

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САМАРСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ имени академика С.П. КОРОЛЕВА»  
(Самарский университет)

*О. А. ВЕДЯСОВА, И. Д. РОМАНОВА, Р. А. ЗАЙНУЛИН*

# **ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

Рекомендовано редакционно-издательским советом федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева» в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по основной образовательной программе высшего образования по направлению подготовки 06.03.01 Биология

Самара  
Издательство Самарского университета  
2017

УДК 612/8  
ББК 28/91  
В26

Рецензенты : д-р мед. наук, проф. *В. Ф. Пятин*,  
д-р биол. наук, проф. *С. А. Сачков*

*Ведясова, Ольга Александровна*

В26 **Физиология центральной нервной системы и высшей нервной деятельности** : учеб. пособие / *О. А. Ведясова, И. Д. Романова, Р. А. Зайнуллин*. – Самара : Изд-во Самарского университета, 2017. – 128 с.

**ISBN 978-5-7883-1140-1**

Учебное пособие содержит теоретические и методологические основы общей и частной физиологии центральной нервной системы, классической и современной физиологии поведения, описание методов физиологического исследования. В пособие включены вопросы для самостоятельной работы студентов по изучаемым темам и список рекомендуемой литературы.

Предназначено для студентов, обучающихся по основной образовательной программе высшего образования по направлению подготовки 06.03.01 Биология.

Подготовлено на кафедре физиологии человека и животных.

УДК 612/8  
ББК 28/91

ISBN 978-5-7883-1140-1

© Самарский университет, 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b>	<b>5</b>
<b>Раздел 1. Физиология центральной нервной системы</b>	<b>7</b>
1.1. Теоретическая основа	7
1.1.1. Общие функции центральной нервной системы	7
1.1.2. Рефлекторный принцип деятельности центральной нервной системы	8
1.1.3. Свойства нервных центров	8
1.1.4. Торможение в центральной нервной системе	10
1.1.5. Рефлекторная деятельность спинного мозга	14
1.1.6. Функции ретикулярной формации	15
1.1.7. Физиология мозжечка	17
1.1.8. Физиология среднего мозга	19
1.1.9. Физиология промежуточного мозга	24
1.1.10. Физиология коры больших полушарий	31
1.1.11. Функции базальных ганглиев	36
1.2. Методы исследования	40
1.2.1. Исследование рефлекторной деятельности центральной нервной системы	40
1.2.2. Исследование свойств нервных центров	45
1.2.3. Исследование процесса торможения в центральной нервной системе	47
1.2.4. Исследование биоэлектрической активности коры больших полушарий	51
<b>Раздел 2. Физиология высшей нервной деятельности</b>	<b>58</b>
2.1. Теоретическая основа	58
2.1.1. Учение о высшей нервной деятельности	58
2.1.2. Безусловные рефлексы	60
2.1.3. Учение об условных рефлексах	61
2.1.4. Типологические особенности высшей нервной деятельности	63
2.1.5. Особенности высшей нервной деятельности человека	64
2.1.6. Функциональная межполушарная асимметрия	67
2.1.7. Механизмы целенаправленного поведения	70
2.1.8. Нейрологическая память	74

2.1.9. Физиология сна	78
2.2. Методы исследования	84
2.2.1. Метод условных рефлексов	84
2.2.2. Анализ типологических особенностей высшей нервной деятельности	86
2.2.3. Исследование функциональной межполушарной асимметрии	92
2.2.4. Изучение мотивационного поведения. Структура поведенческого акта	95
2.2.5. Исследование нейрологической памяти	96
<b>Раздел 3. Методология изучения рефлекторных реакций и поведения человека и животных</b>	<b>100</b>
3.1. Теоретическая основа	100
3.1.1. Физиологические и клинические аспекты неврологического тестирования человека	100
3.1.2. Теоретические и прикладные аспекты неврологического тестирования животных	103
3.1.3. Подходы к анализу спонтанного поведения животных	104
3.2. Методы исследования	106
3.2.1. Методы неврологического тестирования человека	106
3.2.2. Методы неврологического тестирования животных	114
3.2.3. Методы изучения спонтанного поведения животных в тестовых установках	118
<b>Рекомендуемый библиографический список</b>	<b>124</b>

## ВВЕДЕНИЕ

*Физиология* (*physis*, греч. – природа, *logos*, лат. – учение ) – наука о функциях организма.

Объект изучения физиологии – живой организм в целом или его отдельные живые органы, клетки.

Предметом изучения физиологии человека и животных являются функции и процессы жизнедеятельности, протекающие в организме на разных уровнях его организации.

Общие задачи физиологии:

- изучение качественного содержания и количественных показателей функций органов и систем организма человека и животных;
- изучение механизмов, лежащих в основе функций, и механизмов регуляции процессов жизнедеятельности и поведения человека и животных;
- выявление биологического смысла (значения) тех или иных функций организма.

Отличительной особенностью физиологии как науки является ее экспериментальный характер. Первые экспериментальные исследования на живом млекопитающем животном провел английский ученый Уильям Гарвей (1578–1657), которого по праву называют «отцом мировой физиологии». Результаты своих исследований, в ходе которых был открыт факт движения крови по замкнутой системе (кровообращение), У. Гарвей опубликовал в трактате «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных» в 1628 году. Этот год считается датой рождения мировой физиологии.

В России физиология стала развиваться в начале XVIII века в стенах Санкт-Петербургской Академии наук. В это время преподавание физиологических дисциплин осуществлялось иностранными профессорами, а первый учебник на русском языке был написан только в 1836 году. Его автором является профессор Московского университета А. М. Филомафитский (1807–1849). Решающий вклад в становление отечественной физиологии как самостоятельной экспериментальной науки внес И. М. Сеченов (1829–1905) – «отец российской физиологии». На рубеже XIX–XX веков среди разных направлений российской науки именно в области физиологии были сделаны наиболее значимые открытия. Огромный вклад в развитие физиологии в этот период внес выдающийся русский физиолог, академик И. П. Павлов, первым ставший среди российских ученых лауреатом Нобелевской премии в 1904 году. Этой наградой были отмечены ра-

боты И. П. Павлова по нервной регуляции деятельности пищеварительных желез, впоследствии послужившие основой для создания учения о высшей нервной деятельности.

На современном этапе приоритетными направлениями физиологии являются изучение функций центральной нервной системы и анализ механизмов поведения как на системном, так и на клеточном уровнях. Разработка экспериментальных и клинических аспектов этих направлений осуществляется в рамках таких разделов как физиология центральной нервной системы и физиология высшей нервной деятельности.

# РАЗДЕЛ 1 ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

## 1.1. Теоретическая основа

### 1.1.1. Общие функции центральной нервной системы

Нервная система является ведущей регуляторной системой, действующей в пределах всего организма. Отдельные функции нервной системы осуществляются ее подсистемами, организованными в соответствии со своим назначением. Функции центральной нервной системы в норме и при патологиях можно объяснить, исходя из свойств основных структурно-функциональных компонентов мозга – афферентных (сенсорных), интегративных (ассоциативных) и эфферентных (двигательных). Функции центральной нервной системы подразделяются на общие и частные.

К *общим функциям* относятся управление деятельностью каждого органа в отдельности, согласование и координация работы отдельных органов и систем организма между собой, обеспечение приспособительных реакций организма к меняющимся условиям внешней и внутренней среды, в том числе формирование программ целенаправленного поведения и умственной деятельности.

В перечень *частных функций* можно включить восприятие и анализ сенсорных сигналов от интеро-, проприо- и экстерорецепторов, регуляцию трофических процессов в клетках и тканях, управление деятельностью внутренних органов и, таким образом, регуляцию дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения и др., нейроэндокринную деятельность мозга, произвольный и автоматический контроль позы и движений. Вклад разных уровней центральной нервной системы, в том числе отделов спинного и головного мозга, в осуществление этих функций различен. Принципиальной особенностью головного мозга является его участие не только в низшей нервной деятельности, но и в осуществлении высшей нервной, психической деятельности человека и животных. Каждый отдел центральной нервной системы осуществляет конкретные рефлексy.

### **1.1.2. Рефлекторный принцип деятельности центральной нервной системы**

Основным принципом функционирования как спинного, так и головного мозга является рефлекторный принцип. *Рефлексом* называется ответная реакция организма на раздражение, осуществляющаяся с обязательным участием центральной нервной системы.

Согласно принципу структурности рефлекторной теории И. П. Павлова, каждый рефлекс имеет свой анатомический путь, жестко связанный с определенным отделом центральной нервной системы. Этот путь называется *рефлекторной дугой* (Ф. Галль, 1835). Рефлекторная дуга включает пять звеньев: рецепторы, афферентный путь, участок центральной нервной системы (обеспечивает переключение сигналов с афферентного нейрона на эфферентный, что обычно происходит при участии вставочных нейронов), эфферентный путь, рабочий орган (эффектор). Совокупность рецепторов, раздражение которых вызывает определенный рефлекс, называется *рецептивным полем*. Рецептивные поля разных рефлексов, как правило, локализованы в различных участках тела. У некоторых рефлексов рецептивные поля располагаются в одном участке, где наблюдается их частичное переслаивание.

Рефлекторные дуги рефлексов различаются своей структурой, подразделяются на простые (моно- и дисинаптические) и сложные (полисинаптические). Степень сложности дуги влияет на время совершения рефлекторного акта. Выделяют общее и центральное время рефлекса. *Общее время рефлекса* – время от момента нанесения раздражения до появления ответной реакции. *Центральное (истинное) время рефлекса* – время, необходимое для передачи возбуждения в нервном центре с чувствительного нейрона на двигательный нейрон. Центральное время зависит от количества вставочных нейронов. Также время рефлекса зависит от силы раздражения, действующего на рецепторное звено, и площади раздражаемого рецептивного поля.

### **1.1.3. Свойства нервных центров**

*Нервным центром* называется функционально связанный комплекс нейронов, расположенных в одной или нескольких структурах центральной нервной системы и регулирующих определенную функцию организма. В осуществлении любой функции организма в каждый момент времени, как правило, участвуют нервные центры различных уров-



ней ЦНС, взаимодействующих между собой по иерархическому (субординационному) принципу.

Нервные центры обладают специфическими свойствами, определяемыми функцией, выполняемой конкретным центром, и общими свойствами, характерными для всех центров. Выделяют следующие общие свойства нервных центров.

*Иррадиация возбуждения* – распространение потенциала действия в нервных центрах посредством вставочных нейронов.

*Суммация возбуждения* – способность нервного центра отвечать на действие нескольких афферентных стимулов, каждый из которых в отдельности не может вызвать рефлекторного ответа. Одним из первых явление суммации возбуждения в центральной нервной системе наблюдал И. М. Сеченов. Суммация подразделяется на временную (последовательную) и пространственную (одновременную). *Последовательная суммация* – суммация постсинаптических потенциалов, возникающих при ритмической стимуляции одного афферентного входа подпороговыми раздражителями. *Пространственная суммация* – суммация постсинаптических потенциалов, возникающих в ответ на одновременную стимуляцию нескольких пространственно разделенных афферентных входов подпороговыми раздражителями.

*Трансформация ритма возбуждения* – изменение числа потенциалов действия, возникающих в нейронах центра на выходе, относительно числа потенциалов действия, поступающих на вход данного центра. Непосредственным местом трансформации ритма и частоты импульсов являются синапсы, через которые передается возбуждение. Поэтому ритм и частота импульсов, возникающих в нейроне, на котором располагаются синаптические окончания другого нейрона, относительно независимы от частоты импульсов, приходящих к этим синаптическим окончаниям.

*Окклюзия* – уменьшение эффекта одновременного действия двух сильных афферентных возбуждающих входов в нервный центр по сравнению с суммой их отдельных эффектов. Окклюзия наблюдается при одновременном раздражении нейронов, входящих в центральные (пороговые) зоны разных нейронных популяций данного нервного центра.

*Пространственное облегчение* – это усиление эффекта одновременного действия двух относительно слабых афферентных возбуждающих входов в нервный центр по сравнению с суммой их отдельных эффектов. Облегчение связано с активацией нейронов, входящих в перифери-

ческую (подпороговую) «кайму» разных (двух или нескольких) нейронов данного центра.

*Посттетаническая потенциация* – усиление рефлекторного ответа под влиянием предшествующих частых ритмических (т. н. тетанизирующих) раздражений. Механизм заключается в облегчении синаптического проведения возбуждения вследствие увеличения количества квантов медиатора, высвобождаемых пресинаптическим нервным окончанием после предшествующего ритмического раздражения.

*Последействие* – продолжение ответной рефлекторной реакции в течение некоторого времени после прекращения действия раздражителя.

*Утомляемость* – постепенное снижение интенсивности рефлекторного ответа при продолжительном раздражении афферентных входов нервного центра. Данное свойство связано с расходом энергетических ресурсов и нейромедиаторов в синаптических окончаниях нейронов в нервном центре.

*Избирательная чувствительность к действию физиологически активных веществ* (токсинов, наркотических веществ, лекарств, нейромедиаторов, нейропептидов, цитокинов и др.). Обусловлена спецификой химических процессов, протекающих в разных синапсах, в том числе их нейромедиаторной природой.

*Высокая чувствительность к гипоксии* (различается у нервных центров спинного мозга, мозгового ствола и коры больших полушарий). Наименьший временной предел реанимации после аноксии характерен для коры больших полушарий (5–10 мин).

#### **1.1.4. Торможение в центральной нервной системе**

Важнейшим условием координированной деятельности спинного и головного мозга является не только наличие процесса возбуждения, но и его взаимодействие с процессом торможения. *Торможение* – самостоятельный нервный процесс, который возникает в результате одного возбуждения и вызывает ослабление или полное подавление другого возбуждения. Внешним проявлением формирования торможения в центральной нервной системе является угнетение текущей деятельности организма (рефлекторных реакций, двигательной активности, поведения).

Впервые экспериментально наличие тормозного процесса в центральной нервной системе продемонстрировал в 1862 г. И. М. Сече-

нов в опыте, который получил название «опыта Сеченова». И. М. Сеченов наблюдал, что сгибательный рефлекс задней лапки у лягушки, вызываемый раздражением кожи, тормозится при воздействии на зрительный бугор (таламус) кристаллика каменной соли. Внешне это выразилось в увеличении времени рефлекса или его полном прекращении.

Торможение рефлексов может возникнуть и без участия таламуса, например, у спинальной лягушки при одновременном сильном раздражении рецептивных полей двух рефлексов. Так, немецкий физиолог Ф. Гольц показал, что у лягушки рефлекс отдергивания лапки в ответ на погружение её в слабый раствор кислоты может быть заторможен, если одновременно производить сильное механическое раздражение второй лапки (например, сжимать ее пинцетом). Одним из механизмов наблюдаемой тормозной реакции является развитие реципрокного торможения в спинномозговых центрах мышца-антагонистов правой и левой лапок. Кроме того, Гольц установил, что квакательный рефлекс лягушки, вызываемый надавливанием на боковые поверхности туловища, тормозится раздражением лапок. Эти данные в совокупности с результатами И. М. Сеченова легли в основу представлений *о торможении, как общем свойстве всех отделов центральной нервной системы.*

С точки зрения мембранных механизмов, выделяют два основных вида торможения – первичное и вторичное.

*Первичное торможение* нервной клетки обусловлено наличием на мембране ее сомы и отростков синапсов, образованных окончаниями аксонов тормозных интернейронов. Таким образом, данное торможение развивается с участием тормозных нейронов без предварительного возбуждения тормозимого нейрона, то есть первично. Первичное торможение имеет место в центральной нервной системе, вегетативных ганглиях. Его разновидностями являются *постсинаптическое* (например, торможение Рэншоу в спинном мозге) и *пресинаптическое* торможение.

*Постсинаптическое торможение* было открыто Рэншоу (1942, 1946), затем описано Ллойдом (1946). Мембранные механизмы данного вида торможения были изучены Экклсом (1966, 1969). Постсинаптическое торможение формируется в аксо-соматических синапсах, образованных аксоном тормозного нейрона (*нейрона Рэншоу*) на соме другого нейрона, например, моторного (рис. 1).

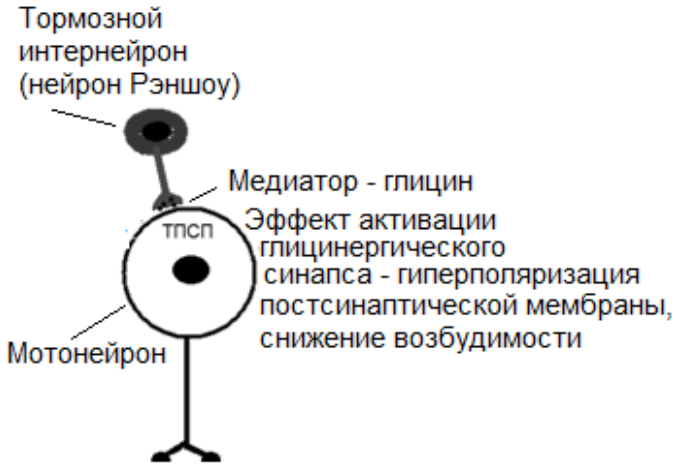


Рис. 1. Схема взаимодействия нейронов в процессе постсинаптического торможения

Нейромедиатором в этих синапсах, как правило, является *глицин*. При выходе глицина из пресинаптической терминали на постсинаптической мембране мотонейрона развивается гиперполяризация, обуславливающая снижение возбудимости. Механизм постсинаптической гиперполяризации заключается в активации ионных мембранных каналов, обеспечивающих входящий ток ионов  $Cl^-$  и выходящий ток ионов  $K^+$ . Такую гиперполяризацию называют *тормозным постсинаптическим потенциалом*.

*Пресинаптическое торможение* было описано Фрэнком и Фуортсом (1957), детальный анализ его механизмов провел Экклс (1969). Пресинаптическое торможение осуществляется аксо-аксональными синапсами с участием нейромедиатора *гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК)*. Такие синапсы образованы аксоном тормозного ГАМКергического нейрона на пресинаптической терминали возбуждающего синапса, локализованного на другой нервной клетке, например, на альфа-мотонейроне (рис. 2).

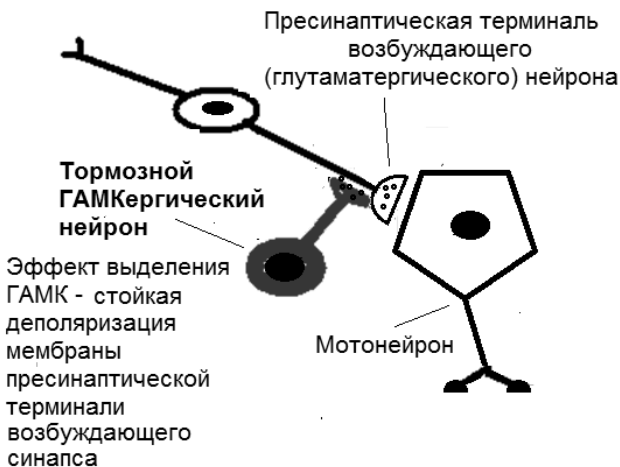


Рис. 2. Схема взаимодействия нейронов в процессе пресинаптического торможения

При выходе ГАМК из аксона тормозного нейрона на пресинаптической мембране возбуждающего синапса развивается торможение, имеющее природу стойкой деполяризации, обусловленной усилением проводимости хлорных и натриевых каналов. В результате такой тормозной пресинаптической деполяризации снижается амплитуда потенциала действия в афферентных окончаниях и, как следствие, уменьшается количество выделяющихся в синаптическую щель квантов медиатора.

Возможны и другие механизмы пресинаптического торможения альфа-мотонейронов. Например, при активации тормозного интернейрона на пресинаптическом окончании возбуждающей клетки благодаря взаимодействию ГАМК с ГАМК<sub>B</sub>-рецепторами активируется G-белок, который при участии цАМФ снижает проводимость для ионов  $Ca^{++}$ . В итоге уменьшается количество ионов  $Ca^{++}$ , поступающих в пресинаптическую терминаль при ее возбуждении, что, в свою очередь, уменьшает высвобождение возбуждающего трансмиттера и снижает активность альфа-мотонейрона.

*Вторичное торможение* возникает без участия специализированных тормозных структур и является следствием избыточной активации нейронов. Вторичное торможение может развиваться в любом отделе нервной системы, в том числе на периферии. Его разновидности – торможе-

ние вслед за возбуждением и пессимальное торможение. *Торможение вслед за возбуждением* развивается после окончания сильного раздражения и имеет природу следовой гиперполяризации. *Пессимальное торможение* возникает непосредственно во время сверхсильного раздражения и обусловлено инактивацией натриевых каналов мембраны нейрона и развитием состояния рефрактерности.

С учетом включения тормозных интернейронов в рефлекторные дуги, выделяют несколько видов торможения в нейронных цепях: *поступательное*; *возвратное* (торможение нейронов собственными импульсами, поступающими по возвратным аксональным коллатералям к тормозным клеткам); *латеральное* (торможение нейронов соседних нервных цепочек в конкурирующих сенсорных каналах связи); *реципрокное* (взаимное, или сопряженное торможение центров антагонистических рефлексов, обеспечивающее их координацию).

### **1.1.5. Рефлекторная деятельность спинного мозга**

Наличие собственной рефлекторной деятельности спинного мозга у животных и человека доказывается полным или частичным восстановлением рефлексов после окончания спинального шока. *Спинальный шок* – это временное подавление рефлекторной деятельности спинного мозга, вплоть до полного исчезновения рефлексов, после нарушения его связи с головным мозгом. В эксперименте спинальный шок впервые наблюдал австрийский врач и физиолог Ф. Галль (1835) на лягушке. С точки зрения английского нейрофизиолога, лауреата Нобелевской премии Ч. Шеррингтона (1906), явление спинального шока обусловлено снижением возбудимости нейронов спинного мозга после прекращения поступления к ним тонических импульсов и регулирующих влияний со стороны головного мозга. Выполненные позже микроэлектродные исследования показали, что в отделах спинного мозга, расположенных ниже перерезки, происходит увеличение трансмембранной разности потенциалов нейронов, т. е. возникает гиперполяризация мембраны.

Чем более эволюционно развито животное, тем сильнее выражено явление цефализации функций и, таким образом, длительнее и резче проявляются эффекты спинального шока. Картина спинального шока зависит от локализации очага повреждения в спинном мозге, уровня нарушения его связей с головным мозгом.

