. Предпочтительным является положение обследуемого расслабленным в удобном кресле. Глаза пациента во время исследования должны быть закрыты, так как при закрытых глазах наблюдается наибольшая выраженность нормального альфа-ритма на ЭЭГ.

Характеристика биоэлектрической активности здорового мозга. При соблюдении стандартных условий электроэнцефалограмма здорового человека состоит из более или менее ритмизированных волн. Такую фоновую активность принято обозначать как «спонтанную». Сам термин ввел И. М. Сеченов, подразумевая под термином «спонтанная» только временную неясность условий, которые лежат в основе генерации этой активности. Он писал: «Так как они (колебания) происходят без всякой видимой причины, то я назову их спонтанными колебаниями тока, или спонтанными разрядами. Последним именем я, однако, никак не обозначаю природу гальванического процесса, а разумею лишь взрывчатый характер его проявления». Сейчас нам известно, что спонтанная активность определяется в основном алгебраической суммой

ВПСП и ТПСП сомы и дендритов нервных клеток, а также, видимо, сдвигами метаболических процессов мозга и активностью глиальных элементов.

Спонтанная фоновая электрическая активность головного мозга здорового человека по внешнему виду представляет собой, как правило, регулярную, т. е. ритмическую, активность, характеризующуюся сериями двухфазных волн различной частоты в полосе от 0,001 до 200 колебаний в секунду. С практической точки зрения, учитывая технические возможности большинства регистрирующих устройств, анализу подвергается активность в спектре 0,3–70 Гц. Весь спектр регистрируемой электроэнцефалограммы принято условно разделять на несколько стандартных диапазонов частот (табл. 13). В современной аппаратуре для определения спектрального состава ЭЭГ предусмотрена автоматическая процедура, которая, как правило, основана на выполнении быстрого Фурье-преобразования (FFT).

Таблица 13

Частотные ЭЭГ-диапазоны

Наименование диапазона	Границы диапазона, Гц
Дельта	0,3–4
Тета	4–8
Альфа	8–13
Низкочастотный бета (бета-1)	13–25
Высокочастотный бета (бета-2)	25–35
Гамма	35–70

Регистрируемые в каждом частотном диапазоне волны могут иметь относительно устойчивую постоянную частоту в течение достаточного временного интервала. В этом случае им присваивают наименование «ритм». В тех случаях, когда частота следования волн перестает быть строго постоянной и становится более разбросанной, говорят о формировании «активности».

На ЭЭГ здорового человека в состоянии спокойного бодрствования при закрытых глазах до 75–90 % времени регистрации занимают волны частотой около 10 Гц (от 8 до 13 Гц) синусоидальной формы и амплитудой порядка 20–80 мкВ. Такую активность Ганс Бергер определил как «альфа-ритм». Поскольку данная активность – основной графоэлемент нормальной ЭЭГ, описание начнем с ее характеристики.

Альфа-ритм регистрируется на ЭЭГ при состоянии спокойного бодрствования, закрытых глазах и отсутствии внешних надпороговых сенсорных воздействий. Любая неспецифическая активация: открывание глаз, вспышка света, тональный шелчок, усиление внимания испытуемого, ведет к реакции десинхронизации, т. е. угнетению, блокаде альфа-ритма.

Частота альфа-ритма у разных людей заметно различается, но она крайне стабильна для каждого человека. Формируется альфа-ритм в процессе созревания мозга к 14–16 годам.

Обычно амплитуда альфа-волн испытывает определенную модуляцию: плавно нарастает и плавно снижается. В результате этого альфа-волны собираются в своеобразные



Рис. 104. Альфа-ритм: биоэлектрическая активность частотой 12 Гц, амплитудой 60–80 мкВ, модулированная по амплитуде в веретена, доминирующая в затылочных отведениях

веретена, длительность которых колеблется от 0,5 до 10 с (рис. 104). Наличие веретен альфа-ритма отражает влияние восходящих активирующих систем на кору больших полушарий. На вершине веретена эти влияния минимальны, затем они постепенно увеличиваются, и при появлении «перехвата» веретена, при котором амплитуда альфа-ритма резко снижается или вообще исчезает, влияние восходящих активирующих систем на кору является максимальным.

Альфа-ритм доминирует по амплитуде в затылочных отведениях и убывает во фронтальном направлении. В таком случае говорят о правильном зональном распределении альфа-ритма. Доминирование альфа-активности в передних отделах мозга оценивается как инверсия зонального распределения.

В норме альфа-ритм симметричен по частоте и амплитуде в правом и левом полушариях. Следствием функциональной асимметрии мозга, связанной у большинства людей с **преобладанием активности левого полушария**, является некоторое преобладание по амплитуде альфа-ритма в **правом (!) полушарии**. Амплитудная асимметрия в норме не должна превышать 50 %.

Волны альфа-диапазона частот (8–13 Гц) можно наблюдать во всех областях мозга человека. Выделяют эквиваленты альфа-ритма, которые имеют ту же частоту, но другую локализацию и чувствительны к раздражителям различных модальностей. В височной области можно наблюдать немодулированные каппа-волны частотой 8–12 Гц, амплитудой 5–30 мкВ и тау-ритм – колебания частотой 10–12 Гц, которые подавляются звуковыми стимулами. Фокус лямбда-волн (12–14 Гц, 20–50 мкВ) приходится на вертекс (макушку). В области роландовой борозды регистрируется мю-ритм (ролан-

дический), отвечающий блокадой на тактильные и проприоцептивные раздражения.

Ритмические волны на ЭЭГ здорового человека в альфа-диапазоне частот (8–13 Гц) могут регистрироваться и при уровне бодрствования ниже спокойного бодрствования. Одним из основных и наиболее четко выраженных компонентов спонтанной ЭЭГ в состоянии естественного сна являются так называемые сонные веретена: спонтанные всплески ритмических колебаний частотой 10–16 Гц.

У здорового человека в состоянии спокойного бодрствования регистрируют только низкочастотную *бета-1-активность* (13–25 Гц), которую, как правило, наблюдают в лобных отделах мозга и на стыках веретен альфа-ритма. В норме бета-активность симметрична по амплитуде, которая не превышает 10–20 мкВ.