Рефлексы спинного мозга подразделяются на вегетативные и двигательные. Центры двигательных рефлексов образованы альфа- и гамма-мотонейронами и локализованы в передних рогах спинного мозга, начиная от первого шейного и заканчивая копчиковым сегментом. Центры висцеральных рефлексов расположены в боковых рогах восьмого шейного сегмента (глазодвигательный центр Будге), грудных сегментов Th<sub>I-V</sub> (симпатические центры регуляции деятельности сердца и тонуса бронхов) и Th<sub>I-XII</sub> (симпатические центры регуляции тонуса кровеносных сосудов, потовых желез), поясничных сегментов L<sub>I-III</sub> (симпатические центры регуляции пищеварения), промежуточной зоне крестцовых сегментов S<sub>I-V</sub> (парасимпатические центры регуляции деятельности органов малого таза).

### **1.1.6. Функции ретикулярной формации**

Ретикулярная формация (сетчатое вещество) располагается в мозговом стволе, начинается ретикулярным отростком в верхних сегментах спинного мозга и доходит до промежуточного мозга, где представлена диффузной системой неспецифических ядер таламуса. Ретикулярная формация образована мелкими ретикулярными ядрами, которые не являются дискретными, а формируют единую ядерную сеть.

В функциональном плане ретикулярная формация составляет важнейшую часть неспецифической системы мозга (ретикулостволовая система). Неспецифические функции ретикулярной формации обусловлены тем, что она расположена как бы на пути всех входящих в головной мозг и выходящих из него каналов информации (рис. 3).

Ретикулярные нейроны обладают стойкой тонической активностью, непрерывно генерируют нервные импульсы с частотой 5-10 имп/с. Вероятно это обусловлено высокой хемочувствительностью ретикулярных нейронов и постоянным притоком к ним афферентации от специфических афферентных путей и других отделов центральной нервной системы. Ретикулярная формация оказывает восходящие и нисходящие неспецифические влияния (тормозящие или активирующие) практически на все отделы центральной нервной системы, меняя их активность в соответствии с уровнем своего возбуждения.

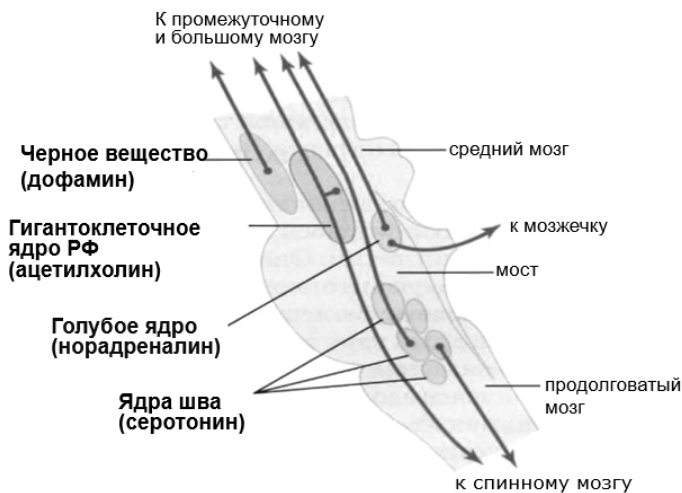


Рис. 3. Восходящие и нисходящие связи ретикулярной формации (обозначены стрелками)

Восходящие влияния ретикулярной формации были обнаружены в 1935 году Бремером в опытах на кошках с перерезкой мозга между бурами четверохолмия, после которой на электроэнцефалограмме животного всегда наблюдалась активность, типичная для дремотного состояния (т.е. торможение). Этим было показано, что ростральная (мезенцефалическая) часть ретикулярной формации оказывает на мозговую кору *восходящие активирующие влияния*. Позже данный факт был подтвержден результатами клинических наблюдений Морущи и Мэгуна (1949). В ходе своих исследований эти ученые обнаружили также *нисходящие тормозные влияния* ретикулярной формации, которые обеспечиваются её каудальной (бульбарной) частью и осуществляют контроль за деятельностью продолговатого и спинного мозга. Благодаря своим специфическим влияниям, ретикулярная формация оказывается вовлеченной в регуляцию многих процессов, включая уровень сознания, эмоций, цикл «сон – бодрствование», тонус скелетных мышц, дыхание, кровообращение и др.



### 1.1.7. Физиология мозжечка

Основная физиологическая роль мозжечка заключается в быстрой регуляции позы, равновесия и тонуса скелетных мышц, автоматической координации движений. Экспериментальные доказательства участия мозжечка в контроле за равновесием и движением одним из первых получил итальянский физиолог Л. Лючиани (1893). Он выделил четыре двигательных синдрома, развивающихся после удаления мозжечка у собаки: атония, астазия, астения, атаксия.

*Атония* (греч. atonia – вялость, расслабленность) – ослабление мышечного тонуса. Зачастую при церебеллярных поражениях развивается мозжечковая *дистония*, которая проявляется нарушением тонуса скелетной мускулатуры в виде чередования гипертонии и гипотонии мышца-антагонистов с возможным переходом в атонию.

*Астазия* (греч. astasia – нарушение позы) – утрата способности к длительному сокращению мышц и поддержанию определенной позы при обширных поражениях мозжечка, лобных долей мозга и мозолистого тела. Мозжечковая астазия проявляется неустойчивостью позы, тремором.

*Астения* (греч. astheneia – бессилие, слабость) – снижение силы мышечного сокращения, быстрая утомляемость мышц.

*Атаксия* (греч. ataksia – отсутствие порядка) – нарушение координации и ритма движений. Мозжечковая атаксия проявляется в виде асинергии скелетных мышц, «петушиной походки», маневренных движений (при одностороннем церебеллярном поражении), дезэквилибрации, дисметрии, нистагмов, скандирующей речи.

Двигательные функции мозжечка, в частности его способность быстро реагировать изменением движений на изменение положения тела в пространстве, обусловлены особенностями его внутренней, в т.ч. клеточной организации.

Нейроны в мозжечке образуют два вида серого вещества – кору и ядра. Кора воспринимает афферентацию (проприоцептивную, вестибулярную), передает её ядрам, нейроны которых посылают аксоны к моторным центрам других отделов центральной нервной системы, например, спинного мозга. Решающую роль в регуляции двигательных реакций играет кора мозжечка. В мозжечковой коре выделяют три слоя – молекулярный, ганглиозный, зернистый, в состав которых входят шесть типов нейронов и несколько типов волокон. Пять типов нейронов являются тормозными (грушевидные нейроны Пуркинье, крупные нейроны-зерна Гольджи, нейроны Лугаро, корзинчатые

и звездчатые нейроны) и лишь один тип является возбуждающим (мелкие нейроны-зерна). Среди волокон мозжечковой коры основную роль играют лиановидные и моховидные (мшистые) волокна. Лиановидные волокна поступают в мозжечок из олив и возбуждают нейроны Пуркинье, которые являются единственными эфферентными нейронами коры мозжечка, осуществляющими её регуляторные влияния на мозжечковые ядра. Мшистые волокна активируют мелкие нейроны-зерна, которые, в свою очередь, оказывают стимулирующее действие на все другие нейроны в коре мозжечка. Последние, возбуждаясь, тормозят друг друга, в том числе и клетки Пуркинье.

Таким образом, способность мозжечка быстро реагировать на внешние стимулы восстановлением позы и координацией движений связана с наличием в его коре большого количества тормозных нейронов и синапсов, за счет чего любое возбуждение, входящее в мозжечок, пройдя уже через два синапса, превращается в торможение. Поэтому здесь происходит быстрое «стирание» информации, отсутствует следовое возбуждение и мозжечок всегда готов к восприятию очередного сигнала, как бы быстро он не поступил. С возрастом мозжечковый контроль за двигательными функциями и равновесием нарушается в связи с гибелью главных тормозных клеток – грушевидных нейронов. Этим объясняются неровные, трясущиеся движения, тремор и дискоординация походки у людей старше 80 лет.

Начиная с XIX века, параллельно с данными о нарушении движений при патологиях мозжечка, накапливались сведения о его причастности к регуляции вегетативных функций (К. Бернар, Ф. В. Овсянников, Л. Лючиани). Однако долгое время эти данные не принимались в расчет и традиционно считалось, что мозжечок является исключительно «регулятором статики и динамики». В 1949 году Л. А. Орбели выдвигает свою оригинальную концепцию о влиянии мозжечка на возбудимость нервных центров – *концепцию адаптационно-трофической функции мозжечка*. Согласно точке зрения Орбели, мозжечку принадлежит роль посредника, обеспечивающего связь между вегетативными и моторными функциями. Мозжечок осуществляет вегетативное (трофическое) обеспечение двигательного аппарата. Он, не являясь специфическим вегетативным центром, не обладая пусковым влиянием на вегетативные центры, может менять их возбудимость в соответствии с уровнем двигательной активности организма. За счет этого формируются адаптационно-трофические влияния

мозжечка на соматические органы, он как бы создает условия для их вегетативного обслуживания.

Роль мозжечка в управлении вегетативными процессами подтверждается экспериментами на животных с его раздражением и удалением. В результате этого развиваются нарушения дыхания, кроветворения, работы сердца, тонуса кровеносных сосудов, секреторной активности пищеварительных желез (желудочных, печени), тонуса мочевого пузыря, а также меняются диаметр зрачка и мотивационное поведение (пищевое, половое), характер эмоций (например, усиливаются реакции ярости). В реализации этих эффектов мозжечка большое значение имеют его связи с ретикулярной формацией, гипоталамусом и лимбическими структурами мозга.

### ***1.1.8. Физиология среднего мозга***

Средний мозг, характерный для позвоночных животных, впервые появляется у круглоротых, имеющих черепные глаза. Дальнейшее эволюционное развитие этого отдела головного мозга связано со зрительной функцией. У рыб, амфибий, рептилий и птиц средний мозг выполняет роль высшего зрительного центра, поскольку в него у этих животных направляются волокна зрительного тракта. Кроме того, у животных со слабо развитым передним мозгом средний мозг играет важную роль в регуляции поведения. У высших животных (млекопитающих) эта функция передается коре больших полушарий. Средний мозг у млекопитающих, в т.ч. у человека, представляет небольшой по размерам, но достаточно сложно устроенный нервный аппарат, находящийся в подчинении у церебральной коры и выполняющий как самостоятельные, так и вспомогательные сенсорные и моторные функции. В среднем мозге выделяют две крупные части – дорсальную чувствительную пластинку четверохолмия (крышу мозга) и вентральную двигательную часть (ножки мозга). Серое вещество ножек представлено ядрами черепных нервов (III, IV), мезенцефалической частью ретикулярной формации, красными ядрами, черной субстанцией и др. Через ножки проходят восходящие и нисходящие (последние сосредоточены в основании ножек) проводящие тракты. Средний мозг в соответствии со своим строением осуществляет проводниковую функцию и рефлекторную деятельность.

### ***Рефлекторная деятельность среднего мозга.***

Верхние холмики крыши среднего мозга являются первичными (низшими) зрительными центрами. Здесь расположены ядра, на нейронах которых конвергирует часть волокон зрительного тракта, несущих сигналы от рецепторов сетчатки. Эти ядра за счет начинающихся здесь волокон тектоспинального и тектобульбарного трактов, идущих к двигательным центрам мозгового ствола и спинного мозга, играют важную роль в осуществлении ориентировочных зрительных рефлексов (например, поворот глаз и головы в сторону источника света). Если удалить у животных зрительную кору, то указанные рефлексы у них сохраняются. Благодаря взаимодействию передних тектальных ядер с ядрами глазодвигательного и блокового нервов обеспечиваются реакция сужения зрачка (миоз) и аккомодация хрусталика (увеличение его кривизны за счет сокращения циркулярных миоцитов ресничного тела).

Задние холмики выполняют роль первичных (низших) слуховых центров. Они обеспечивают ориентировочный слуховой рефлекс – настораживание, поворот ушных раковин, шеи и головы по направлению к источнику звука. Участие нижних холмиков в таком двигательном поведении обусловлено тем, что к их ядрам ответвляется часть волокон слухового тракта от кохлеарных ядер продолговатого мозга. После повреждения нижних холмиков восприятие звуков нарушается, но не исчезает, а вот ориентировочные рефлексы становятся невозможными. Зрительный и слуховой ориентировочные рефлексы объединяют в общий *четверохолмный рефлекс* – группу рефлекторных движений, возникающих в ответ на внезапный звук и свет в виде движения глаз, вздрагивания, прислушивания, настораживания и избегания (последний рефлекс иначе называют «старт-рефлексом»). Четверохолмный рефлекс находится под контролем коры больших полушарий, которая его притормаживает (реже – усиливает).

Красное ядро традиционно рассматривается как важный компонент системы регуляции движений. Двусторонние связи с мозжечком и с корой головного мозга обуславливают участие красного ядра в контроле состояния мышечной системы и положения тела в пространстве. От красных ядер начинается важнейший нисходящий эфферентный путь – руброспинальный тракт, волокна которого специфически активируют спинномозговые альфа-мотонейроны мышц-сгибателей. При перерезке ствола мозга ниже красных и выше вестибулярных ядер у животного развивается *децеребрационная ригид-*

ность (Ч. Шеррингтон, 1896). Децеребрационная ригидность проявляется в резком повышении тонуса мышц-разгибателей: лапы вытянуты, спина выгнута, голова и хвост запрокинуты (рис. 4, А). Такой тип ригидности обусловлен снятием блокирующих влияний красных ядер и других структур головного мозга на латеральные вестибулярные ядра Дейтерса. Децеребрационная ригидность может развиваться и у человека в результате травм, инфекций или ишемических поражений указанной области ствола мозга (Р. Магнус, А. Клейн, 1912).

***Участие структур ствола мозга в формировании статических и статокинетических рефлексов.***

Р. Магнус описал рефлекс, направленные на поддержание позы и контроль положения тела в пространстве, которые наблюдались у децеребрированных бульбарных и мезэнцефальных животных. Согласно классификации Р. Магнуса, данные рефлексy делятся на *статические* и *статокинетические*.

*Статические рефлексy* обеспечивают поддержание позы и равновесия при различных положениях тела в пространстве. Статические рефлексy осуществляются с участием вестибулярных ядер и контролируются преимущественно двигательными центрами продолговатого мозга, поэтому могут проявляться у бульбарных животных после окончания явления децеребрационной ригидности. Среди статических рефлексов выделяют *рефлексy положения (позные, установочные)* и *выпрямительные*. Рефлексy положения направлены на поддержание позы тела и, в зависимости от источника рефлекторных влияний, подразделяются на *шейно-тонические* (начинаются от проприорецепторов мышц шеи) и *вестибулярные, или лабиринтные* (начинаются от рецепторов вестибулярного аппарата).

*Шейно-тонические рефлексy* в чистом виде можно наблюдать на животных с разрушенным вестибулярным аппаратом (рис. 4, Б).

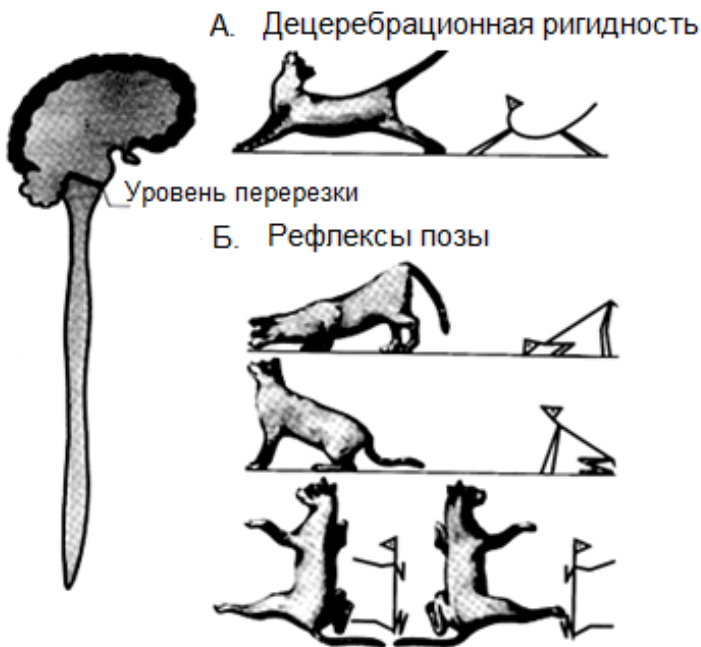


Рис. 4. Децеребрационная ригидность у животного после перерезки ствола мозга ниже четверохолмия и шейно-тонические рефлексы децеребрированного животного

Выделяют прямой перераспределительный шейно-тонический рефлекс и рефлекс вращения. Прямой рефлекс проявляется при наклоне головы вниз или ее запрокидывании назад. В первом случае тонус мышц-разгибателей нарастает в задних конечностях, а в передних – снижается. Во втором случае экстензорный тонус нарастает в передних лапах, а в задних – снижается. Рефлекс вращения появляется при повороте головы животного в сторону. При этом тонус разгибателей нарастает с той стороны туловища, куда повернут нос животного.

Таким образом, в зависимости от положения головы относительно гравитационного поля Земли будет наблюдаться перераспределение экстензорного тонуса между конечностями. Так, если угол между плоскостью горизонта и ротовой щелью животного достигает  $45^{\circ}$ , тонус разгибателей задних конечностей будет максимальным. Если указанный угол

составляет  $135^\circ$  – тонус разгибателей достигает максимального значения в передних лапах. Также при вращении животного в горизонтальной плоскости нарастает экстензорный тонус с той стороны, в которую обращен нос животного.

*Выпрямительные рефлексы* направлены на переход животного из неестественной позы в нормальное положение (рис. 5) и начинаются с установки головы в позицию «темя кверху».

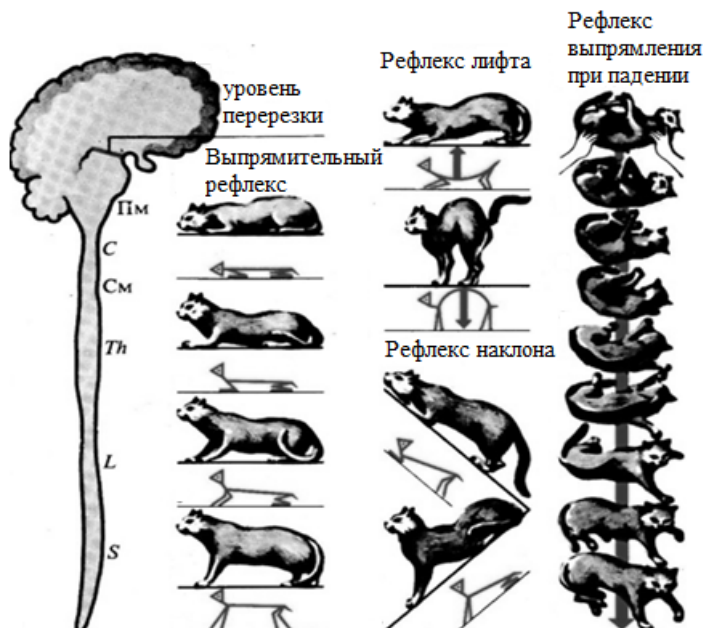


Рис. 5. Лабиринтные статические и статокинетические рефлексы

*Лабиринтные рефлексы* тесно связаны с шейными и в естественных условиях их дополняют. Лабиринтные рефлексы не зависят от положения головы относительно шеи. В лабораторных условиях в чистом виде они наблюдаются у животных при фиксации головы относительно туловища или при химической блокаде мышц шеи.

*Статокинетические рефлексы* направлены на поддержание позы животного в процессе его перемещения в пространстве. Данные рефлексы обнаруживаются только у животных с сохранившейся областью

красных ядер. Примерами статокинетических рефлексов могут быть рефлекс лифта, компаса (противовращения) и готовности к прыжку. Рефлекс лифта проявляется увеличением тонуса разгибателей конечностей при опускании платформы, на которой находится животное, и сгибателей – при подъёме. Рефлекс компаса заключается в повороте головы животного в сторону, противоположную его вращению в горизонтальной плоскости. Рефлекс падения (рефлекс выпрямления при падении). возникает в безопорной фазе вертикального прыжка. Когда животное находится в воздухе, его конечности разгибаются и направляются вперед, готовясь принять на себя тяжесть тела. Упав, оно пружинит конечностями и этим предохраняет голову и туловище от удара о землю. Центры этих рефлексов располагаются в продолговатом и среднем мозге, а также коре больших полушарий. К группе статокинетических рефлексов также относятся рефлекс готовности к прыжку и повороты головы и глаз при вращении (нистагм головы и глаз). Последние позволяют, несмотря на всевозможные повороты и наклоны головы, фиксировать изображение на сетчатке, что способствует сохранению нормальной зрительной ориентации.

### **1.1.9. Физиология промежуточного мозга**

#### ***Функции таламуса***

Таламус (зрительный бугор) – одна из структур промежуточного мозга. Таламус имеет тесные связи с корой больших полушарий и считается главным подкорковым центром всех видов чувствительности (кроме обонятельной). Традиционно таламус рассматривается как своеобразные «ворота», через которые возбуждение поступает в кору больших полушарий. В таламусе выделяют около 40 пар ядерных образований, которые с функциональной точки зрения делят на специфические, неспецифические, ассоциативные (по классификациям Дуриняна, 1975 и Адрианова, 1976), а также моторные и лимбические.

В первую очередь, таламус следует рассматривать как высший подкорковый сенсорный центр. Он является главной системой, обеспечивающей афферентные входы в кору больших полушарий. Когда таламические связи прерываются, функции соответствующей области коры почти полностью нарушаются. Поэтому кору и таламус следует рассматривать как единое целое (анатомически и функционально) – *таламокортикальную систему*. Связи в этой системе действуют в двух направлениях: от таламуса к коре и от коры обратно к той



же области таламуса. По выражению Уолкера (1964), «в таламусе, этой огромной нейронной массе, лежит ключ к тайнам церебральной коры».

*Специфические ядра таламуса (переключательные, или релейные)* – функциональная группа ядер, организованных по топическому принципу. Нейроны специфических сенсорных ядер являются мономодальными, их аксоны направляются в проекционные зоны коры больших полушарий. К специфическим ядрам таламуса относятся медиальное и латеральное коленчатые тела, ядра вентробазального комплекса. Медиальное коленчатое тело получает сигналы от нейронов бульбарных слуховых ядер и слуховых центров среднего мозга (нижних холмиков) и передает их для дальнейшего анализа в проекционную зону слуховой коры. В латеральное коленчатое тело по зрительному тракту поступает информация от рецепторов сетчатки и зрительных центров среднего мозга (верхних холмиков), которая далее переключается на проекционную зону зрительной (стриарной) коры. Ядра вентробазального комплекса (заднелатеральное вентральное и заднемедиальное вентральное ядра) являются специфическими для информации, поступающей от рецепторов кожи и скелетных мышц, обеспечивают переключение сигналов на соматосенсорную проекционную область коры больших полушарий (прецентрально-извилину). Связи специфических ядер таламуса с проекционными корковыми зонами лежат в основе обработки сенсорной информации и формирования ощущений.

Особой сенсорной функцией таламуса является формирование болевых ощущений. Это подтверждается экспериментальными вмешательствами в таламус и его патологиями, при которых возникают сильнейшие боли, болевой шок. При некоторых патологиях таламуса может развиваться *гиперстезия* – резкое повышение болевой чувствительности, когда малейшее прикосновение к коже приводит к мучительным болям. Механизм таламической боли связан с тем, что в заднелатеральном ядре таламуса заканчивается большая часть волокон латерального спиноталамического тракта, несущего афферентацию от ноцицепторов. Таламус можно рассматривать как высший центр боли. Однако в формировании чувства боли участвуют и другие структуры мозга, в том числе ретикулярная формация (при её блокаде анальгетиками боль утихает) и кора больших полушарий, которая придает эмоциональную окраску чувству боли, позволяет определить локализацию боли. С корой связаны хронические и фантомные боли.

*Неспецифические ядра таламуса* (переднее, медиодорсальное, центральное срединное) получают афферентные сигналы, лишенные модальной специфичности, от ретикулярной формации, спиноталамического тракта, лимбической системы, базальных ядер, а также специфических и ассоциативных ядер таламуса. Они образуют диффузные проекции в кору больших полушарий и регулируют уровень возбудимости и электрической активности ее нейронов (выполняют модулирующую функцию).

*Ассоциативные ядра таламуса* – самые поздние в эволюции, имеются только у млекопитающих (аналогично неокортексу). Эти ядра получают сигналы разной модальности от специфических (сенсорных) и неспецифических ядер таламуса и направляют аксоны в ассоциативные области коры, образуя с ними ассоциативные системы (таламотемную, таламовисочную, таламолобную), которые, в свою очередь, обеспечивают высшие интегративные функции мозга.

*Нейроны моторных ядер таламуса* (вентролатерального, вентрального переднего, вентрального промежуточного) осуществляют переключение афферентации от базальных ганглиев и мозжечка к двигательной коре, что необходимо для модуляции, контроля, планирования и координации движений, создания двигательных программ.

*Лимбические ядра таламуса* (передние вентральные, медиальные и дорсальные ядра) получают возбуждение от гипоталамуса и рассматриваются как часть лимбической системы. Они имеют эфферентные связи с лимбической корой и другими структурами лимбической системы и совместно с ними участвуют в формировании эмоций.

### ***Функции гипоталамуса***

Гипоталамус – структура промежуточного мозга, входящая в лимбическую систему. В состав гипоталамуса входят серый бугор, воронка с нейрогипофизом и сосцевидные тела. Гипоталамус имеет обширные связи с корой большого мозга, подкорковыми ядрами, таламусом, средним мозгом, мостом, продолговатым и спинным мозгом. Морфологически в нейронных структурах гипоталамуса различные авторы выделяют от 32 до 50 пар ядер, имеющих специфические функции. Несмотря на свои небольшие размеры (менее 1% от массы мозга), гипоталамус является одним из наиболее важных центров регуляции постоянства внутренней среды. Гипоталамус контролирует большинство вегетативных и эндокринных функций организма, а также эмоциональные и поведенческие реакции организма (табл. 1).

## Функции гипоталамических структур

<i><b>Зона гипоталамуса</b></i>	<i><b>Выполняемая функция</b></i>
Медиальная преоптическая область	Понижение артериального давления, уменьшение частоты сердечных сокращений, сокращение стенки мочевого пузыря.
Задняя преоптическая и передняя гипоталамические области	Регуляция температуры тела, одышка, потоотделение.
Супраоптическое ядро	Выделение антидиуретического гормона, регуляция водного баланса организма.
Паравентрикулярное ядро	Выделение окситоцина. Регуляция развития стресс-синдрома.
Супрахиазматическое ядро	Регуляция циркадианных ритмов.
Аркуатное (дугообразное) ядро и перивентрикулярная зона	Нейроэндокринная регуляция. Секреция либеринов и статинов.
Дорсомедиальное ядро	Детекция уровня глюкозы во внутренней среде организма. Стимуляция деятельности желудочно-кишечного тракта.
Вентромедиальное ядро	Насыщение. Нейроэндокринная регуляция.
Перифорникальное ядро	Мотивационное поведение (голод, ярость). Повышение артериального давления.
Задний гипоталамус	Повышение артериального давления. Регуляция температуры тела (дрожь).
Сосцевидные тела	Регуляция пищевых рефлексов.
Латеральный гипоталамус	Регуляция голода и жажды.

Ядра гипоталамуса обладают детектирующей (рецепторной) функцией: реагируют на изменения температуры крови, электролитного состава и осмотического давления плазмы, количества и качественного состава гормонов крови. *Гипоталамус – это высший вегетативный центр.*

Нейроны гипоталамуса имеют особенности, которые и определяют специфику функций данной структуры. К этим особенностям от-

носятся чувствительность нейронов к составу омывающей их крови, отсутствие гематоэнцефалического барьера между нейронами и кровью, способность нейронов к нейросекреции пептидов, нейромедиаторов и др. Нейросекреторная деятельность, а также влияние на симпатическую и парасимпатическую регуляцию позволяют гипоталамусу воздействовать на вегетативные функции организма как посредством активации нервных связей, так и гуморальным путем. За счет мощных афферентных связей с лимбической системой, базальными ганглиями, таламусом, гиппокампом и корой больших полушарий гипоталамус получает информацию о состоянии практически всех структур мозга. В то же время гипоталамус посылает информацию к таламусу, ретикулярной формации, вегетативным центрам мозгового ствола и спинного мозга.

Раздражение ядер передней группы гипоталамуса сопровождается преимущественно парасимпатическими, а задней группы – симпатическими эффектами в работе органов. Эти области гипоталамуса обозначаются соответственно как *трофотропные* и *эрготропные* зоны. Стимуляция ядер средней группы приводит к снижению влияния симпатического отдела автономной нервной системы. Данное распределение функций не абсолютно, поскольку все структуры гипоталамуса в разной степени способны вызывать как симпатические, так и парасимпатические эффекты. Считается, что между указанными областями гипоталамуса существуют функциональные взаимодополняющие и взаимокомпенсирующие отношения.

Гипоталамус выполняет интегрирующую роль в отношении вегетативной, соматической и эндокринной регуляций, что проявляется в организации его ядрами ряда конкретных функций. Так, в гипоталамусе располагаются центры гомеостаза, теплорегуляции, мотивационного поведения (голода и насыщения, жажды и ее удовлетворения, полового поведения, страха, ярости), регуляции цикла «бодрствование – сон». Все эти центры реализуют свои функции путем активации или торможения автономного отдела нервной системы, эндокринной системы, мозгового ствола и переднего мозга.

Передняя часть гипоталамуса, особенно преоптическая область, связана с регуляцией температуры тела. Раздражение преоптических областей вызывает нарушение теплорегуляции: животные становятся пойкилотермными, у них не возникает лихорадочное состояние. Повышение температуры крови, протекающей через эту область, увеличивает активность термочувствительных нейронов, а снижение тем-

пературы уменьшает их активность. В свою очередь, эти нейроны контролируют механизмы увеличения или уменьшения температуры тела.

Стимуляция многих областей гипоталамуса может вызывать отклонения в деятельности сердечно-сосудистой системы: повышение или понижение давления крови, увеличение или уменьшение частоты сердечных сокращений. Так, раздражение заднего и латерального гипоталамуса приводит к увеличению артериального давления и частоты сердцебиений, тогда как раздражение преоптической области часто оказывает противоположные эффекты, вызывая снижение частоты сокращений сердца и давления. Эти влияния реализуются за счет модуляции гипоталамусом активности сердечно-сосудистого центра продолговатого мозга.

Некоторые нейроны ядер передней группы гипоталамуса (супрахиазматического и паравентрикулярного) продуцируют вазопрессин и окситоцин, которые по аксонам попадают в заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз), откуда поступают к органам-мишеням. Нейроны ядер срединной группы гипоталамуса секретируют вещества (либерины и статины), регулирующие активность передней доли гипофиза (аденогипофиза).

Одной из функций гипоталамуса является регуляция водно-солевого баланса, которая осуществляется посредством двух механизмов. Во-первых, путем формирования ощущения жажды, а во-вторых, путем регуляции выведения жидкости с мочой (диуреза). В этих механизмах участвуют латеральная область гипоталамуса и супраоптические ядра. В латеральном гипоталамусе локализован центр жажды. Когда концентрация электролитов в жидкости, омывающей этот центр или тесно примыкающие к нему области, становится очень высокой, у животного возникает желание пить воду (жажда). За регуляцию выделения воды почками ответственны супраоптические ядра (здесь локализован центр регуляции диуреза). Нейроны этих ядер синтезируют и секретируют *антидиуретический гормон* (АДГ, или вазопрессин). Когда концентрация солей во внутренней среде организма становится чрезмерной, нейроны этих областей возбуждаются. Их аксоны проецируются через воронку гипоталамуса в нейрогипофиз, где аксональные окончания секретируют вазопрессин. Вазопрессин выделяется в кровь капилляров и далее транспортируется к почкам, вызывая увеличение реабсорбции воды в канальцах нефрнов. Это уменьшает потерю воды с мочой, но позволяет продол-

жать выделение электролитов. В результате концентрация солей возвращается к нормальным значениям.

Гипоталамус принимает непосредственное участие в регуляции потребления пищи. Ключевую роль в регуляции пищевого поведения играет латеральная гипоталамическая область (*центр голода*). Здесь имеются рецепторы ко многим факторам (орексину, инсулину, грелину), стимулирующим пищевое поведение. При двустороннем поражении этой области гипоталамуса животное теряет интерес к пище, вплоть до голодания (афагии), ведущего к смерти. Это связано с тем, что при разрушении центра голода активируется центр, подавляющий желание есть (*центр насыщения*), расположенный в вентромедиальных ядрах гипоталамуса. При электрической стимуляции этого центра во время еды животное внезапно прекращает есть и показывает полное безразличие к пище. При двустороннем разрушении вентромедиальных ядер животное демонстрирует гиперфагию, у него развивается неумный аппетит, ведущий в итоге к чрезмерному ожирению. Другой областью гипоталамуса, входящей в состав центров, регулирующих желудочно-кишечную активность и пищевое поведение, являются *сосцевидные тела*, которые контролируют осуществление многих пищевых рефлексов, например облизывание губ и глотание.

*Регуляция цикла «сон – бодрствование».* Предположение о наличии у гипоталамуса данной функции было высказано в 1930 году французским врачом фон Экономо. Экспериментальное подтверждение этой точки зрения получил в 1931 году швейцарский физиолог В. Гесс. Он в опытах на собаке раздражал электрическим током гипоталамус и показал наличие в нем центров сна и бодрствования. Согласно современным данным, регуляция сна и бодрствования осуществляется гипоталамусом в рамках циркадианной системы, которая у млекопитающих животных и человека контролируется «часовыми» генами и зависит от суточной динамики освещенности. Центром циркадианной системы человека являются *супрахиазматические ядра* гипоталамуса, которые состоят из комплекса нейронных осцилляторов, связанных иерархически и параллельно. Внешние циклические колебания уровня солнечного света воспринимаются *специфическими фоторецепторными ганглиозными клетками сетчатки*, которые не связаны с функцией зрения. Активность меланопсин-содержащих фоточувствительных ганглиозных клеток сетчатки обусловлена интенсивностью светового потока, попадающего

на эти клетки. В отличие от зрительных фоторецепторов (палочек и колбочек) фоторецепторы циркадианных часов обладают низкой чувствительностью, поэтому для их возбуждения адекватным являются уровни солнечной освещенности при доминировании синей части спектра света, что имеет место в утреннее и раннее вечернее время суток. Сигналы от циркадианных фоторецепторов моносинаптически передаются преимущественно к нейронам супрахиазматического ядра. Активность супрахиазматического ядра адресована другим ядрам гипоталамуса (в том числе, вентромедиальным), стволу, гипофизу, лимбической системе, эпифизу, которые корректируют активность *пейсмекерных нейронов* супрахиазматического ядра по механизму отрицательных обратных связей. Благодаря этому, циркадианная система через нервные и эндокринные связи задает колебания множества физиологических параметров.

Раздражение передних отделов гипоталамуса вызывает у животных пассивно-оборонительную реакцию, ярость и страх, а раздражение заднего гипоталамуса приводит к развитию активной агрессии, при которой могут возникать взрывы ярости с симпатическими проявлениями. Кроме того, стимуляция заднего гипоталамуса приводит к экзофтальму, расширению зрачков, повышению кровяного давления, сужению просвета артериальных сосудов, сокращениям желчного и мочевого пузырей. Уколы в эту область гипоталамуса вызывают глюкозурию и полиурию.

### **1.1.10. Физиология коры больших полушарий**

*Кора больших полушарий* представляет собой высший уровень нервной регуляции физиологических функций и главный отдел головного мозга, обеспечивающий полноценную психическую деятельность и целенаправленное поведение, основанное на обеспечении адекватного взаимодействия организма с внешним миром. Различия поведенческих реакций человека и животных определяются особенностями структурно-функциональной организации головного мозга, в первую очередь, развитием и связями коры больших полушарий, соотношением в ней нео- и палеокортикальных областей. У человека 94,6 % площади коры представлено некортексом (новой корой). Новая кора больших полушарий отличается наибольшей сложностью цито- и миелоархитектоники, содержит в своей структуре 6 слоев нервных клеток (рис. 6).

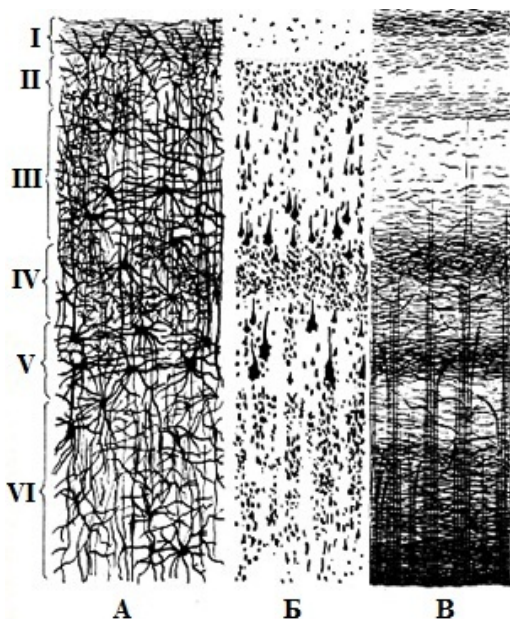


Рис. 6. Схема строения коры больших полушарий:  
 А – слои нервных клеток (I – молекулярный, II – наружный зернистый, III – наружный пирамидный, IV – внутренний зернистый, V – внутренний пирамидный, VI – мультиформный);  
 Б – типы нейронов;  
 В – слои нервных волокон.

Структурно-функциональной единицей сенсомоторной коры является *кортикальная колонка* – элементарный нейронный блок, осуществляющий локальную переработку информации, поступающей от рецепторов одной модальности. Кортикальные колонки выявил в 1957 году американский исследователь В. Маунткэсл. Колонки имеют диаметр 500 мкм и ориентированы перпендикулярно поверхности мозга (рис. 7). Кортикальная колонка состоит из нескольких морфологических микромодулей, объединяющих 5-6 нейронов, расположенных в 6 слоёв. *Кортикальные модули*, как микросистемы тесно контактирующих между собой пирамидных нейронов, обеспечивают их синхронное вовлечение в формирование эфферентного импульсного залпа.



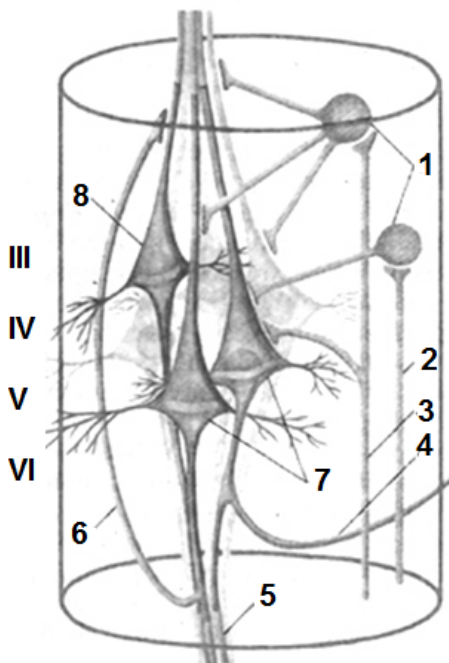


Рис. 7. Строение кортикальной колонки. III-VI – корковые слои; 1 – интернейроны; 2 – афферентный вход, контактирующий с интернейроном; 3 – афферентный вход, образующий терминалы на пирамидных нейронах; 4 – возвратная коллатераль аксона, вступающая в контакт с тормозным интернейроном; 5 – пучок аксонов, выходящих за пределы колонки; 6 – возвратная коллатераль, обеспечивающая облегчающие влияния в пределах модуля; 7 – кортикоспинальные пирамидные клетки; 8 – кортикорубральная пирамидная клетка.

### **Биоэлектрические явления в коре больших полушарий.**

Для коры больших полушарий характерно огромное количество биопотенциалов, формирующихся в ее нейронах. Изменения функционального состояния коры отражаются на характере ее биопотенциалов. Выделяют следующие типы корковой электрической активности: спонтанная ритмическая электроактивность, вызванные потенциалы, сверхмедленные потенциалы.

Наиболее распространенной формой биопотенциалов, отводимых от коры, является *спонтанная ритмическая* электроактивность. Впервые такую активность путем отведения непосредственно от поверхности коры больших полушарий зарегистрировал у собаки в 1913 году В. В. Правдич-Неминский. Полученная запись была им названа электроцереброграммой. В 1924–1929 г.г. немецкий физиолог Г. Бергер усовершенствовал данный способ и разработал методику электроэнцефалографии, позволяющую отводить и записывать корковую активность при помощи электродов, накладываемых на кожу головы. Регистрируемую при этом кривую ритмической активности мозга стали называть *электроэнцефалограммой* (ЭЭГ).

ЭЭГ складывается из возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов нейронов не только коры, но и ближайшей подкорки, например, таламуса. У здорового человека, в зависимости от условий регистрации, на ЭЭГ записываются несколько ритмов, в том числе четыре основных (альфа, бета, тета и дельта), различающихся по амплитуде и частоте волн (рис. 8).

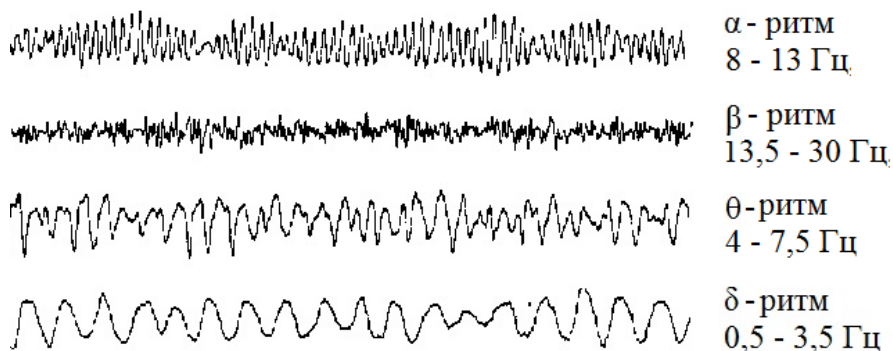


Рис. 8. Ритмы ЭЭГ стандартных частотных диапазонов

В состоянии относительного покоя у здорового человека регистрируется альфа-ритм, который особенно хорошо выражен в затылочных долях. При световых и звуковых раздражениях, умственной работе происходит уменьшение амплитуды альфа-ритма. Возбужденное состояние мозга и активная ментальная деятельность обычно характеризуются появлением на ЭЭГ бета-ритма и гамма-ритма (с частотой более 35 Гц), при этом бета-ритм лучше выражен в лобных долях. Дельта- и тета-ритмы наблюдаются во время естественного и искусственного сна, при различных тормозных состояниях центральной нервной системы, при утомлении и психоэмоциональном напряжении.

### *Локализация функций в коре больших полушарий*

В процессе изучения поведения И. П. Павлов выдвинул теорию динамической локализации функций в коре больших полушарий. Согласно этой теории, с одной стороны, в коре имеются строго локализованные и пространственно разграниченные зоны, связанные с восприятием информации от определенного органа чувств, с другой – кора является единым аппаратом, в котором отдельные структуры тесно взаимодействуют.

вуют и, в случае необходимости, могут взаимозаменяться (пластичность корковых функций). Кора осуществляет сенсорные, моторные и интегративные функции.

*Сенсорная функция коры* обеспечивается проекционными зонами (первичными и вторичными полями) корковых центров анализаторов. Проекционные зоны имеют топическую организацию и характеризуются модальной специфичностью. Первичные поля проекционных зон получают информацию от органов чувств, опосредованную наименьшим количеством переключений в подкорке (прежде всего, через таламус). Вторичные поля проекционных зон получают входы от органов чувств через дополнительные переключения в подкорке и осуществляют более сложный анализ, а также синтез сенсорных стимулов. Зрительная сенсорная зона (стриарная кора), обеспечивающая переработку зрительной информации и зрительное восприятие, расположена в затылочной доле коры. Слуховая проекционная зона (слуховая кора), в нейронах которой происходит переработка слуховой информации и слуховое восприятие, находится в височной доле. Сенсорный центр речи Вернике (поле 42) у большинства людей локализован в височной доле левого полушария.