Высокочастотный *бета-2-диапазон* и *гамма-диапазон* могут быть объединены, так как высокочастотная бета-активность и гамма-активность являются проявлением выраженного возбуждения корковых структур. *Гамма-ритм* состоит из волн низкой амплитуды не более 5–10 мкВ, имеющих частоту 35–70 Гц. В норме у здорового человека высокочастотные ритмы регистрируются при значительном психоэмоциональном напряжении. В этом случае они выражены лучше в передних отделах мозга.

Тета-диапазон занимает участок полосы ЭЭГ от 4 до 8 Гц. У здорового бодрствующего человека в данном диапазоне могут регистрироваться лишь одиночные тета-волны, которые не прерывают альфа-ритма, не превышают его по амплитуде. Устойчивый тета-ритм и тета-активность в норме регистрируются лишь при снижении уровня бодрствования в начальные фазы сна.

Дельта-диапазон занимает участок полосы ЭЭГ от 0,3 до 4 Гц. У здорового бодрствующего человека дельта-ритм, и дельта-активность, и даже отдельные дельта-волны не встречаются. Дельта-активность регистрируется только во время физиологического сна (рис. 105).



Рис. 105. Медленноволновая ЭЭГ-активность

Основные графоэлементы ЭЭГ здорового человека. При соблюдении всех условий регистрации (состояние спокойного бодрствования, температурный и эмоциональный комфорт, отсутствие внешних раздражителей) у большинства здоровых людей (в 80–90 % популяции) на ЭЭГ регистрируется организованный альфа-ритм регулярный по частоте, четко модулированный в веретена амплитудой от 20 до 90 мкВ, занимающий до 90 % времени регистрации (индекс ритма), который может изредка прерываться, очевидно, в связи с активацией за счет собственной психической активности обследуемого. Перехваты между веретенами заняты бета-активностью. Хорошо выражена зональность распределения альфа-ритма: его амплитуда убывает от затылка к центральным отделам мозга, где альфа-активность комбинируется с бета-ритмом. В лобных отведениях регистрируется очень слабый альфа-ритм, занимающий по времени не более 50 %, и бета-активность, сравнимая с ним по амплитуде. Медленные волны во всех отведениях практически не представлены. Описанный вид ЭЭГ представляет собой «идеальную норму».

У 10–20 % здоровых обследуемых регулярный альфа-ритм на ЭЭГ не превышает 10 мкВ. В таких случаях говорят об «особых видах биоэлектрической активности», к которым относят «плоскую».

Низкоамплитудная, так называемая плоская ЭЭГ, представляет вариант активности, при котором разность потенциалов не превышает 10 мкВ по всей конвексимальной поверхности. Основным видом активности являются высокочастотные низкоамплитудные колебания.

Отражением функциональной асимметрии мозга выступает *асимметрия* электрической активности правого и левого полушария. Асимметрия может быть оценена для каждого ритма по его выраженности, амплитуде, индексу. Для каждого из этих параметров коэффициент асимметрии может быть определен по формуле:

$$Kp = (Ps + Pd) / (Ps - Pd),$$

где Kp – коэффициент асимметрии ритма по выбранному параметру; Ps, Pd – выбранный параметр ритма в конгруэнтных отведениях над правым и левым полушарием.

Симметричность ЭЭГ хотя и не абсолютна, тем не менее настолько характерна для нормальной ЭЭГ, что является одним из критериев оценки функционального состояния мозга. Практически вариантом нормы можно считать значения асимметрии амплитуды, не превышающие 50 %, а частотная межполушарная асимметрия не должна быть более 1 Гц. Естественно, при этом должна быть полная уверенность в идентичности установок электродов в обоих полушариях.

Продолжая дальше характеристику электрических процессов мозга, необходимо рассмотреть реактивные изменения спонтанной активности при различных видах внешней стимуляции. Изменения фоновой активности головного мозга человека возникают при самых различных условиях: действии внешних раздражителей, естественных состояниях сна и бодрствования, ориентировочной и условно-рефлекторной деятельности, течении сложных безусловных реакций, действии различных физических и химических факторов и т. д. Ряд этих воздействий вызывает общие сдвиги текущей спонтанной активности мозга, часто не равнозначные в различных мозговых структу-

рах. Поэтому, чтобы в дальнейшем легче было разобраться в генезе и динамике изменений фоновой активности, отметим несколько групп общего типа реакций.

Реакция активации. Еще Г. Бергер отмечал, что открывание глаз, внешние раздражения, умственное напряжение приводят к депрессии, угнетению, блокаде альфа-ритма. Исследованиями ЭЭГ было показано, что все раздражения, вызывающие пробуждение и бодрствование, сопровождались сменой в ЭЭГ медленных ритмов на низковольтную быструю активность. Эта реакция была названа реакцией активации, которая носит генерализованный характер. Прямое раздражение ретикулярной формации ствола мозга у животных воспроизводит все изменения, характерные для активации, связанной с бодрствованием, и ничем не отличается от реакции при действии внешних раздражителей. На этом основании реакцию угнетения медленной ритмики, или реакцию активации, чаще называют реакцией пробуждения (*arousal reaction*).

Реакция активации сопровождается ориентировочную реакцию и, как правило, связана с появлением генерализованной более быстрой высокочастотной активности. У человека в зависимости от исходного фона активация в ЭЭГ проявляется постепенной депрессией альфа-ритма и увеличением доли в суммарной ЭЭГ бета- и гамма-колебаний.

Реакции активации противопоставляют реакцию *инактивации*, которая связана со снижением уровня возбуждения в коре. Эта реакция, в зависимости от исходного уровня активности, выражается в появлении альфа-ритма вместо быстрого низкоамплитудного ритма или даже в появлении медленных тета- и дельта-волн при дальнейшем депрессировании ЦНС.

Одной из стандартных проб для оценки реакций активации и инактивации является *открывание и закрывание глаз*. Изменения электрической активности при открывании глаз отражают реакцию активации ЭЭГ: блокада альфа-ритма и генерация бета-активности. При закрывании глаз происходит достаточно быстрое (1–2 с) восстановление фоновой альфа-активности.

С целью оценки реакции активации применяют также одиночные стимулы в виде короткой вспышки света или звукового щелчка. Повторение раздражения используют для оценки скорости *угасания ориентировочной реакции*. У здорового человека при предъявлении 5–10 вспышек света ориентировочная реакция полностью угасает: депрессия альфа-ритма в ответ на одиночную вспышку света не возникает.