*Моторная функция коры* обеспечивается первичными и вторичными моторными корковыми зонами, локализованными в лобных долях. Эти зоны осуществляют регуляцию произвольных движений посредством передачи нисходящих двигательных сигналов по пирамидным путям к моторным центрам мозгового ствола и спинного мозга.

*Интегративная функция коры* обеспечивается ассоциативными зонами (третичными полями корковых центров анализаторов). Эти зоны не имеют топической организации, характеризуются многоуровневой синаптической организацией. Они получают информацию от ассоциативных и неспецифических подкорковых ядер, в которых суммируется афферентация от нескольких органов чувств, а также от других корковых зон, анализируют и *интегрируют* объекты в абстрагированной и обобщённой форме. Интегративные зоны обеспечивают когнитивные (познавательные, умственные) процессы, программированную и целенаправленную деятельность. Интегративные зоны расположены в лобных и теменных долях.

Главные функции лобной доли (фронтальной коры) – двигательное поведение и целенаправленная умственная деятельность. Двигательная (моторная), премоторная и дополнительная моторная области, а также глазодвигательное поле осуществляют планирование и вы-

полнение произвольных движений. В нижней лобной извилине (поле 44), почти всегда в левом полушарии, расположен двигательный центр речи (центр Брока). Ростральные и медио-базальные отделы лобной доли являются важнейшими интегративными зонами, играют ведущую роль в формировании личностных характеристик и эмоциональном поведении.

Теменная доля (париетальная кора) включает соматосенсорную кору и смежную с ней теменную ассоциативную зону. Она участвует в переработке и осознанном восприятии соматосенсорной информации, а благодаря связям с лобной долей влияет на произвольные движения. В теменную кору поступает зрительная информация из затылочной коры, в результате чего осуществляется дополнительный зрительный контроль произвольных движений. В поле 40 левой нижней теменной дольки находится центр целенаправленных комбинированных движений (обеспечивает праксис). В поле 7 правой и левой верхних теменных долек расположены центры стереогностической чувствительности (обеспечивают стереогнозию – узнавание предметов на ощупь). Кроме того, теменная ассоциативная кора обеспечивает слуховую и зрительную гнозию, пространственный анализ.

### *Участие коры больших полушарий в регуляции висцеральных функций*

В коре больших полушарий имеются представительства висцеральных функций, в том числе в лимбической коре (поясной извилине), островке, I и II соматосенсорных зонах. Экспериментальные воздействия на эти участки мозга вызывают реакции систем дыхания, кровообращения, пищеварения, мочевыделения и других висцеральных систем. Кора регулирует висцеральные функции не напрямую, а через подкорковые вегетативные центры, меняя их активность в соответствии с изменениями во внешней среде и психическим состоянием субъекта.

### **1.1.11. Функции базальных ганглиев**

Базальные ганглии относятся к структурам переднего мозга и включают в себя полосатое тело, или неостриатум (хвостатое ядро и скорлупа), палеостриатум (бледный шар) и ограду (рис. 9). Эти структуры мозга играют главную роль в процессе перехода от замысла движения (фазы подготовки) к выбранной программе действия (фазе выполнения движения).

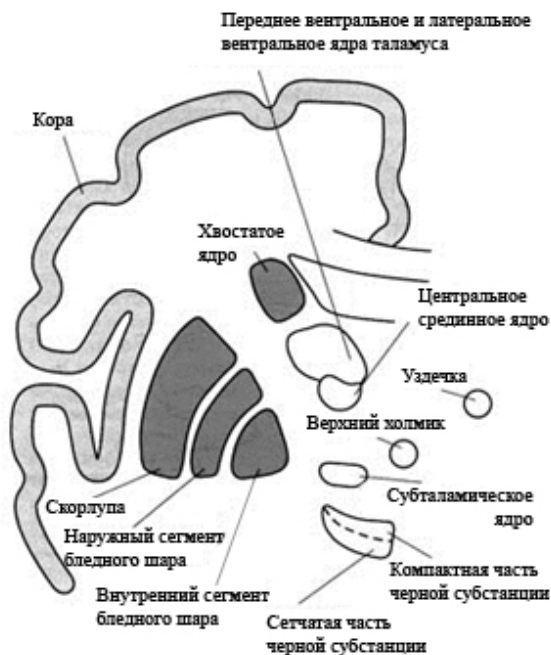


Рис. 9. Схема локализации базальных ганглиев конечного мозга

С базальными ганглиями связаны несколько ядер таламуса (переднее вентральное и латеральное вентральное). Кроме того, базальные ганглии активно взаимодействуют с субталамическим ядром промежуточного мозга и черной субстанцией среднего мозга. Черная субстанция оказывает модулирующее влияние на функцию хвостатого ядра. В нейронах черной субстанции продуцируется дофамин, который по аксонам транспортируется к нейронам хвостатого ядра и там накапливается. Высвобождаясь в хвостатом ядре, дофамин модулирует глутаматергическую кортикостриарную передачу информации, вызывая ее облегчение или торможение.

Базальные ганглии образуют связи как между ядрами, входящими в их состав, так и с другими отделами мозга. Эти связи представлены в виде параллельных функциональных петель, объединяющих кору больших полушарий (двигательную, соматосенсорную и лобную) с таламусом. Информация поступает из перечисленных зон коры, проходит через базальные ядра (хвостатое ядро и скорлупу) и черную субстанцию

в двигательные ядра таламуса, откуда снова возвращается в указанные корковые зоны (скелетомоторная петля). Одна из таких петель управляет движениями лица и рта, контролирует такие параметры движений, как сила, амплитуда и направление.

Медиатором, возбуждающим кортикостриарные нейроны, является глутамат, а между базальными ганглиями и таламусом существуют в основном тормозные связи, медиатором которых является ГАМК. Тормозные взаимовлияния имеются и внутри системы базальных ядер, например, между хвостатым ядром и бледным шаром.

Полосатое тело (хвостатое ядро и скорлупа) принимает участие в организации и регуляции движений, обеспечении перехода одного вида движения в другой вид. *Хвостатое ядро* обеспечивает регуляцию двигательных функций, находящихся под когнитивным контролем. Раздражение хвостатого ядра тормозит активность коры и выработку условных рефлексов. Хвостатое ядро получает основную часть проекций из лежащих над ним ассоциативных областей коры большого мозга, главным образом из областей, которые объединяют разные типы сенсорной и моторной информации в соответствующие мыслительные программы. После того как сигналы из коры большого мозга достигают хвостатого ядра, они передаются к внутренней части бледного шара, затем к релейным ядрам переднего вентрального и вентролатерального таламуса, а оттуда обратно к префронтальной, премоторной и дополнительной моторной корковым зонам. Нервные импульсы от нейронов хвостатого ядра идут к тем вспомогательным моторным регионам премоторной и дополнительной моторной зон, которые обеспечивают организацию программ последовательных движений, длящихся более 5 с. При поражении полосатого тела наблюдается ретроградная амнезия – выпадение памяти на события, предшествующие травме. Стимуляция хвостатого ядра тормозит восприятие зрительной, слуховой и других видов сенсорной информации. При его поражении наблюдается ригидность мышц (повышение мышечного тонуса). Двустороннее повреждение полосатого тела побуждает к стремлению двигаться вперед, а одностороннее приводит к манежным движениям.

Функции *бледного шара* заключаются в инициации ориентировочной реакции, движений конечностей, пищевого поведения. После разрушения бледного шара возникают гипомимия (маскообразное лицо), гиподинамия, эмоциональная тупость (исчезновение мимического компонента эмоций), тремор головы и конечностей при движении, монотонная

речь. При повреждениях бледного шара могут появиться подергивания отдельных мышц лица и туловища, нарушается синергизм движений конечностей при ходьбе.

*Скорлупа* выполняет специфическую функцию: она участвует в организации приобретенных форм двигательной активности. Пути, опосредующие реализацию этой функции, начинаются в премоторной коре и соматосенсорных областях коры. Затем они проходят в скорлупу, оттуда к внутренней части бледного шара, далее к переднему вентральному и вентролатеральному ядрам таламуса и, наконец, возвращаются к первичной моторной коре и к областям премоторной и дополнительной моторной коры. В тесной связи с этим первичным контуром регуляции движений функционируют вспомогательные контуры, идущие от скорлупы через внешнюю часть бледного шара, субталамус и черную субстанцию, возвращаясь в итоге к моторной коре через таламус.

*Ограда* оказывает облегчающее влияние на эффекты зрительных, слуховых и соматических раздражений. Атрофия ограды приводит к полной потере способности больного говорить, а ее раздражение вызывает моторные реакции со стороны пищеварительного тракта (жевание, глотание, рвотные движения), ориентировочную реакцию.

Поражение базальных ганглиев приводит к возникновению болезни Паркинсона, имеющей целый ряд симптомов, из которых главными являются мышечная ригидность, тремор и акинезия. При этом усилены тонические рефлекс растяжения, наблюдается восковая ригидность, сильное дрожание пальцев, губ и других частей тела. Больному трудно начать и закончить движения, лицо его маскообразно, нарушена координация движений верхних и нижних конечностей во время ходьбы, он идет мелкими шажками, согнувшись вперед. При болезни Паркинсона нарушается планирование движений. Это заболевание связано с дегенерацией дофаминергических нейронов черной субстанции, в результате чего в стриатуме резко падает содержание дофамина и происходит растормаживание холинергических нейронов.

При поражении как холинергических, так и ГАМК-ергических нейронов стриатума развивается хорей, которая обусловлена растормаживанием и гиперактивностью дофаминергических клеток и возникновением характерных для этого заболевания двигательных расстройств в виде непроизвольных судорожных подергиваний, торсионных мышечных спазмов, тиков и т.п.

## 1.2. Методы исследования

### 1.2.1. Исследование рефлекторной деятельности центральной нервной системы

#### Работа 1. Наблюдение спинального шока у лягушки

**Цель работы.** Пронаблюдать развитие спинального шока и определить его продолжительность у лягушки.

**Объект исследования:** лягушка.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; анатомический пинцет; вата; бинт; раствор Рингера для холоднокровных животных.

#### **Ход работы**

Лягушку заворачивают во влажную марлевую салфетку, сгибают ее голову вперед, находят атланта-окципитальное сочленение, вводят в него конец острого глазного скальпеля и производят перерезку спинного мозга. Засекают время от момента перерезки, извлекают лягушку из салфетки и располагают её на операционном столике.

Приступают к наблюдению за состоянием животного. Отмечают, что сразу после перерезки резко падает мышечный тонус и исчезает рефлекторная возбудимость спинного мозга. Для оценки отсутствия/наличия рефлекторной возбудимости кончики пальцев одной из задних лапок лягушки слегка сдавливают (пощипывают) анатомическим пинцетом с периодичностью 30 с. При сохранении шокового состояния рефлекс не проявляется – лапка не отдергивается. Момент восстановления рефлекса отдергивания рассматривается как время прекращения спинального шока. Таким образом, период времени от момента перерезки спинного мозга до момента восстановления рефлекторной активности и является временем спинального шока.

**Важно!** Во время опыта необходимо следить за тем, чтобы кожа у лягушки не пересыхала. Для этого кожу животного периодически увлажняют водой. Не допускается попадание воды в область перерезки спинного мозга!

#### **Рекомендации к оформлению работы:**

1. Оформите протокол опыта.
2. Опишите наблюдаемые признаки спинального шока и его продолжительность у лягушки.
3. Сделайте выводы о механизмах развития спинального шока.



## Работа 2. Рефлексы спинного мозга

**Цель работы.** Пронаблюдать экстероцептивные спинномозговые рефлексы у лягушки при раздражении различных рецептивных полей.

**Объект исследования:** спинальная лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки; операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; вата; бинт; кусочки фильтровальной бумаги размером  $0,5 \times 0,5$  см; 0,5 %-й раствор серной кислоты; раствор Рингера для холоднокровных животных; лабораторный стакан объемом 500 мл; холодная вода; анатомический пинцет.

### **Ход работы**

В опыте можно использовать спинальное животное, приготовленное в предыдущей работе или готовят другую спинальную лягушку, *разрушив у нее головной мозг бескровным методом*. Подвешивают спинальное животное за нижнюю челюсть на крючок, закрепленный в штативе. К исследованию рефлексов спинного мозга приступают после того, как пройдет спинальный шок.

Для активации рефлексов поверхность кожи лягушки в области рецептивных полей (рис.10) раздражают наложением кусочка фильтровальной бумаги, смоченной раствором серной кислоты. В случае воздействия на рецептивные поля в области конечностей можно также применять и механическое раздражение, производя щипки (легкое сдавливание) кожи анатомическим пинцетом.

**Важно!** При использовании в качестве раздражителя кислоты после проявления рефлекса необходимо смыть химическое вещество большим количеством воды. Для этого опускают лягушку в стакан с холодной водой так, чтобы погрузились раздражаемые участки кожи. Не допускается попадание воды в область перерезки спинного мозга! При экспериментальных вмешательствах в область разрезов и обнаженных тканей необходимо использовать только физиологические растворы (в случае лягушки – раствор Рингера для холоднокровных).

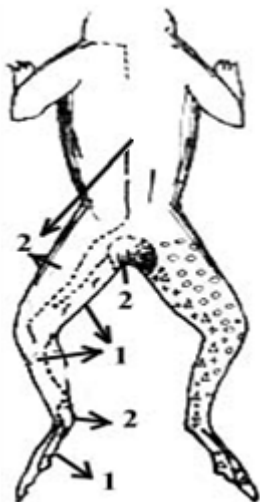


Рис. 10. Локализация рецептивных полей спинальных рефлексов на дорсальной поверхности тела лягушки:  
1 – рецептивные поля рефлексов сгибания;  
2 – рецептивные поля рефлексов потирания.

Сначала наблюдают и описывают следующие *сгибательные рефлекс*ы задней конечности при химическом и механическом раздражениях кожи:

- а) рефлекс с тыльной стороны пальцев лапки;
- б) рефлекс с подошвенной стороны лапки.

Затем вызывают *потирательные рефлекс*ы задней конечности путем раздражения кожи:

- а) наружной поверхности бедра;
- б) задней поверхности бедра;
- в) боковой поверхности брюшка;
- г) области вокруг анального отверстия.

После этого вызывают *потирательные рефлекс*ы передних конечностей путем раздражения кожи:

- а) верхней части брюшка между передними лапками;
- а) области груди.

Интервалы между раздражениями должны быть не менее 2–3 мин. После каждого раздражения не забывают смывать с кожи остатки кислоты водой.

### **Рекомендации к оформлению работы:**

1. Оформите протокол опыта.
2. Проанализируйте и опишите зависимость характера рефлекса от расположения рецептивных полей.
3. Зарисуйте схему рецептивных полей экстероцептивных двигательных рефлексов спинного мозга, наблюдаемых у лягушки.

### **Работа 3. Определение времени рефлекса по Тюрку**

**Цель работы:** определить время спинномозгового рефлекса у лягушки методом Тюрка и установить зависимость времени рефлекса от силы раздражения.

**Объект исследования:** лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки; операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; вата; бинт; растворы серной кислоты разных концентраций (0,1 %, 0,3 %, 0,5 % и 1 %); 4 лабораторных стакана объёмом 50 мл; раствор Рингера для холоднокровных животных; лабораторный стакан объёмом 500 мл; холодная вода; анатомический пинцет; секундомер.

#### **Ход работы**

Приготавливают спинальную лягушку и подвешивают ее за нижнюю челюсть на крючке штатива. Через 5–7 мин (т. е. после того, как пройдет спинальный шок) приступают к исследованию. Погружают кончики пальцев одной из задних лапок лягушки в стаканчик с 0,1 % раствором серной кислоты и засекают время от момента погружения лапки в кислоту до появления ответной реакции (сгибательного рефлекса).

Время данного сгибательного рефлекса измеряют три раза с интервалом 2–3 мин, не забывая после каждого раздражения обмывать лапку водой. Полученные результаты заносят в табл. 2. Подсчитывают среднее время рефлекса.

Аналогичным образом (по три раза) измеряют время рефлекса при раздражении кожи лапки растворами серной кислоты более высоких концентраций (0,3 %, 0,5 % и 1 %).

**Важно!** Определяя время рефлекса, погружают в раствор кислоты одну и ту же лапку на одну и ту же глубину.

## Результаты опыта «Определение времени рефлекса по Тюрку»

Концентрация кислоты (%)	Время рефлекса при повторных измерениях, с			Среднее время рефлекса, с
	1	2	3	
0,1				
0,3				
0,5				
1				

**Рекомендации к оформлению работы:**

1. Оформите протокол опыта, полученные экспериментальные данные представьте в виде таблицы.
2. Постройте график зависимости времени рефлекса от силы раздражения.
3. Сделайте выводы.

**Вопросы для теоретической подготовки к занятию**

1. Рефлекс как основной принцип деятельности центральной нервной системы. Развитие представлений о рефлексе. Рефлекторная теория И. П. Павлова.
2. Классификация рефлексов.
3. Рефлекторная дуга как морфологическая основа рефлекса (строение, виды рефлекторных дуг). Понятие рефлекторного кольца.
4. Время рефлекса (общее, центральное). Методы измерения времени рефлекса. Хронорефлексометрия.
5. Спинальный шок и его физиологические механизмы. Факторы, влияющие на продолжительность спинального шока.
6. Рефлекторная функция спинного мозга.

## 1.2.2. Исследование свойств нервных центров

### Работа 1. Иррадиация возбуждения в спинном мозге

**Цель работы.** Пронаблюдать явление иррадиации возбуждения в нервных центрах у спинального животного.

**Объект исследования:** лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки; операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; вата; бинт; раствор Рингера для холоднокровных животных; лабораторный стакан объёмом 500 мл; холодная вода; анатомический пинцет.

#### **Ход работы**

Готовят спинальную лягушку и укрепляют её на крючке штатива. К опыту приступают после прекращения спинального шока.

В начале эксперимента анатомическим пинцетом слегка сдавливают кончики пальцев задней лапки спинальной лягушки и наблюдают слабое рефлекторное движение раздражаемой конечности. После этого предоставляют животному отдых.

Затем снова начинают раздражение, но при этом постепенно и плавно увеличивают силу сдавливания лапки, наблюдают при этом усиление рефлекторного ответа. Отмечают порядок вовлечения в рефлекторную деятельность второй задней и обеих передних конечностей. Опыт удаётся лучше, если лягушку предварительно охладить на льду или в очень холодной воде.

#### **Рекомендации к оформлению работы:**

1. Оформите протокол опыта.
2. Опишите результаты опыта.
3. В выводах объясните механизм наблюдаемых рефлекторных эффектов.

### Работа 2. Пространственная суммация возбуждения в спинном мозге

**Цель работы:** пронаблюдать явление суммации возбуждения в нервных центрах у спинального животного.

**Объект исследования:** лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки; операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; вата; бинт; лабораторный стаканчик объёмом 50 мл; 0,5 % раствор серной кислоты; раствор Рингера для холоднокровных животных; лабораторный стакан объёмом 500 мл; холодная вода; анатомический пинцет; секундомер.

### **Ход работы**

Приготавливают спинальную лягушку и подвешивают ее за нижнюю челюсть на крючке, закрепленном в штативе. Через 5–7 мин после спинализации, после того как пройдет спинальный шок, приступают к исследованию.

Сначала методом Тюрка (см. работу «Определение времени рефлекса по Тюрку» в теме 1.2.1) определяют время рефлекса при химическом раздражении *кончиков пальцев задней лапки лягушки*, погружая их в стаканчик с 0,5 % раствором серной кислоты.

Определение времени рефлекторного ответа производят трижды с интервалом 2–3 мин. После каждого раздражения обмывают лапку холодной водой. Во всех случаях засекают время от момента погружения лапки в раствор до появления ответной реакции. Результаты заносят в табл. 3.

Затем проводят аналогичное исследование, погружая в стаканчик с тем же раствором кислоты *всю стопу*. Результаты заносят в табл. 3.

Подсчитывают среднее время рефлекса при раздражении кончиков пальцев и всей стопы.

**Важно!** Время рефлекса определяют, используя одну и ту же лапку, при этом пальцы и стопу при каждом повторе погружают в раствор кислоты на одну и ту же глубину.

Таблица 3

Результаты опыта  
«Пространственная суммация возбуждения»

Раздражаемая область лапки лягушки	Время рефлекса при повторных измерениях, с			Среднее время рефлекса, с
	1	2	3	
Кончики пальцев				
Стопа				

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Оформите протокол опыта.
2. Полученные экспериментальные данные представьте в виде таблицы.
3. Опишите характер зависимости времени рефлекса и его силы от площади раздражения кожи.
4. Сделайте выводы о механизмах пространственной суммации.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Понятие о нервном центре.
2. Способы организации нейронов в нервном центре (нервная цепочка, дивергентные и конвергентные иерархические цепи, локальные цепи Лоренте де Но).
3. Свойства нервных центров.
4. Основные принципы координации деятельности нервных центров (принцип субординации нервных центров; принцип общего конечного пути; принцип дивергенции возбуждения в нервных центрах; принцип обратной связи; принцип реципрокных взаимоотношений в ЦНС; принцип доминанты).

## ***1.2.3. Исследование процесса торможения в центральной нервной системе***

### **Работа 1. Торможение рефлексов спинного мозга (опыт Сеченова)**

***Цель работы:*** воспроизвести опыт Сеченова, доказывающий наличие внутрицентральных нисходящих тормозных влияний в спинном и головном мозге.

***Объект исследования:*** лягушка.

***Оборудование и материалы:*** штатив с крючком для фиксации лягушки; операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; вата; бинт; кристаллы поваренной соли (NaCl); фильтровальная бумага; лабораторный стакан объемом 50 мл; 0,3 % раствор серной кислоты; раствор Рингера для холоднокровных животных; лабораторный стакан объемом 500 мл; холодная вода; эфир; анатомический пинцет; секундомер.

### Ход работы

Лягушку слегка наркотизируют эфиром, для чего её помещают в сосуд с небольшим объёмом водного раствора эфира и плотно закрывают крышкой. Наркотизированную лягушку заворачивают во влажную марлевую салфетку так, чтобы ее голова осталась открытой. Фиксируют животное на операционном столике спинкой кверху. Малыми (глазными) ножницами делают поперечный разрез кожи кзади от носовых отверстий. От краев этого разреза делают два длинных косых разреза каудально вдоль черепа с обеих сторон. Образовавшийся трапециевидный лоскут кожи отодвигают вниз. Маленькими ножницами делают поперечный разрез черепных костей по краю переднего разреза кожи, а затем осторожно, чтобы не повредить мозг, прижимая браншу ножниц к крышке черепа изнутри, срезают ее с двух сторон и обнажают головной мозг.

После вскрытия черепной коробки внимательно рассматривают головной мозг лягушки (рис. 11).

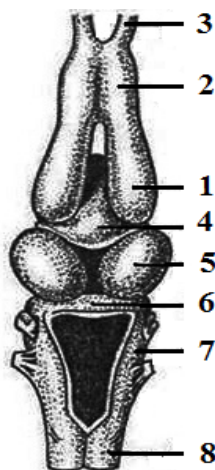


Рис. 11. Головной мозг лягушки:

- 1 – полушария переднего мозга;
- 2 – обонятельные доли;
- 3 – обонятельные нервы;
- 4 – промежуточный мозг;
- 5 – средний мозг;
- 6 – мозжечок;
- 7 – продолговатый мозг;
- 8 – спинной мозг

Затем начинают готовить таламическую лягушку. Для этого скальпелем делают поперечный разрез мозга под задними полюсами больших полушарий. Удаляют из полости черепа части мозга, лежащие кпереди от разреза, рассматривают срез зрительных бугров (таламуса).

Извлекают лягушку из марлевой салфетки и обмывают холодной водой, следя за тем, чтобы вода не попала в трепанационное отверстие. Подвешивают животное на штативе и через 5–7 мин приступают к определе-



нию времени сгибательного рефлекса задней лапки методом Тюрка. Время рефлекса определяют три раза с интервалом не менее 2-х минут. После каждого определения лапку тщательно обмывают в стакане с водой.

Затем на срез зрительных бугров накладывают кристаллик поваренной соли (рис. 12), предварительно удалив при помощи фильтровальной бумаги влагу с поверхности мозга. Сделать это надо тщательно, т. к. если на поверхности мозга останется влага, соль будет растворяться и попадать на соседние участки мозга и окружающие ткани, в результате чего возможно общее возбуждение и появление судорог.

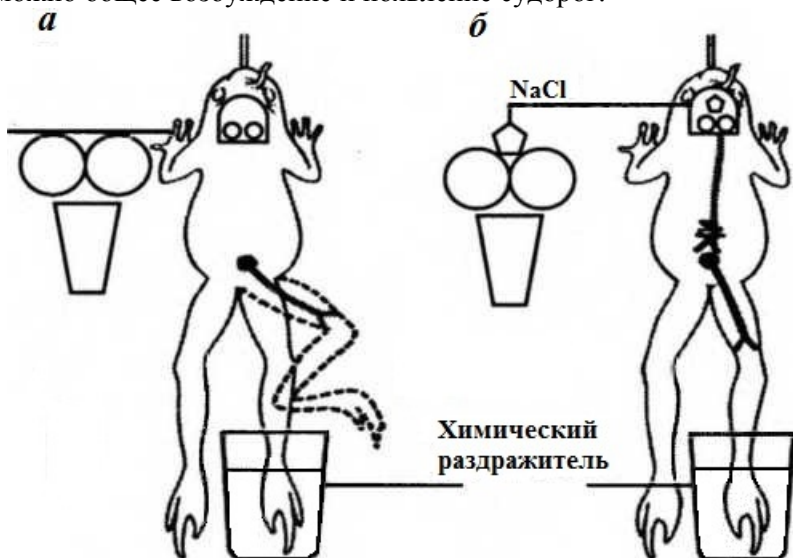


Рис. 12. Схема опыта «Сеченовское торможение»

После наложения кристаллика соли несколько раз с небольшим интервалом определяют время рефлекса. Отмечают, что по мере воздействия кристаллика соли происходит постепенное увеличение времени рефлекса и даже его исчезновение.

Затем удаляют с поверхности мозга кристаллик соли и смывают ее остатки физиологическим раствором (раствором Рингера). При этом лягушку держат головой вниз. Снова несколько раз определяют время рефлекса, наблюдая восстановление рефлекторной деятельности. Результаты заносят в табл. 4.

Таблица 4

## Результаты работы «Опыт Сеченова»

Этапы эксперимента	Время рефлекса при повторных измерениях, с			Среднее время рефлекса, с
	1	2	3	
После «сеченовского» разреза				
После наложения кристаллика соли				
После отмывания соли				

**Рекомендации к оформлению работы:**

1. Оформите протокол опыта.
2. Полученные данные занесите в таблицу.
3. В выводах объясните механизм «сеченовского» торможения.

**Работа 2. Взаимное торможение спинальных рефлексов**

**Цель работы:** пронаблюдать явление взаимного торможения рефлексов спинного мозга у спинального животного.

**Объект исследования:** лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки; операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; вата; бинт; 0,5 % раствор серной кислоты; малый лабораторный стакан объёмом 50 мл; большой лабораторный стакан объёмом 500 мл; раствор Рингера для холоднокровных животных; холодная вода; анатомический пинцет или зажим Пеана.

**Ход работы**

Готовят спинальную лягушку. Спустя 5–7 мин после операции приступают к опыту.

Воспроизводят у животного сгибательный рефлекс задней лапки, погружая ее в стаканчик с 0,5 % раствором серной кислоты. Определяют время рефлекса методом Тюрка. Смывают кислоту с лапки, обмывая ее водой.

Затем, погружая лапку в раствор кислоты, одновременно сдавливают другую лапку анатомическим пинцетом или зажимом Пеана. Отмечают, что в этом случае рефлекс сгибания первой лапки или совсем не проявляется, или его время удлиняется. Оба эффекта свидетельствуют о развитии торможения в спинном мозге.

***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Оформите протокол эксперимента.
2. Объясните механизм наблюдаемого в опыте торможения спинального рефлекса.
3. Сделайте выводы.

***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Понятие о торможении и его характеристика как самостоятельного нервного процесса.
2. Открытие торможения в центральной нервной системе. Механизм «сеченовского» торможения. Взаимное торможение спинальных рефлексов.
3. Первичное торможение (пресинаптическое и постсинаптическое торможение, их структурные основы и ионные механизмы).
4. Вторичное торможение, его виды и ионные механизмы.
5. Возникнет ли торможение сгибательного рефлекса у лягушки, если в опыте Сеченова вместо кристаллика соли использовать стеклянную бусинку? Проявится ли «сеченовское торможение», если у животного предварительно выключить ретикулярную формацию?

***1.2.4. Исследование биоэлектрической активности коры больших полушарий***

**Работа 1. Электроэнцефалография**

***Цель работы.*** С применением методики электроэнцефалографии изучить особенности спонтанной биоэлектрической активности головного мозга человека при разных функциональных состояниях организма.

***Объект исследования:*** студенты.

***Оборудование и материалы:*** электроэнцефалограф «Нейровизор NVX 36 digital DC EEG» (в стандартный комплект Нейровизора входят:

портативный усилитель биопотенциалов; фотостимулятор на основе светодиодной матрицы; кабели для подключения усилителя и фотостимулятора к компьютеру; штативы для усилителя и фотостимулятора; набор индивидуальных отводящих электродов и электродных шапочек, индифферентный электрод); электродная паста (гель); спирт; вата.

### ***Ход работы***

1. Подготовка электроэнцефалографа к работе.

2. Инструктаж испытуемого о том, как вести себя в процессе регистрации ЭЭГ. При этом обязательно объясняют условия, в которых будет осуществляться запись биоэлектрической активности головного мозга (см. п. 5.7).

3. Укрепление электродов на голове испытуемого в соответствии с международной схемой «10 – 20».

4. Заполнение базы данных испытуемых.

Для заполнения базы данных запустите необходимую программу, нажав на значок «Neocortex» на экране компьютера. Появится окно «База данных пациента». В панели управления в верхней части экрана слева нажмите курсором на кнопку «Новый пациент» и заполните основные поля (уникальный ID, фамилию и имя, дату рождения). Для перехода между полями пользуйтесь клавишей Tab.

5. Регистрация ЭЭГ

5.1. Нажмите кнопку «Регистрация ЭЭГ». На экране появится основное окно программы регистрации и диалог «Установка параметров регистрации», который служит для выбора типа регистрации (с разным количеством электродов, частот оцифровки и фильтрации). Для регистрации фоновой ЭЭГ выбирают частоту 250 или 500 Гц, а для исследовательских целей (проведения функциональных проб, регистрации вызванных потенциалов) рекомендуется использовать более высокую частоту.

5.2. Из ниспадающего списка (на экране) выберите набор параметров регистрации: последовательность каналов, настройки их фильтров и названия, тип референтного электрода. Рекомендуется использовать набор параметров, предустановленных на данном Нейровизоре.

5.3. Поставьте флажок «Неостимул» справа в нижней части экрана.

5.4. Нажмите кнопку «Запись» справа в нижней части экрана. Программа перейдет в режим регистрации.

5.5. Далее следует нажать кнопку «Начать запись» (первая кнопка, стандартно обозначенная стрелкой), после чего на экране появится изо-

бражение электроактивности, отводимой от всех электродов (каналов). Одновременно в центре экрана появится надпись красными буквами «Данные не сохраняются», которая информирует о том, что программа работает в режиме мониторинга без сохранения сигналов на жестком диске.

5.6. Осуществить пробную регистрацию фоновой ЭЭГ с целью проверки качества записи и устранения артефактов. В случае необходимости нажимают кнопку «Пауза» (третья кнопка) и поправляют контакты электродов с кожей головы, ослабление которых является наиболее частой причиной искажения записи. Сохранять эту запись не требуется.

5.7. Затем приступают к запланированному исследованию и, следуя инструкциям п. 5.5, регистрируют ЭЭГ при различных состояниях:

– в условиях спокойного бодрствования с закрытыми глазами в тишине;

– реакцию десинхронизации ЭЭГ в ответ на открывание глаз;

– при фотостимуляции;

– при звуковой стимуляции;

– при умственной деятельности, например, счете в уме.

**Важно!** В начале каждой функциональной пробы, для сохранения записи ЭЭГ в базе данных испытуемого, следует нажать кнопку «Сохранение» (четвертая кнопка, обозначенная значком дискеты). После каждой функциональной пробы запись останавливают, используя кнопку «Остановка записи» (шестая кнопка, обозначенная черным квадратом), и сохраняют как отдельный файл. Затем, для возврата в базу данных, нужно нажать кнопку «База пациентов». Альтернативно можно нажать на кнопку «X» в правом верхнем углу экрана. После возврата в базу данных необходимо убедиться, что в список ЭЭГ добавлена новая строка (например, комментарий «Запись 1»). Комментарий можно заменить на более информативный, например, вписать название функциональной пробы.

## 6. Анализ ЭЭГ

6.1. Загрузить программу анализа. Для этого дважды щелкните по соответствующей записи из списка в базе данных. Интерфейс загруженной программы анализа внешне очень схож с программой регистрации ЭЭГ. Отличия касаются кнопок в панели инструментов.

6.2. Просмотр ЭЭГ. На экране отображается запись ЭЭГ в различных отведениях (каналах), наименования которых показаны слева от кривых (рис. 13).

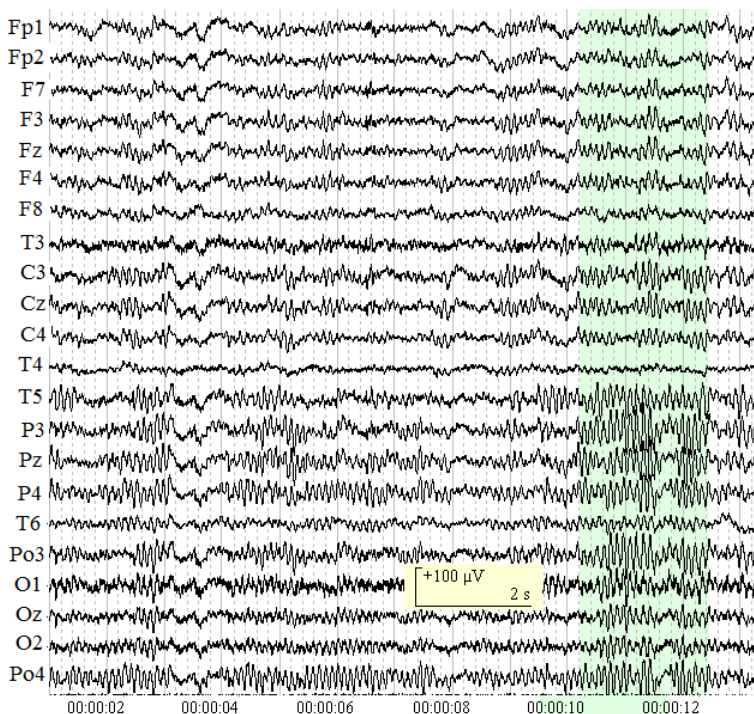


Рис. 13. Пример записи ЭЭГ (выделен участок с артефактом)

Далее следует выбрать наиболее удобные параметры просмотра (горизонтальный и вертикальный масштабы), которые устанавливаются с помощью двух ниспадающих списков в панели инструментов. Для начала установите масштаб 10 с и 200 мкВ. Размеры шкал можно регулировать клавишами со стрелками.

При просмотре ЭЭГ обратите внимание на частоту и амплитуду электроактивности мозга в разных отведениях, оцените принадлежность зарегистрированных волн к ритмам альфа-, бета-, гамма-, тета- и дельта-диапазонов.

6.3. Спектральный анализ ЭЭГ. Правой кнопкой мыши щелкните по записи ЭЭГ. Появится всплывающее меню, выберите в нем опцию «Спектральный анализ». Появится дополнительное окно с изображением контура головы со спектрами отведений в топографическом представлении (рис. 14).

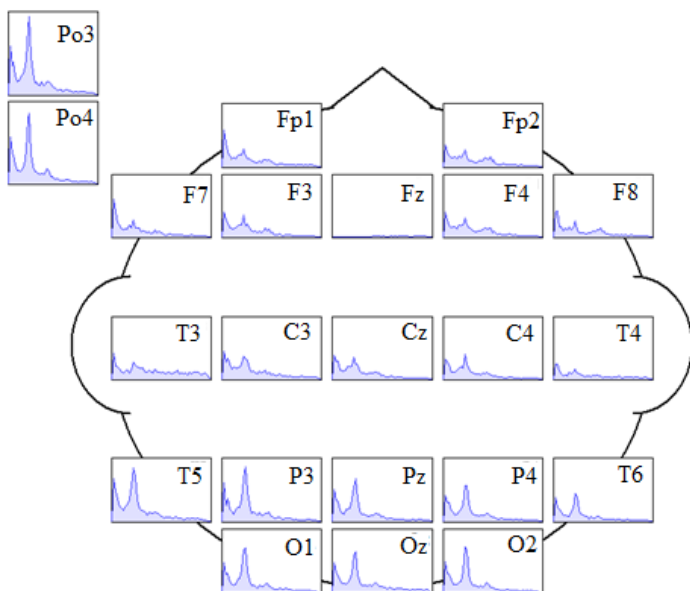


Рис. 14. Спектрограммы электроактивности различных зон коры больших полушарий

Чтобы получить детальный спектр активности в определенном канале (отведении), нужно дважды щелкнуть по этому каналу на схеме головы. Для возврата к представлению спектра по всем каналам щелкните по соответствующей кнопке, например с изображением черного квадрата, в панели инструментов спектрального окна.

6.4. Топографическое картирование спектральной мощности ЭЭГ. Данный вид анализа позволяет оценить мгновенное распределение потенциалов в коре больших полушарий и используется в клинике для топической диагностики состояния мозга.

Для построения спектральных карт в шести стандартных частотных диапазонах нажмите кнопку со значком цветной спектральной карты. Появится окно с изображением шести карт, отражающих распределение спектральной мощности волн дельта, тета, альфа, бета-1, бета-2 и гамма диапазонов по коре больших полушарий. Примеры топограмм ЭЭГ-активности приведены на рис. 15.

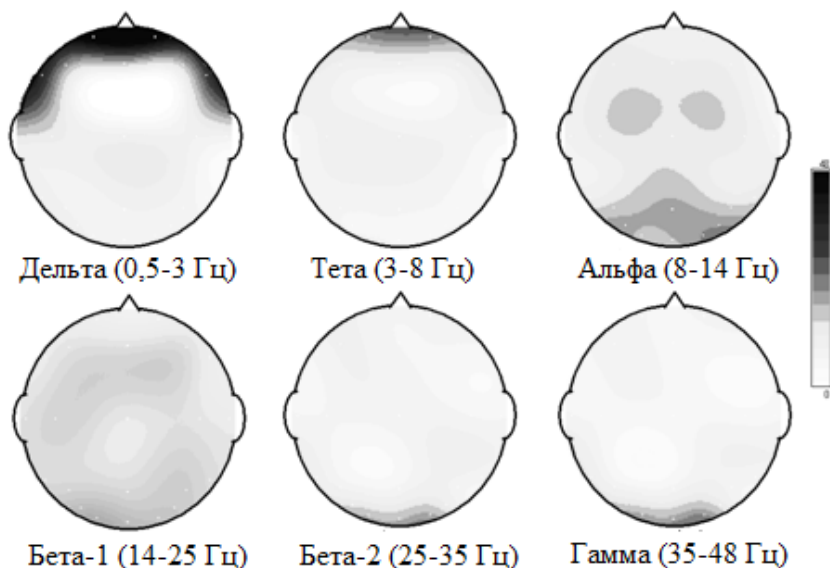


Рис. 15. Спектральные карты (топограммы), отражающие распределение спектральной мощности волн ЭЭГ дельта, тета, альфа, бета и гамма-диапазонов по коре больших полушарий

***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Оформите протокол опыта.
2. Распечатайте и внесите в протокол записи ритмов ЭЭГ, опишите частотно-амплитудные параметры ритмов в разных отведениях при проведенных функциональных пробах.
3. Постройте спектральные карты ЭЭГ испытуемого при разных условиях, сделайте описание распределения мощности ритмов по долям больших полушарий с учетом их латерализации, вклейте распечатанные образцы спектрограмм в протокол опыта.
4. Сделайте выводы о зависимости биоэлектрической активности головного мозга от функционального состояния организма и внешних воздействий.



### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Методы изучения функций коры больших полушарий головного мозга у животных и человека.
2. Последствия декортикации у животных.
3. Последствия врожденных аномалий развития коры больших полушарий у человека.
4. Современные представления о локализации функций в коре головного мозга. Сенсорная, моторная и интегративная функции коры больших полушарий.
5. Роль коры больших полушарий в регуляции висцеральных функций.
6. Электрические явления в коре больших полушарий. Характеристика ритмов ЭЭГ. Особенности ЭЭГ у человека при различных функциональных состояниях организма.

## РАЗДЕЛ 2 ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

### 2.1. Теоретическая основа

#### 2.1.1. Учение о высшей нервной деятельности

Понятие «высшая нервная деятельность» сформулировал и ввел в мировую науку И. П. Павлов, который по сути является создателем учения о высшей нервной деятельности. Высшая нервная деятельность – это деятельность высших отделов головного мозга, прежде всего коры больших полушарий, направленная на обеспечение адекватного взаимодействия организма с внешними условиями. Фактически, это поведение человека и животных в окружающем мире, основанное на психических актах разной степени сложности.

Решающим моментом для развития современных представлений о психической работе мозга явилось открытие И. П. Павловым условного рефлекса в процессе изучения нервной регуляции функций пищеварительных желез в хронических экспериментах на собаках. В 1903 году на XIV международном медицинском конгрессе в Мадриде И. П. Павлов выступил с докладом, в котором изложил результаты экспериментов по изучению нервной, в т. ч. «психической» регуляции слюнных желез. В своем докладе ученый впервые сформулировал понятия «условный» и «безусловный» рефлексы и обосновал возможность применения условного рефлекса, как рефлекса коры больших полушарий, к изучению психики и поведения. В 1904 году И. П. Павлов стал лауреатом Нобелевской премии по медицине и физиологии за открытия в области регуляции (в т. ч. психической, условно-рефлекторной) деятельности пищеварительных желез. С этого времени началась систематическая разработка нового направления в биологии, названного И. П. Павловым сначала *физиологией коры больших полушарий*, которая затем переросла в *физиологию высшей нервной деятельности*. 35 последних лет своей жизни, уже будучи нобелевским лауреатом, академик Павлов посвятил изучению нервной системы и высшей нервной деятельности. Павловская физиология высшей нервной деятельности включает несколько учений.

*Учение об условных рефлексах* (1903 год). Заслуга И. П. Павлова состоит в том, что он не просто открыл условный рефлекс, но и разработал концепцию условного рефлекса, как коркового механизма регуляции

функций, и обосновал возможность использования условных рефлексов для изучения и объяснения психики (условный рефлекс – это ключ к изучению механизмов поведения). И. П. Павлов подчеркивал главенствующую роль условных рефлексов в адаптации организма к меняющимся условиям его существования.

*Учение о типах высшей нервной деятельности* (1925 год). И. П. Павлов выделил 4 типа высшей нервной деятельности. Особо отмечал «слабый тип», который в трудных условиях эксперимента теряет способность нормально функционировать.

*Учение об экспериментальных неврозах* (1931 год). И. П. Павлов дал определение сущности невроза как срыва высшей нервной деятельности вследствие перенапряжения процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе. С его участием в Ленинграде была открыта клиника неврозов.

*Учение о первой и второй сигнальных системах* (1932 год). Особо И. П. Павлов выделял вторую сигнальную систему (систему мозгового обеспечения речи) как принципиальное отличие человека от животных; рассматривал вербальную деятельность в качестве основы абстрактного мышления и сознания человека.

*Учение об анализаторах*. В рамках этого учения И. П. Павлов разработал концепцию анализатора как совокупности периферических и центральных нервных структур, предназначенных для восприятия и анализа сенсорных сигналов, и сформулировал понятие аналитико-синтетической деятельности мозга. По Павлову, *анализатор* (теперь более распространен термин «*сенсорная система*») включает три звена: периферическое (рецепторы, или органы чувств), проводниковое (афферентные нервы и проводящие пути спинного и головного мозга) и центральное (центральная станция анализатора, или корковый конец анализатора). Центральная станция анализатора состоит из *ядра* и *периферии*. Ядро у каждой сенсорной системы локализовано в области первичной (специфической) проекционной корковой зоны. Её нейроны (нейроны-детекторы) осуществляет анализ раздражений, формирование ощущений и представлений. Периферия представлена вторичными и третичными проекционными зонами коры. Нейроны этих зон (гностические нейроны) обеспечивают сопоставление и синтез сенсорной информации, формирование целостного сенсорного восприятия.