Реакция усвоения ритма. Заключается в изменении, перестройке спонтанной активности коры мозга под влиянием ритмических раздражений (рис. 106). В этом случае электрическая активность коры приобретает ритмический характер с частотой, равной или кратной (в целое число раз большей или меньшей) частоте ритмической стимуляции.

Помимо одиночных вспышек света, фотостимуляторы электроэнцефалографов позволяют предъявлять серии вспышек света желаемой частоты и длины волны (цвета), что позволяет проводить ритмическую фотостимуляцию для оценки реакции усвоения ритма. Кроме реакции усвоения ритма, здоровый мозг может отвечать на ритмическую фотостимуляцию появлением гармоник-ритмов, кратных частоте световых мельканий и превышающих их частоту в два, три и более раз, или появлением субгармоник – трансформацией ритмов мельканий в сторону низких частот, кратных частоте вспышек.

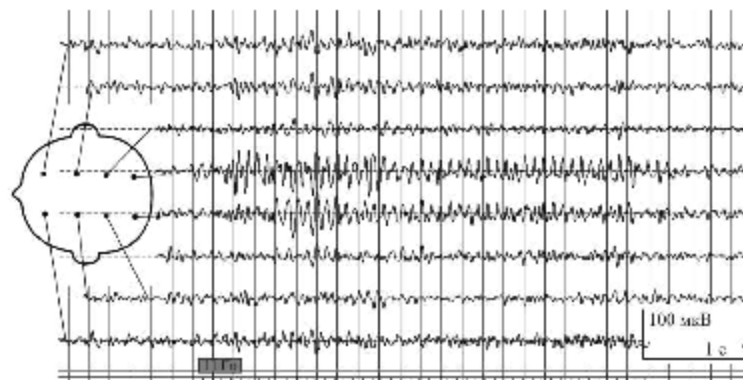


Рис. 106. Реакция усвоения ритма. Генерация в затылочных отведениях ритма, повторяющего частоту ритмической фотостимуляции. Внизу – отметки всплеск фотостимулятора частотой 11 Гц

У здоровых бодрствующих людей в большинстве случаев для ритмических мельканий белого света наблюдают реакцию усвоения ритма в диапазоне от 8 до 14 Гц. На ЭЭГ генерируются ритмические волны с частотой, равной частоте мелькания, которые имеют наибольшую амплитуду в затылочных отделах, распространяются симметрично и полностью убывают к лобным отделам. Как правило, оптимум частоты усвоения соответствует частоте собственного альфа-ритма, амплитуда которого в ответ на стимуляцию заметно увеличивается (экзальтация альфа-ритма).

При некоторых специальных исследованиях используют цветные фильтры, поскольку на свет разной длины волны возникают различные виды активности. При ритмической стимуляции зеленым светом оптимум частоты усвоения находится в тета-диапазоне, при стимуляции синим светом – в дельта-диапазоне частот, максимальное усвоение стимуляции красным светом наблюдается при стимуляции с частотой порядка 16–18 Гц.

ЭЭГ в цикле «бодрствование – сон». Поскольку ЭЭГ связана с системами, определяющими уровень функциональной активности мозга, можно установить определенное соответствие между характером ЭЭГ и функциональным состоянием мозга. У большинства здоровых людей обнаруживается четкая корреляция между уровнем функциональной активности мозга в цикле «бодрствование – сон» и амплитудно-частотными характеристиками ЭЭГ. Снижение уровня бодрствования (переход от функционального покоя ко сну) сопровождается замедлением частоты и увеличением амплитуды волн ЭЭГ, а повышение уровня активности (переход от состояния покоя к психоэмоциональному напряжению) коррелирует с увеличением частоты активности (рис. 107).

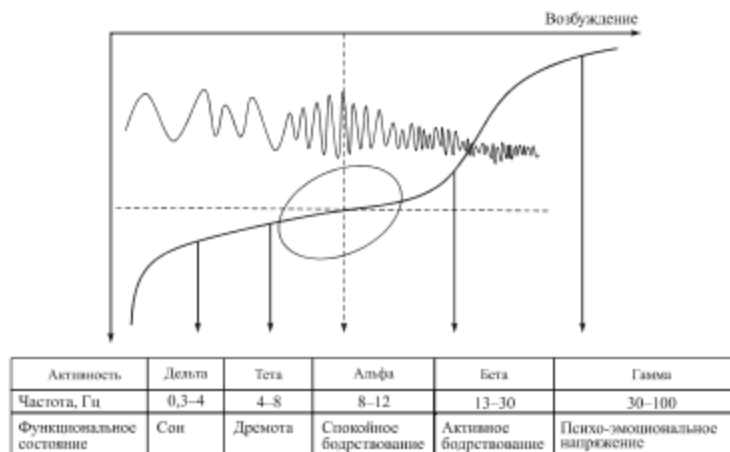


Рис. 107. Отражение в параметрах ЭЭГ основных нервных процессов: возбуждения и торможения. На схеме альфа-ритм соответствует состоянию, при котором процессы возбуждения и торможения уравновешены по силе (зона, отмеченная эллипсом)

Сон здорового человека представляет собой циклическое повторение последовательно сменяющих друг друга фаз. Выделяют фазу медленного (ортодоксального) сна и фазу быстрого (парадоксального) сна. Медленный сон наступает сразу же после того, как человек заснул. Его продолжительность составляет 80–90 мин. Формирование и развитие медленного сна обеспечивается передними отделами гипоталамуса, ядрами шва, неспецифическими ядрами таламуса и средней частью моста (так называемым тормозным центром Моруцци). В структуре медленного сна выделяют три стадии. Стадии сна различаются по глубине сна, которую можно условно измерить по интенсивности внешнего стимула, способного вызвать пробуждение (рис. 108).

В *первой стадии* медленного сна человек пребывает в состоянии дремоты или полусна. Альфа-ритм замедляется, преобразуясь в низкоамплитудный тета-ритм. Активность мышц падает, частота пульса и дыхания снижается, обменные процессы замедляются, глазные яблоки совершают замедленное движение.

Во *второй стадии* сна (легкий и неглубокий сон) на ЭЭГ на фоне преобладающей тета-активности появляются осцилляции низкоамплитудного сигма-ритма частотой 12–14–16 Гц, которые описываются как «сонные веретена». Вторая стадия сна по этой причине носит название «сон с веретенами». Вторая стадия – это примерно до 55 % от всего времени сна.