В целом учение академика Павлова о высшей нервной деятельности представляет собой теоретическое осмысление нормальных поведенческих реакций и их отклонений у животных, а затем и у человека, и явля-

ется огромным вкладом не только в физиологию поведения, но и в клиническую неврологию. Павловское учение составляет базис современной физиологии поведения, являющейся самостоятельной нейронаукой, анализирующей нейрофизиологические основы психики и поведения человека и животных с позиций рефлекторной деятельности мозга. В область интересов физиологии поведения входят условно-рефлекторная деятельность, потребностно-мотивационная деятельность, механизмы эмоций и памяти, мышление, речь и сознание.

Последовательное развитие идей академика И. П. Павлова осуществляли в своих исследованиях польский физиолог Ю. Конорский, В. Д. Небылицын, Б. Н. Теплов, Л. В. Крушинский, А. А. Ухтомский. академики П. К. Анохин, К. В. Судаков и П. В. Симонов, чьи работы сыграли важную роль в понимании нейробиологических механизмов поведения человека и животных.

### **2.1.2. Безусловные рефлексы**

Высшая нервная деятельность базируется на сложном сочетании врожденных и приобретенных форм поведения. В основе врожденного поведения, согласно рефлекторной теории И. П. Павлова, лежат безусловные рефлексы, а приобретенное поведение основано на условных рефлексах. Поскольку в процессе эволюции у животных происходило существенное преобразование мозговых структур, то закономерно менялось и соотношение роли врожденных и приобретенных рефлексов. А именно, в поведении низших животных преобладают врожденные приспособительные реакции, тогда как у более развитых организмов доминируют индивидуально-приобретенные формы поведения.

*Безусловный рефлекс* – это врожденная реакция организма, рефлекторно возникающая в ответ на воздействие специфического и биологически значимого стимула, адекватного данному виду деятельности. По мнению И. П. Павлова, к моменту рождения безусловные рефлексы имеют готовую структурную основу, обнаруживаются по мере созревания головного мозга и стереотипно проявляются при действии адекватного стимула. С точки зрения П. В. Симонова, изучавшего инстинктивное поведение животных, нельзя абсолютизировать такие свойства безусловного рефлекса как генетическая детерминированность, неизменяемость, независимость от достижения цели. Реализация безусловных рефлексов зависит от наличного функционального состояния организма животного, они могут меняться под влиянием раннего индивидуального

опыта. Безусловные рефлексы осуществляются спинным мозгом и подкорковыми отделами головного мозга. Однако центр любого безусловного рефлекса связан нервными путями с определенным участком коры больших полушарий, т. е. имеет корковое представительство.

### **2.1.3. Учение об условных рефлексах**

*Условным рефлексом* называется индивидуально приобретенная системная приспособительная реакция организма на раздражение, возникающая с участием высших отделов головного мозга (коры больших полушарий). Это индивидуальная реакция организма на ранее индифферентный раздражитель, воспроизводящая безусловный рефлекс. Основным критерием для выделения условных рефлексов в особую категорию служит такой признак как *приобретенность*. Вторым существенным признаком условного рефлекса является его *изменчивость*. Третий признак – *сигнальность*. Сигнальный характер условного рефлекса, по выражению И. П. Павлова, формируется как «предупредительная» деятельность, предвосхищающая внешние события. В этом заключается приспособительное значение условного рефлекса как важнейшего механизма адаптации.

Представления о нейрональных механизмах образования условного рефлекса базируются на общей идее о формировании новой рефлекторной дуги за счет замыкания временной связи между определенными нервными центрами, а именно центрами, воспринимающим условный и безусловный сигналы.

В 20-х годах XX века эту идею сформулировал академик И. П. Павлов, который рассматривал условный рефлекс как результат формирования временной связи между центральной станцией анализатора, где возбуждение возникает под влиянием условного сигнала, и корковым представительством центра безусловного рефлекса.

Впоследствии идеи И. П. Павлова получили дальнейшее развитие в работах его ученика Э. А. Асратяна. В 40-50-е годы XX века Э. А. Асратян представил экспериментальные доказательства того, что в основе условного рефлекса лежит *временная связь* между корковыми и подкорковыми ветвями двух безусловных рефлексов – безусловного ориентировочного, возникающего в ответ на условный раздражитель, и безусловного, связанного с конкретной функцией (пищевого, двигательного и т.д.) и возникающего в ответ на подкрепляющий стимул (рис. 16).

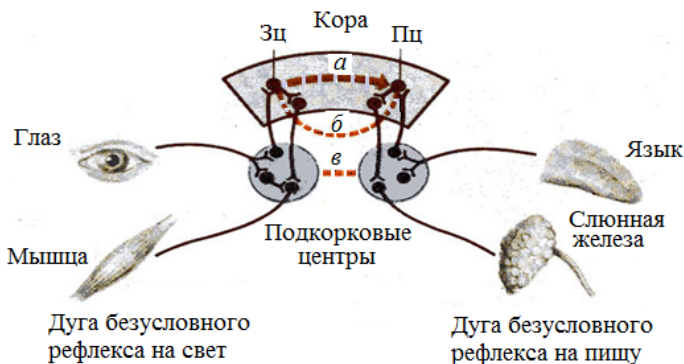


Рис. 16. Схема образования дуги условного рефлекса по Асратяну (условный рефлекс как синтез двух безусловных рефлексов). Обозначения: Зц – зрительный корковый центр; Пц – корковое представительство пищевого центра; а, б, в – корковый и подкорковые уровни замыкания временной связи

В плане понимания процессов, происходящих в нейронах мозга при формировании условного рефлекса, представляют интерес *гипотеза конвергентного замыкания ассоциативной связи* Дж. Эклса (1968), в которой отмечается роль посттетанической потенциации и реверберации возбуждения по замкнутым цепям, и *теория конвергентного замыкания временной связи* академика П. К. Анохина (1968), в которой акцент делается на молекулярных преобразованиях в нейронах.

П. К. Анохин считал, что под влиянием многократных повторных раздражений (в том числе, в процессе обучения) на определенном корковом нейроне конвергируют несколько возбуждений, последовательно поступающих из различных подкорковых образований, активирующихся при действии условного раздражителя и безусловного подкрепления. В результате этих возбуждений в аксоплазме нейрона запускаются сложные биохимические процессы, которые завершаются формированием на цитоплазматической мембране нейрона новых рецепторных белков и синаптических контактов, обеспечивающих структурную основу замыкания временной связи, как центрального звена дуги выработанного условного рефлекса.

### 2.1.4. Типологические особенности высшей нервной деятельности

Учение о типах высшей нервной деятельности разработал И. П. Павлов в 1925 году. Он рассматривал *тип высшей нервной деятельности* как совокупность свойств нервных процессов (возбуждения и торможения), определяющих индивидуальные особенности условно-рефлекторной деятельности и поведения животных и человека. Павлов выделил три основных свойства нервных процессов: *силу* (стойкость процессов возбуждения и торможения), *уравновешенность* (соотношение силы возбуждения и торможения) и *подвижность* (скорость переключения процессов возбуждения и торможения).

В опытах на собаках с учетом указанных свойств И. П. Павловым была разработана следующая классификация типов высшей нервной деятельности:

1-й тип – сильный, уравновешенный, подвижный (соответствует сангвиническому темпераменту по Гиппократу);

2-й тип – сильный, уравновешенный, малоподвижный, или инертный (соответствует флегматическому темпераменту по Гиппократу);

3-й тип – сильный, неуравновешенный, очень подвижный, или безудержный (соответствует холерическому темпераменту по Гиппократу);

4-й тип – слабый (соответствует меланхолическому темпераменту по Гиппократу).

Кроме того, И. П. Павлов выделял чисто «человеческие» типы высшей нервной деятельности с учетом соотношения первой и второй сигнальных систем:

1-й тип – «художественный» с преобладанием первой сигнальной системы;

2-й тип – «мыслительный» с преобладанием второй сигнальной системы;

3-й тип – «художественно-мыслительный»;

4-й тип – «мыслительно-художественный».

В 1975 году американский психолог Дж. П. Гилффорд предложил учитывать при определении типологии поведения человека два фактора: 1) экстраверсия – интроверсия (эти понятия были предложены К. Юнгом); 2) нейротизм – эмоциональная стабильность. Более широко эти факторы были использованы в работах британского ученого-психолога Г. Ю. Айзенка для классификации типов поведения и структуры личности. Айзенк проследил связь между указанными факторами и свойства-

ми нервной системы по Павлову, разделив людей на четыре типа индивидуального поведения/темперамента: стабильные экстраверты (соответствуют сильному, подвижному типу); нестабильные экстраверты (соответствуют сильному, неуравновешенному, возбудимому типу); стабильные интроверты (соответствуют сильному, уравновешенному, инертному типу); нестабильные интроверты (соответствуют слабому типу).

В рамках занятий по физиологии для анализа свойств нервных процессов, определяющих типологию высшей нервной деятельности, используют методики тестирования (например, по Е. П. Ильину или по Б. М. Теплову), а также метод хронорефлексометрии.

*Хронорефлексометрия* – метод измерения времени (латентных периодов) простой и сложной сенсомоторной реакции. Сенсомоторная реакция – это рефлекторный двигательный ответ на действие сенсорного раздражителя определенной модальности (зрительного, слухового и др.).

Оценка *силы нервных процессов* основана на сравнении латентных периодов простой сенсомоторной реакции на слабый и сильный раздражители одной модальности (например, слабого и яркого света или тихого и громкого звука). У человека с сильными нервными процессами латентные периоды сенсомоторной реакции на сильное раздражение закономерно короче, чем на слабое. У человека со слабыми нервными процессами по мере увеличения силы раздражения наблюдается замедление (торможение) рефлекторного ответа, т. е. латентные периоды сенсомоторных реакций увеличиваются.

При оценке *подвижности нервных процессов* анализируют время различения (разницу латентных периодов) сложной и простой сенсомоторных реакций, подсчитывают число ошибок при дифференцировке стимулов в процессе сложной сенсомоторной реакции. Чем больше время различения и количество ошибок, тем меньше подвижность (лабильность) нервных процессов.

### **2.1.5. Особенности высшей нервной деятельности человека**

Поведение человека значительно отличается от поведения животных, что обусловлено наличием у человека дополнительных нейрологических механизмов, определяющих особенности его психики. Отличительной особенностью высшей нервной деятельности человека, обеспечивающей специфику его взаимодействий с внешней средой, является наличие двух



сигнальных систем – первой (общей с животными) и второй (характерной только для человека).

*Первая сигнальная система* – система непосредственных чувственных образов, формирующихся в центральной нервной системе при поступлении информации через сенсорные входы (И. П. Павлов). Механизмы функционирования первой сигнальной системы одинаковы у человека и животных.

*Вторая сигнальная система* – присущая только человеку система мозгового обеспечения вербальной деятельности (речи), составляющая основу абстрактно-логического мышления и сознания (И. П. Павлов). Это имеющаяся лишь у человека система обобщенного отражения окружающей действительности в виде понятий, содержание которых фиксируется в словах, математических символах, образах, художественных произведениях.

Вторая сигнальная система обеспечивает смысловое восприятие речи – слов, слышимых, читаемых, произносимых вслух и про себя. Выделяют три основные функции речи: *коммуникативную* (общение между людьми с помощью языка, эта функция обеспечивает передачу информации и побуждение к действию); *регулирующую* (проявляется в высших психических функциях, осознанной психической деятельности и связана с активностью передних полушарных областей); *программирующую* (выражается в построении смысловых схем речевых высказываний, грамматических структур предложений, переходе от замысла к развернутому высказыванию, осуществляется с участием задне-лобных и премоторных областей левого полушария).

С участием *второй сигнальной системы* человек может абстрагироваться от непосредственной действительности, создавать общие и частные понятия, суждения, умозаключения (науку, по выражению И.П. Павлова). Благодаря второй сигнальной системе у человека формируется такая форма абстрактно-логической деятельности как *сознание*, то есть способность осознавать себя, предвидеть изменения в окружающем мире, в том числе в социуме, и использовать это в своём поведении, а также формировать культурно-исторический опыт, духовные ценности и передавать их последующим поколениям.

Человек обретает *вторую сигнальную систему* и сознание только в условиях социальной стимуляции. Критическим периодом для развития речи является возраст до 1 года. У детей, оказавшихся в этом возрасте вне социума, не формируется сознание, что делает практически невозможным их возвращение к жизни в цивилизованном обществе. Это подтверждается печальным опытом детей-Маугли. Известны единичные

примеры с более или менее положительным исходом, например, случай с индийскими девочками Амилой и Камилой, возвращёнными родителям в возрасте 8 лет. Амила умерла сразу после возвращения. Камила выжила, но через 2 года ела, рыча, передвигалась на четвереньках. Через 4 года она выучила 6 слов, в 14 лет научилась ходить, в 16 лет могла с помощью слов изъясняться с людьми.

Первые признаки второй сигнальной системы появляются у ребёнка во 2-й половине первого года жизни. В это время образуются условные рефлексы на слово, однако смысл слов ещё не оценивается. Первые рефлексы на смысловое содержание слова формируются на втором году жизни, когда слово становится абстрактным сигналом предмета. В возрасте 2-3 лет отмечается речевой бум (словарик ребенка включает от 400 до 1000 слов). Окончательным признаком нормального формирования второй сигнальной системы является такая степень развития речи, когда она становится активным средством общения ребёнка с другими людьми. Обычно это происходит к 4-5 годам. В противном случае можно говорить об отставании в развитии второй сигнальной системы и психики в целом. Завершение формирования структурной базы и основных форм высшей нервной деятельности в целом у человека происходит к 16-17 годам, тогда как созревание головного мозга продолжается до 20-22 лет.

Речь является функцией левого большого полушария головного мозга, что впервые было показано в исследованиях П. Брока (1968) и К. Вернике (1871). Моторный центр речи, или зона Брока, располагается в левой нижнелобной извилине (поле 44 по Бродману). При поражении зоны Брока развивается моторная афазия (затруднение в произношении слов). Сенсорный центр речи, или зона Вернике, находится в левой верхневисочной извилине (поле 42 по Бродману). Повреждение этой зоны вызывает сенсорную афазию (непонимание речи). Первичным речевым центром, вероятно, является зона Вернике, поскольку после её поражения понимание смысла речи практически никогда не восстанавливается, тогда как после поражения зоны Брока моторная речь со временем может восстановиться. Работы П. Брока и К. Вернике легли в основу представлений о доминирующей роли левого большого полушария мозга, а затем в основу концепции функциональной межполушарной асимметрии.

## 2.1.6. Функциональная межполушарная асимметрия

Межполушарная асимметрия является фундаментальным свойством головного мозга человека. Асимметрия больших полушарий головного мозга отражает их специализацию, в результате которой устанавливаются разные виды функциональной межполушарной асимметрии – вербальной, моторной, сенсорной, гностической и др. Это очень важная проблема, изучаемая как общей, так и возрастной физиологией. Своевременное формирование функциональной межполушарной асимметрии в онтогенезе и ее вид накладывает весомый отпечаток на психическую деятельность человека в разные периоды его жизни. Функциональная межполушарная асимметрия является объективным показателем структурно-функциональной зрелости мозга.

Самые первые сведения о неравноценности функций правого и левого полушарий конечного мозга относятся к 1836 году, когда рядовой французский врач Марк Дагс предположил более тесную связь левого полушария с речью. Однако представления М. Дагса не получили распространения и довольно долго исследователями развивалась *идея эквивалентности больших полушарий*.

Эта идея была развенчана в 1861-62 г.г. после работ французского врача-психиатра Поля Брока, наблюдавшего моторную афазия у больных с патологией нижнелобной извилины левой гемисферы. В 1870 году немецкий врач Карл Вернике связал факт сенсорной афазии с локализацией патологии в верхневисочной извилине также левой гемисферы. Указанные области мозга получили название зон Брока и Вернике (они соответствуют полям 44 и 42 по Бродману). На основании этих работ возникла *теория доминантности левого полушария*, согласно которой левое полушарие является доминантным во всех функциях, а правое – подчиненным (субдоминантным).

Впоследствии было показано, что левое полушарие доминирует над правым только в отношении речи и связанных с ней функций, тогда как в отношении некоторых других функций доминирует правое. Поэтому теория доминантности переросла в *теорию функциональной межполушарной асимметрии* (У. Намору, 1885; R. Sperry, 1966).

Внешним выражением межполушарной асимметрии служат *функциональные асимметрии*, которые у человека проявляются совокупностью признаков неравенства его правых и левых парных органов (рук, ног, органов чувств, полушарий конечного мозга) в нервно-психической

и моторной деятельности. Функциональные асимметрии условно можно разделить на три вида: моторную, сенсорную и психическую.

*Моторная асимметрия* – совокупность многих признаков функционального неравенства рук, ног, а также правой и левой половин тела и лица в формировании общей двигательной активности человека. Моторная асимметрия является частной формой функциональных асимметрий человека, однако её рассматривают как базовый признак, определяющий формирование более сложных форм асимметрий, проявляющихся в практике, гнозисе, зрительно-моторной координации, речи и т. д.

*Сенсорная асимметрия* – совокупность признаков неравенства функций право- и левосторонних органов чувств. В настоящее время рассматриваются сенсорные асимметрии, соответствующие таким видам чувств как зрение, слух, обоняние, осязание, вкус. На выраженность сенсорной асимметрии может влиять возраст, профессиональная деятельность.

Наиболее изучены асимметрии зрения и слуха. Зрительная асимметрия проявляется в том, что в одном из глаз раньше включаются механизмы аккомодации, выше острота зрения, шире поле зрения, и информация, поступающая в мозг из этого глаза, является доминирующей. Все это признаки ведущего глаза. Асимметрия глаз обнаруживается у 90 % людей. При этом правый глаз доминирует примерно у 60 % популяции, левый – у 30 %. Асимметрия слуха проявляется в том, что звуки, подаваемые в одно из ушей (ведущее ухо), человек лучше различает по высоте, громкости, длительности, тембру, локализации. Для сигналов, подаваемых в ведущее ухо, выше скорость реакции. Асимметрия слуха обнаруживается более чем у 80 % популяции, при этом у 70 % людей чувствительность выше справа, а у 13 % –слева. В целом зрительная и слуховая асимметрии более выражены у праворуких людей.

*Психическая асимметрия* выражается в функциональной специализации больших полушарий головного мозга, при которой в осуществлении одних психических функций ведущим является левое полушарие, других – правое. Психическая асимметрия проявляется в реализации таких важнейших функций мозга как восприятие, внимание, память, мышление и речь. Ярким примером психической асимметрии является разная роль правого и левого больших полушарий в организации речевой деятельности (доминирует левое) и эмоций (доминирует правое), в процессах абстрактно-логического мышления и восприятия времени (доминирует левое), конкретно-образного мышления и восприятия пространства (доминирует правое).

С учетом различного вклада симметричных полушарий в осуществление вербальной, когнитивной, психосенсорной и моторной деятельности все люди подразделяются на *правшей (левополушарных)*, *левой (правополушарных)* и *амбидекстров (равнополушарных)*. Таким образом, понятия «правша» и «левша» отражают сложный комплекс функциональных асимметрий (моторных, сенсорных, психических) и поэтому являются более широкими, чем понятия «праворукость» и «леворукость», которые отражают индивидуальный профиль только моторного доминирования. Как у правшей, так и у левой большие полушария различаются между собой по ряду морфологических, функциональных и биохимических параметров, что находит отражение в особенностях их психической деятельности – речи, мышления, эмоций, художественных и музыкальных способностей и др.

Функциональная межполушарная асимметрия начинает формироваться в раннем постнатальном онтогенезе, прогрессивно нарастая у детей с годами, достигает максимального проявления в зрелом возрасте и ослабляется у пожилых людей. В постнатальном онтогенезе выделяют несколько этапов становления функциональной межполушарной асимметрии. *Первый этап* (от 2 до 7 лет) соответствует периоду интенсивного созревания мозолистого тела, как основного субстрата межполушарных взаимодействий. Среди детей в возрасте 2-4 лет правши составляют 35 %, в 5-6 лет – 75 %. *Второй этап* (от 7 до 12 лет) характеризуется формированием межполушарной асимметрии психических функций, в частности, мыслительной деятельности. В 7-8 лет у детей отмечается смешанный тип функциональной межполушарной асимметрии, когда в различных психических функциях доминируют разные полушария. В то же время постепенно намечается явное доминирование правого полушария в психической деятельности, что отражается в преобладании конкретно-образного мышления. По мере учебы и развития функций второй сигнальной системы устанавливается левополушарное доминирование в мыслительных процессах. *Третий этап* (от 12 до 16 лет) связан с расширением внутриполушарных ассоциаций, возрастанием степени функциональной специализации правого и левого больших полушарий.

В настоящее время установлено наличие функциональной и биохимической асимметрии больших полушарий мозга не только у человека, но и у млекопитающих животных (В. Л. Бианки, 1985).

### **2.1.7. Механизмы целенаправленного поведения**

Поведение – это, с одной стороны, реализация генетической видоспецифической программы, а с другой, лабильная система конкретных адаптаций организма к изменяющимся условиям (А. С. Батуев, 1991). Поведенческие акты формируются в процессе индивидуальной жизни, являются результатом обучения и представляют собой сложнейшую интеграцию приобретенных рефлексов с врожденными. На клеточном уровне поведенческий акт может быть представлен как интеграция сенсорных (детекторных), гностических и моторных нейронов. На организменном уровне поведенческий акт описывается как целенаправленная деятельность человека и животных, определяемая внутренними состояниями организма, к которым относятся потребности, мотивации и эмоции.

#### ***Потребности***

Потребности можно охарактеризовать как особые состояния организма, в том числе сдвиги его внутренней среды, возникающие время от времени, и которые человек или животное стремятся устранить через поведенческие акты. По определению П. В. Симонова (1987), *потребности* представляют собой специфическую силу живых организмов, обеспечивающую их связь с внешней средой с целью самосохранения и саморазвития; это источник активности живых существ в окружающем мире. Выделяют потребности биологические, социальные и идеальные (для человека), и саморазвития (для животных). У человека биологические потребности всегда в определенной мере опосредованы влиянием социальной среды. Актуальные потребности подразделяются на доминирующие, требующие первостепенного удовлетворения, и субдоминантные, сосуществующие или конкурирующие с доминантной потребностью.

В тех случаях, когда изменения параметров внутренней среды становятся очень сильными и не могут быть скомпенсированы автоматически механизмами саморегуляции, определенные потребности *актуализируются*, преобразуясь в другой механизм – мотивированное поведение, или мотивации.

#### ***Мотивации***

К. В. Судаков (1971) рассматривал *мотивации* как возникающие под влиянием потребностей эмоционально окрашенные состояния организма, обусловленные избирательным активирующим действием специфических подкорковых зон на кору больших полушарий и направленные на удовлетворение исходной потребности.

Нейроанатомические основы мотиваций, формирующихся в условиях с разной степенью вероятности удовлетворения потребностей, были проана-

лизированы П. В. Симоновым. Этот ученый указывал, что выбор актуальной потребности и её трансформация в мотив осуществляются с участием «мотивационной системы мозга», включающей в себя гипоталамус и миндалину. Прогнозирование вероятности удовлетворения потребности (вероятности подкрепления) осуществляется преимущественно с участием структур «информационной системы мозга», в которую входят гиппокамп и дорсолатеральные области передних отделов новой коры (рис. 17).

### Эмоции

Трансформации потребностей в мотивации сопровождается формированием определенных эмоций, модальность которых зависит от вероятности удовлетворения исходной потребности. Эмоциями называются субъективные ощущения, возникающие в ответ на внутренние и внешние стимулы и проявляющиеся в виде переживаний тех или иных чувств, настроений. Согласно «информационной» теории эмоций П. В. Симонова (1987), эмоция возникает лишь тогда, когда у организма появляется какая-либо потребность, но при этом имеется дефицит прагматической информации, необходимой для удовлетворения потребности. Прагматическая информация включает в себя руководство к действию, навыки, умение, опыт. При низкой вероятности удовлетворения потребности возникают отрицательные эмоции, а при высокой – положительные эмоции. То есть, эмоция пропорциональна значимости потребности и дефициту информации.

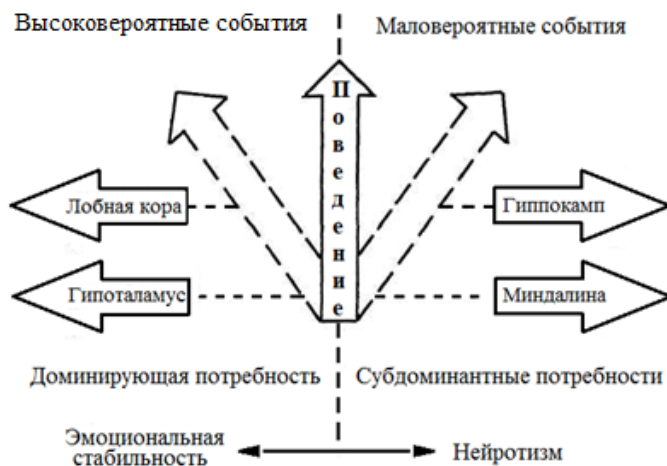


Рис. 17. Нейроанатомические основы мотиваций, сформированных на базе потребностей с высокой и низкой вероятностью достижения цели поведенческого акта (по П. В. Симонову, 1987)

Отрицательные эмоциональные ощущения в чистом виде сопровождают потребность только на ранних этапах онтогенеза и, вероятно, только при первом возникновении данной потребности. По мере многократного удовлетворения однотипных потребностей и получения положительных эмоциональных ощущений от подкрепления, живые существа запоминают эти ощущения, которые затем по опережающему принципу включаются в структуру мотивационного возбуждения. Фактически, формируется так называемый «аппетит», или предвидение субъектом положительной эмоции от удовлетворения имеющейся потребности. «Аппетит» (предвидение положительной эмоции) является мощным стимулом *целенаправленной деятельности*, поскольку вынуждает субъекта более активно, чем на основе только отрицательных эмоциональных ощущений, преодолевать препятствия для удовлетворения ведущей потребности. Следует помнить, что эмоции очень важны для организма как источник энергии и стимулятор активности. В состоянии эмоционального возбуждения сознание человека может оперировать гораздо большим, чем в покое, объемом информации, что становится возможным за счет мобилизации информационных ресурсов, хранящихся в сфере подсознания. Эмоции могут включать механизмы вероятностного, нестереотипного мышления, они облегчают поиск новых, оригинальных решений, являются основой творческого акта.

Эмоции, как самостоятельный механизм, играющий специфическую роль в организации поведения, *выполняют ряд функций*: оценочную, отражательную, подкрепляющую, регулирующую.

*Оценочная* функция заключается в том, что эмоции позволяют оценить стимул, его положительное или отрицательное значение для организма (опасность/безопасность, полезность/бесполезность).

*Отражательная* функция – в эмоциях отражается отношение субъекта к действительности, текущим или прошедшим событиям.

*Подкрепляющая* функция – эмоции могут выступать как безусловное подкрепление условного рефлекса.

*Регулирующая* функция – при возникновении эмоций организм может менять своё поведение с целью снижения или усиления данного эмоционального состояния. Здесь управление эмоциями выступает как один из механизмов воли.

Анатомическим субстратом эмоций являются структуры лимбико-ретикулярного комплекса. Значительной эмоциогенной активностью обладает миндалина. Также важную роль в регуляции эмоций играет кора больших полушарий (лобная, височная), которая обеспечивает вырази-



тельность эмоций, отвечает за эмоции высшего порядка (этические, эстетические, интеллектуальные), регулирует силу эмоций. Чем слабее корковый контроль, тем сильнее эмоция и её вегетативные компоненты.

### ***Поведенческий акт как функциональная система***

Анализируя механизмы целенаправленного поведения, академик П. К. Анохин в 1938 году разработал теорию функциональных систем. *Функциональная система* – это комплекс избирательно активированных компонентов организма, взаимодействие и взаимоотношение которых ориентировано на получение полезного результата. Функциональную систему можно также представить как совокупность центральных и периферических структур, объединённых с целью получения полезного приспособительного результата, который выступает в роли системообразующего фактора. Узловые механизмы функциональной системы, обеспечивающие достижение полезного результата в процессе поведенческого акта, представлены на рис. 18.

С позиций теории функциональных систем, любой поведенческий акт включает *несколько последовательных стадий*: 1 – афферентный синтез, 2 – принятие решения, 3 – акцептор результата действия, 4 – эфферентный синтез (программа действия), 5 – само действие, 6 – оценка достигнутого результата.

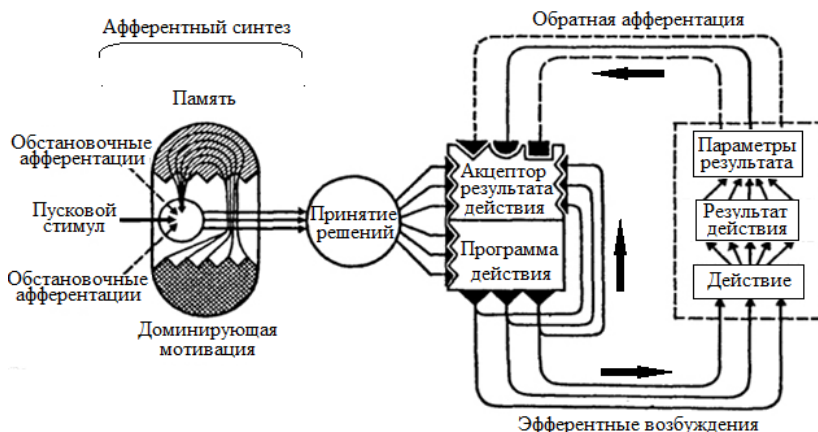


Рис. 18. Схема функциональной системы поведенческого акта

*Афферентный синтез* – это начальная стадия поведенческого акта, представляющая собой процессы анализа и синтеза различных видов

информации, поступающей из внешней и внутренней среды и необходимой для совершения адекватного поведенческого акта. В этом плане выделяют следующие виды информации: доминирующая мотивация, обстановочная афферентация, пусковая афферентация и память (видовая и индивидуальная).

*Принятие решения* – процесс выбора реакции из множества возможных реакций при организации поведенческого акта. Этот процесс предполагает формирование исполнительной команды, передачу её в моторную кору и подавление всех остальных команд, возможных в данный момент. При принятии решения важны внешние раздражители, доминирующая мотивация и прошлый индивидуальный опыт.

*Акцептор результата действия* – совокупность нервных механизмов, позволяющих прогнозировать признаки необходимого в данный момент (ожидаемого) результата, который должен быть получен в соответствии с принятым решением, и сличать их с параметрами реального результата, информация о которых приходит в акцептор, благодаря обратной афферентации. Акцептор результата действия дает единственную возможность организму исправить ошибку поведения или довести несовершенные поведенческие акты до совершенных.

*Эфферентный синтез* – стадия деятельности функциональной системы, на которой формируются центральные механизмы, обеспечивающие программу действия (программу поведения).

*Оценка достигнутого результата* – процесс, который обеспечивается благодаря обратной афферентации и заключается в сравнении реально полученного результата с ожидаемым, то есть запрограммированным в акцепторе результата действия.

### **2.1.8. Нейрологическая память**

Память является универсальным свойством живых организмов, способностью накапливать, сохранять и воспроизводить информацию. Допустимо говорить о трех разновидностях памяти, присущих живым существам: генетической, иммунологической и нейрологической. *Нейрологическая память* – это способность головного мозга хранить информацию о событиях внешнего мира и реакциях организма, а также извлекать и использовать эту информацию в сфере сознания и поведения. Память – функция целостного мозга. Особую роль в ее формировании играют структуры лимбической системы: медиальная височная кора, гиппокамп, миндалина, медиальные ядра таламуса, лобная кора. Нейрологическую память, как функцию мозга, ха-

рактизируют такие свойства, как точность, объем и скорость процессов запоминания, воспроизведения и забывания информации.

### ***Виды нейрологической памяти***

По характеру запоминаемой информации память делят на *эксплицитную* и *имплицитную*. Эксплицитная, или *декларативная* память – память на факты (места, люди, предметы, события, даты) и то, что они означают. У человека эта память является осознаваемой и, в свою очередь, разделяется на эпизодическую (персонализированную, то есть о самом себе) и семантическую (о событиях, не связанных с личностью запоминающего). Имплицитная (*недекларативная*) память – память на выученные движения, условные рефлексy, двигательные навыки; как правило, она неосознаваемая.

И. С. Беритов (1975) с учетом запоминаемой информации выделял следующие виды памяти:

*образная память* – сохранение информации о внешнем виде объекта;

*эмоциональная память* – сохранение и воспроизведение пережитого эмоционального состояния. Иначе – память чувств, *аффективная память*. Впервые это понятие выделил русский психиатр С. С. Корсаков, отмечавший, что особенно чётко аффективная память проявляется при неврозах, в основе которых лежат инертные (застойные) очаги возбуждения (травматические неврозы, патологические влечения, наркомания, алкоголизм). С. С. Корсаков дал клиническое описание нарушения памяти (в т.ч. при алкоголизме) на актуально происходящие события, сопровождающееся пространственной и временной дезориентировкой, которое получило название «Корсаковского синдрома»;

*условно-рефлекторная память* – формирование и воспроизведение условных рефлексов;

*словесно-логическая память (семантическая)* – память на слова, обозначающие те или иные события, действия, признаки предметов.

Нейрологическая память имеет определенную временную организацию. По срокам хранения информации выделяют иконическую (сенсорную), кратковременную (оперативную), промежуточную и долговременную память.

*Сенсорная (иконическая) память* удерживает образ предмета целиком в течение 500 мс, стирается в течение последующих 150 мс, ее емкость составляет 3-5 элементов. Механизм такой памяти связан с процессами последствия в периферических рецепторах и, частично, в центральных звеньях анализаторов. Сенсорная память не зависит от воли человека.

*Кратковременная память* обеспечивает частичное отображение предметов. Длительность хранения информации от 5 с до 10 мин, ем-

кость 5-7 элементов. Формируется в результате повторения (обучения) и через 10 мин после окончания обучения угасает. В процессе образования кратковременной памяти идет отбор новой информации за счет взаимодействия специфических зон коры и лимбических структур (особенно гиппокампа), и исключаются следы случайных воздействий.

*Промежуточная память* возникает через 15 мин после начала обучения, угасает через 30 мин. Может сохраняться десятки минут и даже часы.

*Долговременная память* образуется через 45 мин после начала обучения, хранится неопределённо долго, годы. Формируется на базе краткосрочной памяти путем преобразования процесса запоминания информации в её хранение. В этом процессе активно участвует такая психическая функция, как произвольное внимание. В процессе формирования долговременной памяти идет отбор значимых событий и информации. При этом важную роль играет эмоционально-мотивационный аппарат и требуется обязательное подкрепление. Анатомический субстрат этого вида памяти – гиппокамп, где энграмма фиксируется на клеточном и субклеточном уровнях.

### ***Механизмы формирования памяти***

Консолидация памятных следов и формирование энграмм различаются в случаях кратковременной и долговременной памяти.

Кратковременная (и промежуточная) память основаны на электрофизиологических и синапсомальных сдвигах в мозге. При формировании кратковременной памяти активируются глутаматергические синапсы. Деполяризация постсинаптической мембраны за счёт импульсов, поступающих извне, ведет к удалению ионов  $Mg^{2+}$ , блокирующих канал глутаматного рецептора. Благодаря последовательной активации глутаматных рецепторов AMPA и NMDA типов (за счет их взаимодействия с молекулами медиатора) происходит повышение синаптической проводимости нейрональных мембран по механизму посттетанической потенциации. Деполяризация постсинаптических мембран в глутаматергических синапсах в процессе образования кратковременной памяти поддерживается при участии аутофосфорилируемой кальмодулинзависимой протеинкиназы (CaMK-II) (рис. 19).

В основе долговременной памяти лежат другие механизмы, а именно происходят структурно-химические преобразования на клеточном и системном уровнях головного мозга. При этом меняется активность ряда нейромедиаторных систем, среди которых, как и в случае кратковременной памяти, особо важную роль играет глутаматергическая система.

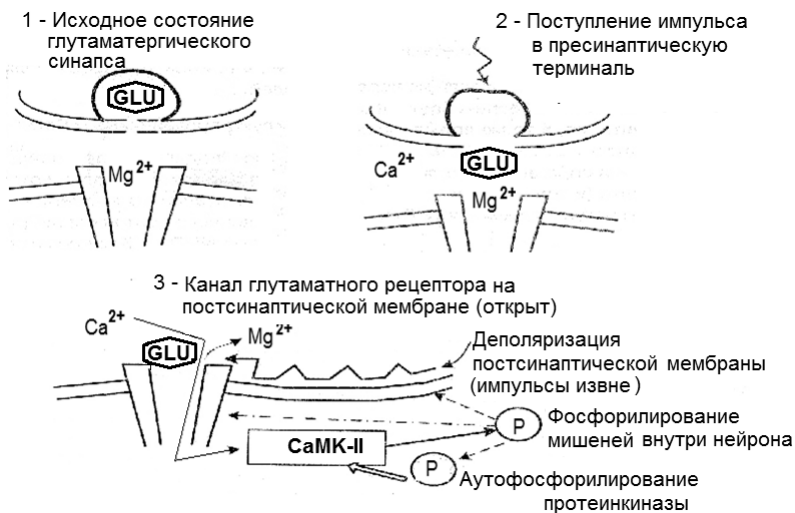


Рис. 19. Схема формирования кратковременной памяти при активации глутамат-рецептора. Пояснения в тексте

Механизм долговременной памяти заключается в преобразованиях мембран нейронов-реципиентов вследствие каскада интраклеточных и интрануклеарных биохимических процессов, изначально инициируемых кальмодулин-зависимой протеинкиназой (рис. 20). Каскад этих процессов приводит к длительному увеличению чувствительности имеющихся на постсинаптической мембране AMPA-рецепторов, а также к образованию новых рецепторных белков и повышению проводимости аксошиповых синапсов.

Помимо глутаматергических синапсов важную роль в механизмах памяти играет также активация дофамин-, адреналин-, серотонин- и холинергической нейротрансмиссии. Для обеспечения устойчивости долговременной памяти большое значение имеют также нейропептиды-спутники, оказывающие модулирующее действие на синаптическую передачу, в т. ч. за счет повышения чувствительности рецепторов к основному медиатору. К примеру, вазопрессин, энкефалины, эндорфины и кортиколиберин облегчают консолидацию памятных следов, а окситоцин является амнестическим фактором.

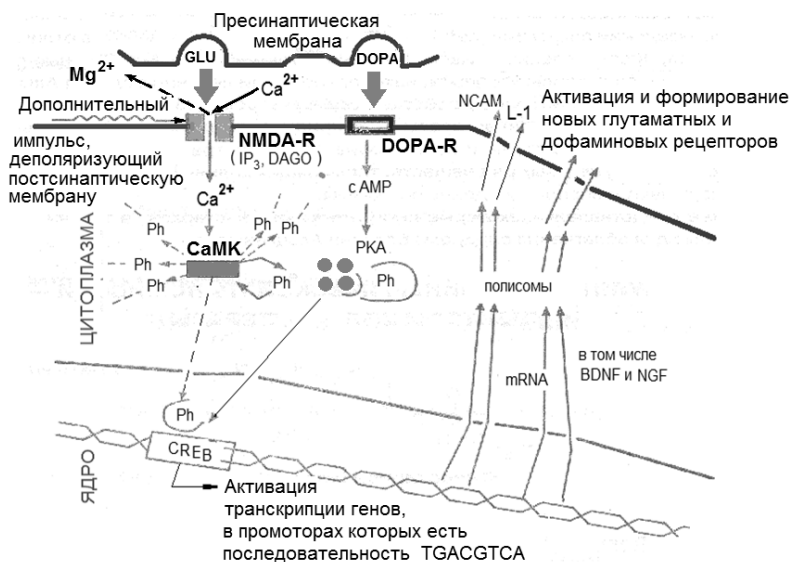


Рис. 20. Схема формирования долговременной памяти с участием NMDA-рецепторов глутамата (NMDA-R) и дофаминовых рецепторов (DOPA-R). Обозначения: GLU – глутамат; DOPA – дофамин; CaMK – кальмодулинзависимая протеинкиназа; cAMP – циклический аденозинмонофосфат; Ph – фосфор (процессы фосфорилирования белков), BDNF, NGF – нейротрофические факторы

### 2.1.9. Физиология сна

#### *Физиологическая картина сна*

Сон занимает особое место в ряду различных форм поведения человека и животных. Сон – это сложное физиологическое явление, которое, с одной стороны, является важнейшей биологической потребностью организма, а с другой, формой приобретенного поведения. По своей физиологической сути сон представляет собой жизненно необходимое, периодически наступающее функциональное состояние организма (своеобразную адаптацию), характеризующееся подавлением активности, прекращением целенаправленной и психически осознаваемой деятельности, отключением от внешних воздействий.

Во время сна наблюдается угнетение активности головного мозга (главным образом коры больших полушарий), ослабление сознания, сенсорной и моторной сфер, прекращение контакта с внешним миром,

человек становится малоподвижным, происходят изменения висцеральных функций, связанные с изменением активности симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы (уменьшение частоты сердечных сокращений, урежение дыхания, снижение диуреза, понижение температуры тела и др.). Значение сна заключается в том, что он обеспечивает условия для восстановления ресурсов организма, затраченных на активную деятельность в течение периода бодрствования и играет охранительную роль, предотвращая переутомление и истощение организма при нагрузках.

Для человека и высших животных естественным является периодический ежесуточный сон. Для взрослых людей характерен монофазный сон (1 раз в сутки), для детей – двух- или полифазный. Длительность сна зависит от многих факторов, прежде всего от возраста и состояния коры головного мозга. Общая продолжительность сна составляет у взрослых людей 7-8 ч (ночной сон), у новорожденных детей 21 ч, в интервале от 1 года до 10 лет уменьшается от 14 до 10 ч, с 12 лет приближается к взрослым значениям. У пожилых людей происходит сокращение периода сна. Потребность во сне у детей, подростков и взрослых в значительной мере зависит от сложившегося цикла «сон – бодрствование», средовых воздействий, функционального состояния (утомление, заболевания, психические потрясения, смена времен года, смена часовых поясов и т.д.). В этих случаях могут возникать расстройства сна (*бессонница, гиперсомния, извращение суточного ритма сна и бодрствования*).

### ***Фазовая структура сна***

Ночной сон человека имеет фазовую структуру. Выделяют две фазы сна: 1 фаза – медленный сон (ортодоксальный), продолжающийся около полутора часов; 2 фаза – быстрый сон (парадоксальный), длительность которого составляет 15-20 мин. В течение ночи медленный и быстрый сон сменяют друг друга несколько раз. Методом электроэнцефалографии выявлено, что фазы сна подразделяются на стадии (Лумис, 1937; Азеринский, 1953). Электроэнцефалографическая картина фаз сна представлена на рис. 21.

## БОДРСТВОВАНИЕ

## СОН

### Медленный сон

Стадия А

Преобладает альфа-ритм

Стадия В

Стадия С

Появление тета-волн

Доминирование тета-волн

Сонные веретёна

К-комплекс

Стадия D

Появление дельта-волн, сонных веретен и К-комплексов

Стадия E

Доминирование дельта-волн

### Быстрый сон

Стадия Р

Парадоксальный (БД) сон

Рис. 21. Электроэнцефалографическая картина фаз сна

Медленный сон:

*стадия А* – дремота. На ЭЭГ доминируют альфа-волны, их амплитуда постепенно снижается;

*стадия В* – засыпание. На ЭЭГ появляются редкие тета-волны и сонные веретена (сигма-ритм, 10-20 мкВ, 14 Гц);

*стадия С* – поверхностный сон. На ЭЭГ доминирует тета-ритм, появляются отдельные дельта-волны. Типичен сторожевой ритм (двухфазная высокоамплитудная волна с переходом в сигма-ритм);

*стадия D* – сон средней глубины. Характеризуется регулярным дельта-ритмом, сонными веретенами и К-комплексами, периодически перемежающимися с другими ритмами;

*стадия E* – глубокий сон. На ЭЭГ доминирует чёткий дельта-ритм.