В *третьей стадии* медленного сна паттерн ЭЭГ представляет собой доминирование дельта-активности средней и высокой амплитуды. Третью стадию называют дельта-сном. Его глубина максимальна, разбудить человека в период дельта-сна крайне

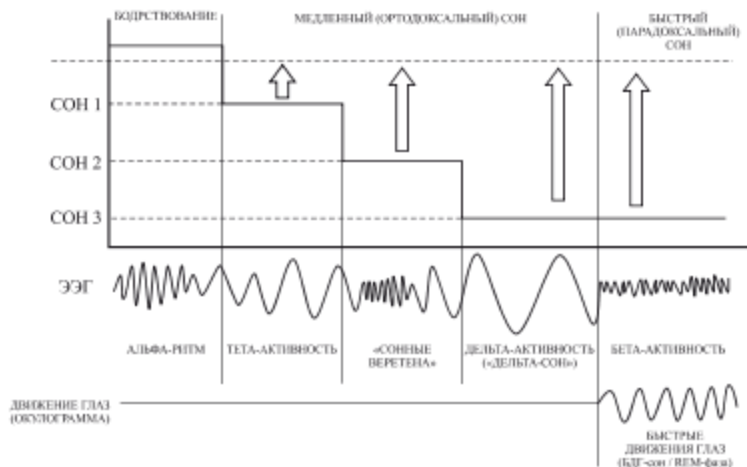


Рис. 108. Структура сна. Стрелками схематично указана интенсивность стимула, способного вызвать пробуждение, как косвенное отражение глубины сна. Быстрый сон по глубине не уступает третьей стадии сна, что определяет парадоксальность состояния: глубокий сон на фоне быстроволновой активности на ЭЭГ и быстрые движения глазных яблок

сложно. Третья стадия длится от 5–8 до 10–15 % от времени всего сна. Медленный сон обеспечивает полное восстановление затраченной за день энергии.

В норме во время сна у человека эпизодически возникают периоды, во время которых наблюдается падение мышечного тонуса с одновременным появлением быстрых саккадических движений глазных яблок и иногда быстрых движений конечностей. В этот период спящего можно разбудить с помощью внешних стимулов интенсивностью не меньшей, чем в фазу глубокого сна. На ЭЭГ в течение этих периодов регистрируется полиморфная активность с преобладанием высоких частот. Исследования показали, что этим периодам соответствует субъективное переживание сновидения. Таким образом, эта стадия сна отличается рядом проявлений, которые противоречат друг другу: активация на ЭЭГ свидетельствует о переходе мозга на более высокий функциональный уровень, что противоречит большой глубине сна, измеряемой интенсивностью пробуждающего воздействия; высокий уровень субъективных эмоциональных и психических переживаний в сновидении противоречит мышечной релаксации. В связи с этим описанная фаза сна получила название *парадоксальной*, или «сон с быстрыми движениями глаз», сокращенно – БДГ-сон (англ. REM-sleep – rapid eye movement).

Фазу парадоксального сна впервые выделил и подробно описал в 1953 г. Натаниел Клейтман совместно со своим учеником Юджином Асеринским. «Отец сомнологии» («The Father of Sleep Research») Натаниел Клейтман прожил 104 года: он родился



Натаниел Клейтман
(1895–1999)

в 1895 г. в Российской империи в Кишиневе, умер в Лос-Анджелесе в 1999 г. В 1915 г. его семья переехала в Америку. В Колумбийском университете он получил образование в области физиологии и психологии. Клейтман – первый нейрофизиолог, целиком посвятивший свою жизнь изучению феноменологии и механизмов сна. В 1925–1960 гг. он работал в Чикагском университете в основанной им лаборатории по изучению сна. В 1939 г. Клейтман опубликовал первый учебник по нейрофизиологии сна «Сон и бодрствование» («Sleep and Wakefulness»). В 1950-х гг. сконцентрировался на полиграфическом исследовании сна, которое в первую очередь включало электроэнцефалографию. Результатом работы Клеймана явилось подробное описание фаз сна, ставшее ныне классическим.

Накопленная в электрофизиологии ЦНС фактология позволяет с достаточной надежностью связать каждый частотный диапазон ЭЭГ с определенным уровнем активности мозга в континууме «глубокий сон – психоэмоциональная напряженность». Альфа-ритм характерен для состояния функционального покоя. При переходе ко сну, что отражает развитие торможения, альфа-ритм трансформируется в медленные ритмы, частота которых уменьшается пропорционально глубине сна, т. е. силе торможения. Повышение уровня бодрствования при умственной или физической деятельности сопровождается усилением возбудительного процесса, что сопровождается блокадой альфа-ритма и формированием высокочастотных ритмов, и чем выше уровень бодрствования, тем выше доминирующая частота на ЭЭГ.

2. ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ МОЗГА

Одним из приемов, с наибольшим успехом используемых при изучении процессов восприятия, является метод регистрации вызванных потенциалов (ВП) мозга. Описанный впервые английским врачом Р. Кетоном в 1875 г., практически за 50 лет до открытия ЭЭГ, в настоящее время метод ВП представляет «пространственно-временное окно» деятельности головного мозга. ВП – электрический ответ мозговой структуры на стимул или на определенное событие, изменение внутренней или внешней ситуации. Поэтому в психофизиологических исследованиях встречается еще одно название – *потенциалы, связанные с событиями* (*event-related potentials – ERPs*). Как правило, на отрезке времени 300–400 мс регистрируется колебание в ответ на определенное событие (рис. 109).

Принципиально регистрация ВП осуществляется двумя способами – в ответ на одиночные раздражители (одиночные ВП) и в ответ на серию стимулов при одновре-

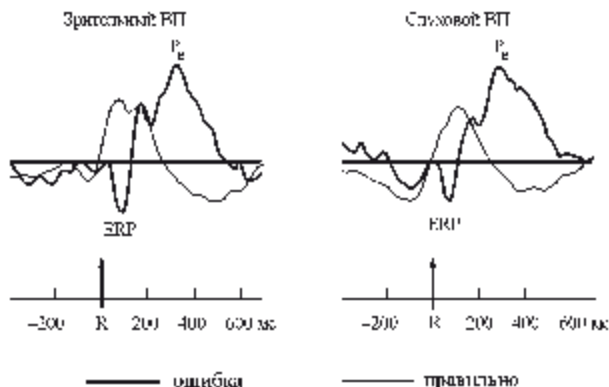


Рис. 109. Потенциал, связанный с событием (Falkenstein [et al.], 2000)

менной суммации вызванных ответов (усредненные ВП). В последнем случае требуется использование специальных вычислительных устройств, которые выделяют полезный сигнал из шумов, создаваемых спонтанной активностью мозга. ВП состоит из ряда компонентов, отражающих чередование последовательных фаз поляризации и деполяризации нейронных популяций и включение в анализ поступившего сигнала все большего числа мозговых структур.

Электроды, отводящие биопотенциалы с работающего мозга, располагаются на поверхности скальпа над проекционными и ассоциативными зонами по специальной схеме (чаще всего используется международная система «10–20»). Количество скальповых (активных) электродов зависит от исследовательских задач и может колебаться от 1–2–4 до 19–24 и доходить до 100 и более. Кроме того, чтобы зарегистрировать электрический диполь, необходим индифферентный электрод. Таковых, как правило, один или два. Они (он) располагаются недалеко от мозга – на мочках ушей, на подбородке или на груди. Различают две принципиальные схемы коммутации электродов – монополярную и биполярную. В случае монополярной регистрации каждый из активных скальповых электродов коммутируется с индифферентным электродом, образуя биоэлектрический диполь, который в технических устройствах преобразовывается в цифру (мкВ), колебание (волна, компонент, пик) на графоэлектронном (экране дисплея) или цветную карту на нейроктографе. При биполярной регистрации скальповые электроды коммутируются между собой. Таким образом, монополярная регистрация ВП отражает работу конкретных участков коры головного мозга в реальном масштабе времени, а биполярная – межкорковые взаимодействия. С точки зрения исследования роли мозговых структур в обеспечении психических процессов монополярная регистрация ВП считается более информативной. Биполярная коммутация чаще используется при регистрации ЭЭГ в дифференциальной диагностике мозговых заболеваний.

Прежде чем сформируется волновой автоколебательный процесс, называемый ВП, зарегистрированные диполи должны пройти ряд преобразований. Со скальповых электродов сигналы «собираются» в коммутационную коробку. Несмотря на количество используемых электродов, в конкретном временном интервале обрабатывается один сигнал, но с разных отведений (участков мозга). Биоэлектрические процессы по своей амплитуде очень малы, поэтому для их оцифровки и последующего анализа применяются специальные биоусилители. Следует отметить, здесь пока речь идет лишь об электрической составляющей биополя. Существует еще и магнитная составляющая, речь о которой пойдет ниже.

Помимо увеличения видимой амплитуды сигнала, усилитель выполняет функцию фильтрации (не следует путать с функцией удаления артефактов и сетевой наводки) сигнала в определенном частотном диапазоне. Так, например, если ЭЭГ регистрируется в полосе пропускания частот от 0,5 до 30 Гц, то ВП требуют расширения верхней частоты до 100 Гц (для зрительных ВП) и даже до 1000–2000 Гц (для слуховых и соматосенсорных ВП). Высокочастотная фильтрация представляет собой очень сложную техническую задачу, поэтому для регистрации ВП используется высокотехнологичная импортная аппаратура. Компьютерные устройства предполагают наличие аналого-цифрового преобразователя, оперативной и долговременной памяти для хранения информации.

Зарегистрированный ВП состоит из ряда компонентов, отражающих чередование последовательных фаз поляризации и деполяризации нейронных популяций и включение в анализ поступившего сигнала все большего числа мозговых структур. Отрезок времени с момента подачи сигнала до завершения формирования анализируемых компонентов называется эпохой анализа. Как правило, в исследованиях, где требуется оценить состояние когнитивных функций, используется эпоха анализа в 400 мс, хотя она может быть расширена до 1000 и 2000 мс.

На усредненном ВП измеряется амплитуда (относительно изолинии) и пиковые латентности (ПЛ) всех негативных (выше изолинии) и позитивных (ниже изолинии) компонентов. На рис. 110 показан слуховой ВП, отмечены его волны I–V и их нейрогенез. Характерно, что стволовые ВП имеют довольно отчетливую привязанность в генерации к мозговым структурам, чего нельзя сказать о волнах, имеющих ПЛ свыше 100 мс.

В зависимости от применяемого раздражителя и, соответственно, от целей исследования мозговые ВП по модальности подразделяются на зрительные (ЗВП), слуховые (СВП) и соматосенсорные (ССВП). Эти три основные модальности адаптированы как в клинических, так и в психофизиологических исследованиях. Довольно редко используются воздействия в целях регистрации ВП на обонятельный, вкусовой и другие анализаторы. ЗВП и СВП формируются при действии адекватных раздражителей на соответствующие рецепторы. Причем раздражители могут быть простыми по форме (вспышки света, звуковые щелчки) или нести выраженную когнитивную нагрузку (различные зрительные образы). Для регистрации ССВП используется воздействие электрического тока на проекцию периферических нервов. С точки зрения психофизиологии электрический ток является неадекватным раздражителем (для его восприятия нет рецепторов), но очень удобным, поскольку изменять его параметры очень легко.

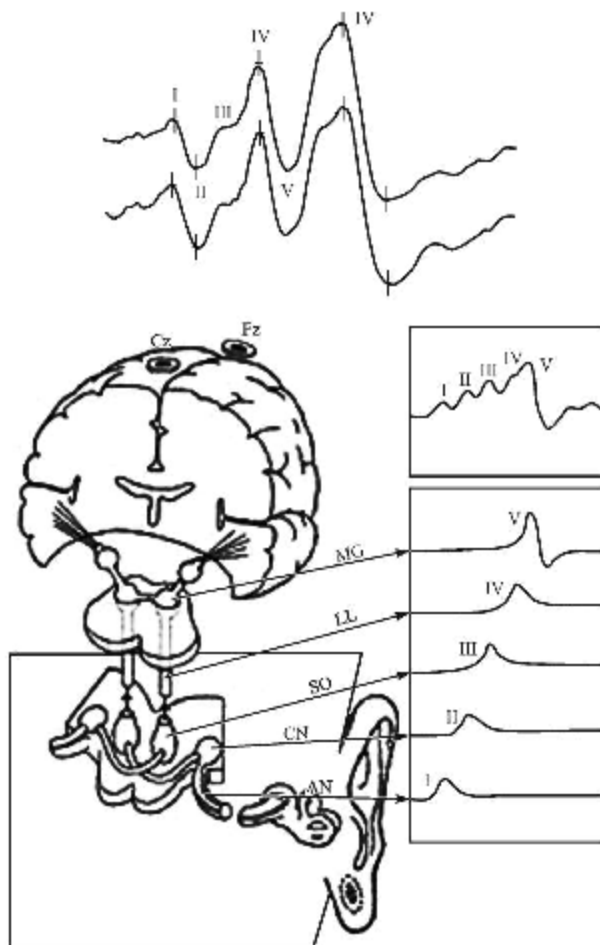


Рис. 110. Слуховой вызванный потенциал и нейрогенез его компонентов:

AN – слуховой нерв; CN – кохлеарные ядра; SO – верхняя олива; LL – латеральный лемниск;
 MG – медиальные коленчатые тела; Cz, Fz – отведения по системе «10–20»
 (Picton, Hillyard [et al.], 1973)

Вызванные потенциалы и восприятие. По своему физиологическому генезу компоненты ВП неоднородны. Ранние волны (до 70–100 мс) представляют первичный ответ нервных структур (ядер ствола мозга, проекционной коры) на приход импульсов по сенсорным путям. Более поздние компоненты связаны со сложными процессами внутримозгового взаимодействия, включая приход импульсации из других отделов коры и подкорковых структур, в том числе неспецифических центров ствола мозга, центров эмоций и мотиваций. Между ранними и поздними волнами ВП располагается группа волн, имеющих смешанный генез, обусловленный сенсорными и несенсорными влияниями. Во многих психофизиологических исследованиях, выполненных за последние 2–3 десятилетия в различных лабораториях мира и во время нейрохирургических операций, характер связей между физиологическими и психологическими показателями восприятия имел много общего. Ранние сенсорные волны ВП (с ПЛ до 100 мс) обнаруживают высокую корреляцию с показателем сенсорной чувствительности, а поздние, включая волну Р₃₀₀, – с показателем критерия принятия решения. Промежуточные компоненты ВП с ПЛ 100–200 мс выявляли двойную корреляцию – как с показателем чувствительности, так и с критерием принятия решения.

Весьма информативные данные о сущности психических процессов, составляющих содержание третьего восприятия, получены в исследованиях, посвященных анализу функционального смысла и информационной значимости волны Р₃₀₀, которая обнаруживает наиболее высокую корреляцию с критерием принятия решения. Следует сказать, что за последние 20–25 лет в литературе сформировался феномен и даже парадигма Р₃₀₀, объединяющие в себе не одно позитивное колебание с ПЛ 300 мс, а целый комплекс волн, следующих на этом отрезке времени. Поэтому здесь и далее в понятие «Р₃₀₀» мы будем вкладывать имеющийся к настоящему времени спектр концепций и гипотез. На рис. 109 показаны зрительный и слуховой потенциалы, связанные с событием, с характерной волной, формирующейся при восприятии ошибки у биржевого брокера в момент финансовой потери и в момент финансового выигрыша.

Обобщающим результатом этих работ явилось положение о том, что Р₃₀₀ отражает важный этап когнитивных процессов, связанный с опознанием стимула на основе сопоставления наличной информации с памятью и сформировавшимся на ее основе ожиданием.

Помимо регистрации электрической составляющей поля, создаваемого вокруг головы, активно разрабатываются системы оценки *магнитных полей мозга*. Считается, что их возможными источниками являются электрические токи, возникающие в синаптических передачах и синхронно активирующие пирамидные нейроны. Апикальные дендриты этих клеток расположены параллельно друг другу и перпендикулярно поверхности коры, где генерируются первичные внутрисерпные токи, образующие электрический круг в окружающих тканях. Следовательно, *магнитоэнцефалограмма* живого мозга является, главным образом, датчиком активности фиссуральной коры.

К настоящему времени наиболее интересные результаты получены при исследовании магнитных ВП в ответ на слуховую стимуляцию. Установлено, что локализация

источника кортикальных слуховых магнитных ВП перемещается с изменением частоты стимулов. Это явление получило название тонотонической организации слуховой коры. В целях локализации диполя патологического очага по данным МРТ установлены размеры извилины Гершля (первичной проекционной зоны слухового анализатора, находящейся в височной доле) у разных людей.

Одной из существенных особенностей регистрации МЭГ является применение сверхпроводящих квантовых интерферометрических датчиков (СКВИДов). Такие датчики обладают наибольшей чувствительностью среди всех существующих детекторов магнитного потока. Принцип их действия основан на использовании эффекта квантования магнитного потока и туннельного эффекта Джозефсона. Таким образом, СКВИД представляет преобразователь типа «магнитный поток – напряжение», формирующий на выходе напряжение, периодически изменяющееся в зависимости от приложенного магнитного потока с периодом, равным одному кванту потока. По аналогии с биоэлектрическими ВП для регистрации магнитных ВП с целью подавления шума СКВИДов и спонтанной МЭГ требуется большое количество накоплений (десятки и сотни). Для построения карт мозга необходимо использовать от 30 до 70 (до 200) точек регистрации.

Наиболее полную информацию об электромагнитном поле головного мозга дает регистрация биоэлектрических и магнитных потенциалов синхронно (или последовательно). Поскольку магнитная активность отражает функционирование фиссуральной коры, комбинированная регистрация позволяет выделять кортикальные генераторы компонентов ВП. Вместе с тем существенным недостатком в исследовании магнитных полей головы человека является невозможность предъявления зрительной стимуляции. Такое ограничение объясняется условиями фиксации головы испытуемого среди датчиков, в силу чего он практически лишается поля зрения. Поэтому и силы исследователей в области магнитоэнцефалографии сосредоточены, главным образом, на регистрации феноменов при слуховой, болевой и моторной стимуляции.

3. УСЛОВНОЕ НЕГАТИВНОЕ ОТКЛОНЕНИЕ (Е-ВОЛНА): ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ КОРРЕЛЯТ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

На начальном этапе развития электроэнцефалографии сложился несколько упрощенный взгляд на ее применение в физиологии ЦНС и психофизиологии. Он был продиктован большим желанием видеть в динамике суммарной ЭЭГ отражение классических представлений об основных закономерностях работы головного мозга, предложенных еще И. П. Павловым. Исследователи пытались найти универсальный метод анализа сложных мозговых функций: условно-рефлекторной деятельности, памяти и даже мыслительной способности человека. Одним из методов оценки двигательного акта может быть регистрация Е-волны («волны ожидания», «условного негативного отклонения»), отражающей явление антиципации (предвидения) будущего события. «Волна ожидания», или *Е-волна*, описана Грессом Уолтером. Е-волну можно выделить в потенциалах мозга, когда один стимул служит сигналом к появлению второго – значимого раздражителя. В интервале между предупреждающим и императивным стимулами развивается медленно нарастающая негативность, которая достигает пика к мо-

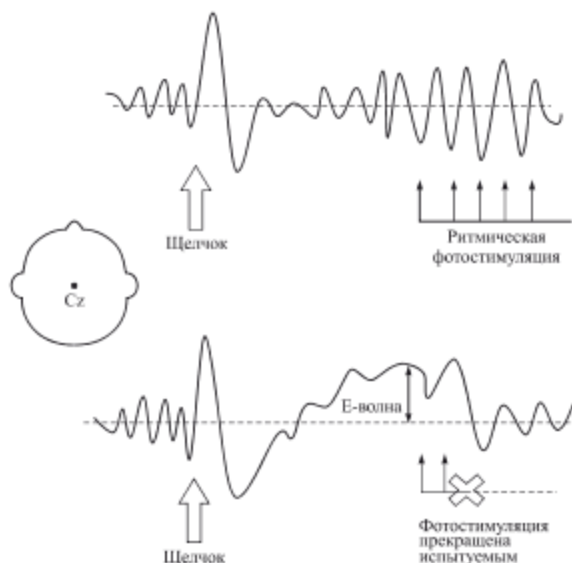


Рис. 111. Схема регистрации условного негативного отклонения (Е-волны). Щелчок используется как предупреждающий стимул, вспышки света – императивный стимул, в ответ на который испытуемый нажимает на кнопку и прекращает фотостимуляцию

менту нанесения значимого стимула (рис. 111). Е-волна имеет корковую природу, так как она инвертирует, если электрод, введенный в мозг человека, проходит через поперечник коры. Топография Е-волны ограничена передней и центральной областями головы, включая моторную и соматосенсорную зону.

Регистрация Е-волны основывается на опыте Грея Уолтера, ставшего классическим. В опыте применяются два раздражителя – звуковой щелчок и ритмический свет – с интервалом в 1 с. Изолированно примененный щелчок вызывает положительную волну, замаскированную большим отрицательным компонентом, фотостимуляция вызывает десинхронизацию. Негативное отклонение возникает только при соответствующей мотивации испытуемого: испытуемый получает инструкцию после звукового щелчка ждать вспышек света и нажать на кнопку, чтобы их прекратить. В этом случае щелчок становится условным сигналом, а вспышка света – императивным в ответ на императивный раздражитель (вспышки света), что прекращает вспышки. В ответ на условный сигнал в виде щелчка возникает большая отрицательная волна, которая и была названа Е-волной, или «волной ожидания» (испытуемый ожидает вспышек света, чтобы их включить, нажав на кнопку). Такая картина наблюдается длительное вре-

мя, пока внимание испытуемого сохраняется и он точно нажимает на кнопку. Однако если исключить подкрепление (вспышки света), Е-волна полностью исчезает.

Е-волна возникает сходным образом и в исследованиях, в которых испытуемый должен принять решение в уме, вместо того чтобы выполнять двигательный акт. Необходимо только, чтобы он проявил некоторое умственное усилие в ответ на второй раздражитель (мысленно представил нажатие на кнопку).

4. ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КОЖИ. СВЕРХМЕДЛЕННЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Электрическая активность кожи (ЭАК) — совокупность биоэлектрических феноменов, регистрируемых с поверхности кожи: уровень потенциала, проводимость и сопротивление кожи. Данные показатели отражают состояние вегетативной нервной системы и широко применяются в психофизиологии для оценки эмоциональной сферы, нервно-психического напряжения, селективного внимания и др.

Первым описал потенциалы кожи Э. Дюбуа-Реймон в 1848 г. Он показал, что биотоки изолированной кожи лягушки по своей величине превосходят нервные и мышечные.

В 1888 г. французский невролог и физиолог К. Фере при работе с больной истерической анорексией, именуемой им «мадам Икс», выявил, что при пропускании слабого тока через предплечье происходили систематические изменения в электрическом сопротивлении кожи. К. Фере систематизировал связи между колебаниями кожного сопротивления, эмоциями и чувствительными ощущениями. Позднее в литературе метод регистрации сопротивления кожи получил название «метод Фере».

В 1888 г. ученик И. М. Сеченова профессор, заведующий кафедрой физиологии Императорской Медико-хирургической академии Иван Романович Тарханов впервые открыл, что потенциалы кожи связаны с психической и нервной деятельностью. Он также описал метод регистрации потенциалов кожи, который был впоследствии назван его именем (феномен Тарханова). О своих результатах Тарханов докладывает 22 апреля 1889 г. на заседании Петербургского общества психиатров и невропатологов: «...Течение, хотя бы и мимолетное, почти всех форм нервной деятельности, начиная от простейших чувств, ощущений и кончая умственными операциями и волевыми разрядами, сопровождается усиленной деятельностью кожных желез человека». Тарханов установил, что любое раздражение, нанесенное человеку, через 1–10 с латентного периода вызывает сначала легкое и медленное, а затем все ускоряющееся



«Физиолог И. Р. Тарханов»
Портрет работы И. Е. Репина (1908)

отклонение зеркала гальванометра, часто выходящее за пределы шкалы. Это отклонение иногда продолжается еще несколько минут по прекращении действия раздражителя. Постепенно зеркало гальванометра возвращается в исходное положение.

Феномен Тарханова должным образом не был освещен в зарубежной литературе. Наоборот, он был оттеснен появившимся через 20 лет (1909) так называемым психогальваническим рефлексом Верагута. Однако метод Верагута регистрировал результаты поляризованных процессов при включении в цепь (пропускание через кожу) постоянного тока напряжением несколько вольт, т. е. являлся вариантом метода Фере.

Карл Юнг (1907) был одним из первых, кто показал связь кожно-гальванической реакции (КГР) и степени эмоционального переживания. В КГР Юнг видел объективное физиологическое «окно» в бессознательные процессы, постулированные его учителем Зигмундом Фрейдом. С этих работ начала XX в. КГР стала относиться к числу наиболее распространенных показателей, что объяснялось легкостью ее регистрации и кажущейся простотой интерпретации измерений. Она широко и относительно успешно использовалась для контроля за состоянием человека при выполнении разных видов деятельности, в исследованиях эмоционально-волевой сферы и интеллектуальной деятельности. Кожно-гальваническая реакция является одним из показателей в процедуре «детекции лжи».

Существуют два метода регистрации ЭАК: по Тарханову и по Фере. При использовании метода Тарханова регистрируется «фоновая» электрическая активность кожи без применения внешнего источника тока. Такая активность обозначается как эндосоматическая. По методу Фере оценивается электрическое сопротивление и проводимость кожи при использовании внешнего источника постоянного тока. Регистрируемая электрическая активность обозначается как экзосоматическая. Оба метода дают идентичные результаты. В качестве «нагрузки» для оценки реактивных изменений ЭАК используются различные стимулы: раздражение кожи электрическим током, глубокий вдох, вспышка света или звуковой сигнал, умственная нагрузка, физическая нагрузка и пр. Вызванные реактивные изменения ЭАК раньше обозначались как «кожно-гальваническая реакция» (феномен Тарханова). В настоящее время принят термин «вызванный кожный симпатический потенциал». Форма реактивных изменений и латентный период, полученные при разных стимулах, практически совпадают.

Источником генерации ЭАК являются потовые железы. При одновременной записи ЭАК с кожи и выделения пота одиночной потовой железой установлено, что секретиция пота совпадает с отклонением потенциала кожи в негативную сторону, а последнее, в свою очередь, совпадает с уменьшением кожного сопротивления в ответ на стимул (рис. 112).

Несмотря на то что нейромедиатором для потовых желез является ацетилхолин (медиатор парасимпатической системы), они находятся под контролем симпатической нервной системы (например, разрушение симпатической нервной системы на одной стороне тела приводит к уничтожению ЭАК только на этой стороне). К потовым железам поступают влияния от коры больших полушарий и глубоких структур мозга: гипоталамуса и ретикулярной формации. КГР является надсегментарным соматовегетативным рефлексом, эффекторным органом которого являются потовые железы,

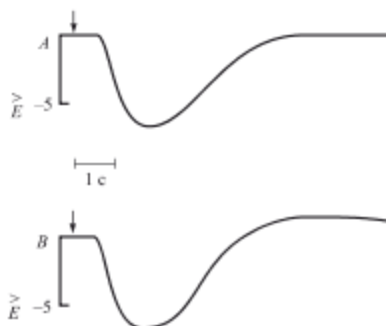


Рис. 112. Микроэлектродная запись из протока одиночной потовой железы (А) и реакция потенциала кожи той же области (В) на стимуляцию симпатического ствола

(по: Shaver A. [et al.], 1962)

а «генератором» ответа – задний гипоталамус. Рефлекторная дуга состоит из афферентной и эфферентной частей и иерархических структур ЦНС, модулирующих выраженность ответной реакции.

Выделяют тоническую, спонтанную и фазическую биоэлектрическую активность кожи (рис. 113). К тонической активности относят такие показатели, как уровень потенциала кожи, уровень сопротивления кожи, уровень проводимости кожи. Эти параметры относительно стабильны и отражают функциональное состояние центральной нервной системы. На этом фоне происходят медленные низкочастотные спонтанные



Рис. 113. Классификация видов электрической активности кожи (схема)

изменения регистрируемых показателей, которые не связаны с каким-либо раздражителем и отражают постоянную флюктуацию уровня активности в регулирующих системах (по «сервомеханизму»). В расслабленном состоянии, во сне, сопротивление кожи повышается, а при высоком уровне активации понижается. К фазическим показателям ЭАК относятся параметры, отражающие реактивные изменения в ответ на стимуляцию: реакция сопротивления кожи, латентный период и амплитуда вызванного кожного потенциала. Фазические показатели отражают баланс и силу основных нервных процессов. На все параметры ЭАК влияют суточная периодика физиологических функций, возраст испытуемого, состояние эндокринной системы, действие принятых лекарств и другие факторы.

Вызванный кожный потенциал регистрируют в состоянии покоя при комфортных температурных условиях окружающей среды. Электроды располагают чаще всего на ладони. Для отдельных видов исследований электроды могут быть расположены на лбу, на подошве, на внутренней поверхности плеча. При выполнении стимуляции ответ представляет собой трехфазный сигнал (рис. 114). Первая фаза проявляется небольшим отклонением от изолинии в положительную сторону (в нейрофизиологии отклонение пера вверх принято считать отрицательным) и связана с начальным уменьшением потоотделения в ответ на стимуляцию. За ней следует вторая фаза, которая состоит из восходящей и нисходящей частей. Восходящая часть отражает усиление потоотделения на стимуляцию. Нисходящая часть второй фазы связана с восстановлением нормального (тонического) уровня потоотделения. Третья часть представляет собой следовую волну и отражает повторное увеличение потоотделения, которое обусловлено приходом отсроченных активирующих потоотделение влияний по непрямым (полисинаптическим) гипоталамо-спинальным волокнам.

Обработка результатов исследования кожного вызванного потенциала заключается в оценке следующих основных параметров: латентного периода реакции как времени от момента стимуляции до начала реактивных изменений, амплитуды и длительности первой, второй и третьей фаз реакции. Данные показатели применяются в психофизиологии для оценки эмоциональной сферы, нервно-психического напряжения, селективного внимания и некоторых других психических процессов.

Изучение динамики *сверхмедленных физиологических процессов* (СМФП) с частотой менее 1 Гц показало, что они отражают уровень стабильного функционирования

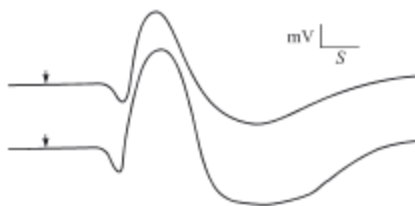


Рис. 114. Кожный вызванный симпатический потенциал (кожно-гальваническая реакция) в ответ на электрический стимул (отмечен стрелкой). Представлены два последовательных исследования по воспроизводимости результата