Быстрый сон:

*стадия P* – парадоксальный сон, для которого типично появление на ЭЭГ бета-ритма с редкими альфа-пиками.

Характерным признаком фазы парадоксального сна являются быстрые движения глаз (БДГ), поэтому она иначе называется «стадия БДГ». В течение этой стадии также наблюдаются двигательные реакции, нерегулярное дыхание, усиление вегетативных процессов. Быстрый сон сопровождается сновидениями. *Сновидения* (лат. *somnia*) – образные, зачастую эмоционально окрашенные представления, возникающие у человека (возможно, и у животных) во время сна и субъективно воспринимаемые как реальность.

В фазу медленного сна скелетная мускулатура расслабляется, урежаются дыхание и сердцебиения. У некоторых людей во время глубокого сна наблюдается сомнамбулизм. *Сомнамбулизм* (лат. *somnus* – сон; *ambulo, ambulare* – бродить) – снохождение, характеризующееся сохранением координации движений, правильным функционированием сенсорных систем в сочетании с полной амнезией на весь период снохождения.

### **Теории сна**

Существенные изменения в организме во время сна всегда интересовали людей и служили поводом для исследований его причин и механизмов. Были разработаны различные теории сна, которые можно объединить в 2 группы – гуморальные и нервные.

**Гуморальные (химические) теории** изначально связывали наступление сна с накоплением в мозге метаболитов во время бодрствования. К примеру, в качестве веществ, вызывающих сон, называли угольную и молочную кислоты, холестерин. В начале XX века французские ученые Р. Лежандр и А. Пьерон выдвинули *теорию гипнотоксинов*. Подвергая собак длительному утомлению и лишая их сна, они извлекали у них спинно-мозговую жидкость и вводили ее в желудочки мозга нормальным собакам. В итоге у собак наступало сонное состояние, вызванное, по мнению экспериментаторов, гипнотоксинами, образовавшимися в мозге переутомленных животных. Современные гипотезы гуморального толка связывают развитие сна с наличием специальных белковых регуляторов (*теория пептида дельта-сна*). Эта точка зрения подтверждена определенными фактами. Например, введение бодрствующим кошкам и собакам экстракта мозга животных, находившихся в зимней спячке, вызывало у реципиентов глубокий сон. В 1965 году французский ученый Монье провел эксперимент с перекрестным кровообращением двух кроликов: если раздражать определенные структуры головного

мозга у одного животного, то у обоих наступает сон. Был сделано предположение, что при стимуляции в мозге первого кролика усиливается образование гипногенных веществ, которые с током крови достигают мозга второго животного. В роли этих веществ могут выступать ацетилохолин, ГАМК, серотонин.

**Нервные теории** объясняют возникновение сна изменением уровня возбуждения определенных структур головного мозга (гипоталамуса, ретикулярной формации, коры больших полушарий). *Теория гипоталамических центров сна* – экспериментально обоснована в 1933 году швейцарским физиологом В. Гессом, наблюдавшим наступление сна при электрическом раздражении передних отделов гипоталамуса у животных. *Корковая теория сна* – теория условного торможения, предложенная И. П. Павловым в 20-30-х г.г. XX века, объясняет наступление сна развитием тормозного процесса в коре больших полушарий. По Павлову, сон – это внутреннее (условнорефлекторное) торможение различной интенсивности и экстенсивности, а в развитии сна большую роль играют его режим, место и другие условные сигналы. *Теория неспецифических регуляторов сна* – основана на работах Мэгуна и Рэнсона (40-е г.г. XX века). Сторонники этой теории решающую роль в регуляции цикла «сон – бодрствование» отводили восходящим активирующим влияниям ретикулярной формации на кору больших полушарий, связывали наступление сна со снижением возбуждения в мозговой коре в силу ограничения указанных влияний. *Теория моноаминергической регуляции сна* – один из её сторонников, французский ученый М. Жуве (1967), считает, что в мозге имеются две системы, управляющие циклом «сон – бодрствование». Первая система – *сомногенная (гипногенная)*. Она представлена серотонинергической медиаторной системой ядер шва продолговатого мозга и отвечает за наступление глубокого сна. Вторая система – *бодрствующая (возбуждающая)*, образована катехоламинергическими нейронами голубого пятна, мезенцефалической части ретикулярной формации и неспецифических ядер таламуса. Она отвечает за наступление быстрого сна и периода бодрствования.

Таким образом, сон имеет сложную нейрогуморальную природу, а структуры, управляющие сном, имеют корково-подкорковую локализацию.

### **Гипноз**

Наряду с естественным существует сон искусственный, разновидностями которого являются сон наркотический и гипнотический (гипноз). *Гипноз* – это сноподобное состояние человека, вызываемое внушением и

характеризующееся неполным выключением сознания и сохранением канала речевой связи гипнотика и гипнотизёра.

Физиологические механизмы гипноза одним из первых проанализировал академик И. П. Павлов. Он полагал, что гипноз – это такая форма торможения коры больших полушарий, при котором в ней остается один возбужденный участок, так называемый «сторожевой пункт». Он локализован в области центральной станции слухового анализатора, и через этот канал гипнотизёр осуществляет свое воздействие. То есть, при гипнозе наблюдается неполное отключение сознания, сохраняется восприятие речи и происходит фокусировка сознания на содержании словесного внушения. В 80-х г.г. XX века академик П. В. Симонов, исследуя физиологическое содержание гипноза, предложил рассматривать его как определенную форму бодрствования. Основаниями для такого подхода служат следующие факты. Во-первых, ЭЭГ гипнотика не отличается от ЭЭГ бодрствующего человека. Во-вторых, гипнотическое внушение подчиняется закономерностям условно-рефлекторной деятельности, что было бы невозможно при торможении коры.

Особый интерес представляет гипноз в психологическом плане, поскольку в процессе внушения происходит вторжение через сферу сознания гипнотика в сферу его подсознания (сферу бессознательного). Бессознательная деятельность – это актуально неосознаваемая психическая деятельность, оказывающая определенное влияние на поведение человека. Вторгаясь в бессознательное пространство человека, ему можно внушить все, что угодно. С этих позиций, гипноз – это своеобразная моральная капитуляция личности человека, который под влиянием внушения не способен критически относиться к действительности. Однако изменить личность гипнозом невозможно, после выхода из него человек становится прежним. Степень гипноза зависит от гипнабельности человека, т. е. его подверженности гипнотическому внушению. Гипнабельность определяется функциональным состоянием организма человека, в том числе степенью утомления, уровнем здоровья, возрастом, уровнем образования и интеллекта, установкой (желание, скептицизм).

## 2.2. Методы исследования

### 2.2.1. Метод условных рефлексов

#### Работа 1. Выработка условного мигательного рефлекса у человека

**Цель работы.** Изучить механизмы замыкания временной связи и освоить методику выработки условных рефлексов у человека.

**Объект исследования:** студенты.

**Оборудование и материалы:** метроном; оправка очков с укрепленной на ней системой мягких пластиковых или резиновых трубок, соединенных с резиновым баллончиком (для подачи воздушной струи на роговицу глаза); вата; спирт для обработки оправы.

#### *Ход работы*

Исследование мигательных рефлексов включает визуальную регистрацию движения век. Следует знать, что мышцы век сокращаются под влиянием разнообразных раздражителей, в т. ч. механических, световых, электрокожных и др. В лабораторной практике в качестве стимулов, вызывающих *безусловный мигательный рефлекс* обычно применяют механическое раздражение лица (легкий удар неврологическим молоточком по участку щеки, расположенному на 1,25 см ниже глаза), электрокожное раздражение (слабый индукционный удар, наносимый ниже глазной впадины), световое раздражение (яркая вспышка света). В данной работе в качестве *безусловного раздражителя* рекомендуется использовать струю воздуха, направляемую на роговицу и конъюнктиву глаза с помощью резинового баллончика по системе трубок, укрепленных на оправе очков.

Для выработки *условного мигательного рефлекса* необходимо наличие не только безусловного, но и условного стимула (сигнала). В качестве условного сигнала лучше использовать раздражения, которые медленно и плавно нарастают или развиваются в течение более или менее продолжительного отрезка времени (например, стук метронома, звучание камертона и т.п.). В данной работе в качестве *условного раздражителя* рекомендуется использовать стук метронома. Условные мигательные рефлексы образуются очень быстро, после 2–10 сочетаний звука метронома (условный сигнал) и струи воздуха (подкрепление), подаваемой на роговицу глаза.

Испытуемый во время исследования должен находиться в положении сидя, в условиях равномерного освещения. Перед началом выработки условного мигательного рефлекса испытуемому надевают оправку очков

с приспособлением для подачи воздушной струи на глаз и предоставляют время для адаптации к условиям опыта.

Сначала определяют исходную частоту естественных мигательных движений. Затем проводят предварительное исследование действия безусловного и условного раздражителей с целью подбора их оптимальных параметров (силы воздушной струи и частоты ударов метронома).

После этого приступают к выработке условного мигательного рефлекса. В течение строго определенного времени (например, 5 с) изолированно действуют условным раздражителем (звук ударов метронома), а затем к метроному присоединяют действие безусловного раздражителя (подают воздушную струю). При этом наблюдается рефлекторный ответ в виде мигания. Для формирования условного рефлекса (временной связи) необходимо несколько повторений сочетания ударов метронома и воздушной струи. Интервал между сочетаниями должен быть постоянным (например, каждые 10 или 15 с по выбору экспериментатора).

Для проверки выработки условного рефлекса периодически действие условного сигнала не подкрепляют. Проверку можно начинать с третьей подачи сигнала. Если при этом в ответ на изолированное действие метронома условный мигательный рефлекс не наблюдается, то сочетание условного раздражителя и подкрепления повторяют еще несколько раз. Отмечают количество повторов, через которое вырабатывается прочный условный рефлекс. Результаты наблюдений заносят в табл. 5.

Таблица 5

Результаты работы «Выработка условного мигательного рефлекса у человека»

№ сочетаний, п/п	Действие условного сигнала	Наличие подкрепления	Наличие условного рефлекса
1	+	+	
2	+	+	
3	+	–	Проверка выработки условного рефлекса
4	+	+	
		Продолжать сочетания, если рефлекс не проявился	
5.	+	+	Проверка выработки условного рефлекса
6	+	+	
		Продолжать сочетания до выработки прочного рефлекса	

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Оформите таблицу с результатами опыта.
2. Нарисуйте схему дуги условного мигательного рефлекса.
3. Проанализируйте различия во времени образования условных рефлексов у нескольких испытуемых.
4. Сформулируйте выводы.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Понятие о высшей нервной деятельности. Сравнительная характеристика безусловных и условных рефлексов.
2. Инстинктивное поведение животных.
3. Учение И. П. Павлова об условных рефлексах. Правила выработки условных рефлексов.
4. Классификации условных рефлексов (по способу получения безусловного подкрепления; по соотношению действия условного и безусловного раздражителей во времени; по количеству условных раздражителей).
5. Развитие представлений о механизмах замыкания временной связи (работы И. П. Павлова, Э. А. Асратяна, П. К. Анохина).
6. Торможение условных рефлексов. Безусловное (внешнее) и условное (внутреннее) торможение.
7. Виды внешнего торможения (отрицательная индукция, запредельное торможение).
8. Виды внутреннего торможения (угасательное, запаздывающее, дифференцировочное, условный тормоз).

## ***2.2.2. Анализ типологических особенностей высшей нервной деятельности***

### **Работа 1. Определение силы нервных процессов методом теппинг-теста по Е. П. Ильину**

***Цель работы.*** Изучить свойства нервных процессов, лежащих в основе типологических особенностей высшей нервной деятельности. Ознакомиться с методиками определения типов высшей нервной деятельности у человека.

***Объект исследования:*** студенты.

**Оборудование и материалы:** секундомер; бланки с 6-ю нарисованными прямоугольниками со сторонами 25 и 50 мм, плотно прилегающими друг к другу или клавишное счётное устройство (например, компьютер со специальной программой); карандаши.

### **Ход работы**

Для проведения исследования испытуемый получает готовый бланк (рис. 22) или рисует 6 прямоугольников указанного размера в своей тетради.

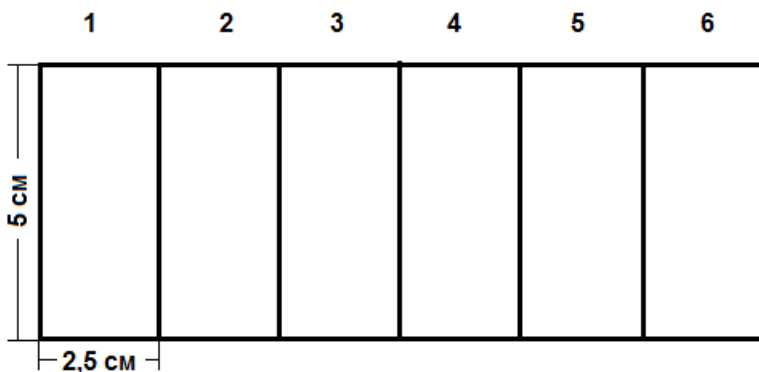


Рис. 22. Бланк для проведения теппинг-теста

По команде экспериментатора испытуемый, совершая быстрые движения кистью правой руки, должен в течение 30 с *последовательно* заполнять с помощью карандаша точками прямоугольники (с 1-го по 6-й) на бланке или нажимать на клавиши счётного устройства указательным пальцем. В качестве такого устройства можно также использовать компьютер. Темп, с которым совершаются движения кисти руки, должен быть максимальным.

Переход от одного прямоугольника к другому (или от одной серии счёта к следующей) осуществляется по команде экспериментатора через каждые 5 с без перерыва в работе, то есть на заполнение каждого прямоугольника отводится по 5 с. По завершении 30-секундной работы дается команда «Стоп!».

При анализе результатов исследования подсчитывают количество точек (движений) в каждом 5-секундном интервале и строят кривую зависимости количества точек (а следовательно, быстроты движений) от

времени работы. Для этого на оси ординат откладывают количество точек в каждом из последовательно заполненных прямоугольников (1 – 6), а по оси абсцисс – время работы (5, 10, 15, 20 и 30 с).

По форме полученной кривой делают заключение о силе нервной системы.

При объяснении результатов тестирования используют ниже приведённые **стандартные трактовки формы кривой динамики быстроты движений**:

– лицам с *сильной нервной системой* свойственна *выпуклая кривая*, в которой максимальное количество движений приходится на второй (10 с) и третий (15 с) временные интервалы работы;

– у представителей *со средней силой нервной системы* изучаемая зависимость представлена *ровной* линией с 1–2 %-ным отклонением от выбранного темпа, когда количества движений в первый и последний интервалы примерно равны между собой;

– в случае неустойчивой по силе *средне-слабой нервной системы* график обычно имеет *Г-образную* или *W-образную* форму, а также может быть представлен *вогнутой* кривой;

– испытуемым *со слабой нервной системой* свойственна *нисходящая* кривая работоспособности с закономерным уменьшением скорости движений, особенно от 10-й секунды к 30-й.

### **Рекомендации к оформлению работы:**

1. Вклейте бланк с заполненными квадратами в протокол опыта.
2. Постройте и проанализируйте график зависимости скорости движений (количества точек) от продолжительности работы.
3. Сделайте выводы о силе нервных процессов испытуемого.

## **Работа 2. Определение силы нервных процессов у человека методом простой хронорефлексометрии**

**Цель работы.** Ознакомиться с методикой хронорефлексометрии и определить силу нервных процессов у человека по латентным периодам простой сенсомоторной реакции.

**Объект исследования:** студенты.

**Оборудование и материалы:** динамохронорефлексометр (или электромеханический хронорефлексометр).



### ***Ход работы***

Исследование ведут студенты. Один студент является экспериментатором, а второй – испытуемым.

Рекомендуется определить латентные периоды простых сенсомоторных реакций на 2 звуковых раздражителя разной частоты (низкий и высокий тоны) и 2 зрительных стимула разного цвета (красный и зеленый свет).

Сила нервных процессов оценивается по латентным периодам простых сенсомоторных реакций на слабые и сильные зрительные или слуховые стимулы. Значения латентных периодов заносятся в табл. 6.

*Таблица 6*

Латентные периоды (ЛП) простой сенсомоторной реакции (СМР) у студентов на звук и свет разной интенсивности

Номер измерения, п/п	ЛП простой СМР на звук 1-го тона, мс	ЛП простой СМР на звук 2-го тона, мс	ЛП простой СМР на красный свет, мс	ЛП простой СМР на зеленый свет, мс
1				
2				
...				
20				
Среднее значение ЛП				

Перед работой испытуемому дается инструкция: по команде «Приготовиться!» нажимать указательным пальцем ведущей руки кнопку на выносной панели прибора и отжимать её только при появлении сигнала, модальность и качество которого обусловлены заданием (например, звук 1-го тона).

Затем экспериментатор с помощью тумблера, расположенного на передней панели хронорефлексометра, включает соответствующий сигнал. В момент подачи раздражителя автоматически запускается времяизмерительное устройство хронорефлексометра.

В тот момент, когда испытуемый ощутит воздействие раздражителя, он должен убрать палец с кнопки, на которую ранее нажимал. При отпуске кнопки электронное счетное устройство автоматически останавливается, а показанное им время (*мс*) и является латентным периодом данной сенсомоторной реакции.

Делают 20 измерений латентных периодов сенсомоторной реакции на первый раздражитель, показатели счетчика времени заносят в таблицу, вычисляют среднее время. Затем определяют латентные периоды сенсомоторной реакции на раздражение другой интенсивности (звук 2-го тона), при этом также делают 20 измерений.

Аналогичным образом измеряют латентные периоды простой сенсомоторной реакции на красный, а затем зеленый свет.

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Оформите таблицу 6 с результатами опыта.
2. Проведите сравнение времени простых сенсомоторных реакций на звук разной интенсивности и свет разного цвета.
3. Сделайте заключение о силе нервных процессов испытуемого.

## **Работа 3. Анализ подвижности нервных процессов у человека методом сложной хронорефлексометрии**

***Цель работы.*** Определить подвижность нервных процессов у человека путем сравнения латентных периодов простой и сложной (дифференцированной) сенсомоторных реакций.

***Оборудование и материалы:*** динамохронорефлексометр (или электромеханический хронорефлексометр).

### ***Ход работы***

Обследуется тот же студент, что и в предыдущей работе, однако в данном случае перед испытуемым ставится задача дифференцировки сенсорных сигналов в ходе сложной сенсомоторной реакции.

Подвижность нервных процессов оценивается по разнице латентных периодов простых и сложных зрительно-моторных и аудио-моторных реакций, значения которых заносятся в табл. 7.

При измерении латентных периодов сложной зрительно-моторной реакции испытуемому дается инструкция: будут подаваться в разной последовательности два раздражителя (например, красный и зеленый цвета), но

отжимать кнопку нужно только при появлении одного раздражителя по выбору экспериментатора (например, только красного цвета).

В случае исследования каждой сложной сенсомоторной реакции снимают по 20 показаний и находят среднее значение латентных периодов. Одновременно экспериментатор фиксирует количество ошибок, допущенных испытуемым при дифференцировке сенсорных сигналов.

*Таблица 7*

Латентные периоды (ЛП) простой и сложной сенсомоторных реакций (СМР) у студентов

Номер измерения, п/п	ЛП простой СМР на свет, мс	ЛП сложной СМР на свет, мс	Время различения, мс	ЛП простой СМР на звук, мс	ЛП сложной СМР на звук, мс	Время различения, мс
1						
2						
...						
19						
20						
Среднее значение ЛП						

***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Оформите таблицу 7 с результатами опыта.
2. Проведите сравнение времени сложной и простой сенсомоторных реакций на звук разной тональности и свет разного цвета.
3. Отметьте наличие ошибок в процессе дифференцировки, подсчитайте их количество.
4. Сформулируйте выводы о подвижности нервных процессов испытуемого.

### **Вопросы для теоретической подготовки к занятию:**

1. Понятие о типе высшей нервной деятельности. Свойства нервных процессов, обуславливающие типы высшей нервной деятельности.
2. Классификация типов высшей нервной деятельности по И. П. Павлову.
3. Классификации типов высшей нервной деятельности по Н. И. Краснорскому, А. Г. Иванову-Смоленскому.
4. Анализ типологических особенностей поведения человека по Г. Айзенку.
5. Нарушения высшей нервной деятельности. Экспериментальные неврозы.
6. Анализ и синтез в коре головного мозга. Условно-рефлекторное переключение.
7. Динамический стереотип. Особенности двигательного стереотипа.

### **2.2.3. Исследование функциональной межполушарной асимметрии**

#### **Работа 1. Определение индивидуального профиля моторной асимметрии у человека**

**Цель работы.** Выявить особенности функциональной межполушарной асимметрии у человека на основе анализа индивидуального моторного профиля.

**Объект исследования:** студенты.

**Оборудование и материалы:** карандаши; листы бумаги (формат А4); бумажная мишень размером 20×20 см; линейка или измерительная рулетка; ручной динамометр; механический будильник или механические наручные часы с пружинным механизмом заводки.

#### **Ход работы**

В исследовании могут участвовать несколько человек. Испытуемых сажают за стол и предлагают им выполнить ряд тестовых заданий. По окончании каждого задания экспериментатор должен отмечать в протоколе ведущую руку или ногу испытуемых.

Проводят тестирование по Н. Н. Брагиной и Т. А. Доброхотовой (1984).

**Тест 1.** Переплетение пальцев рук. У правой сверху ложится палец правой руки, у левой – левый.

*Тест 2.* Скрещивание рук («поза Наполеона»). У правой правой кисть первой ложится на левое предплечье и оказывается на нём сверху, тогда как левая кисть оказывается под правым предплечьем. У левой обычно происходит всё наоборот.

*Тест 3.* Аплодирование. При аплодировании у правой более активной оказывается правая рука. Она совершает ударные движения о левую руку, тогда как у левой более активна левая рука.

*Тест 4.* Заводка часов. Ведущая рука производит заводку, неведущая – фиксирует положение часов.

*Тест 5.* Проба на одновременные действия обеих рук, например одновременное рисование правой и левой руками квадратов или кругов без контроля зрения (с закрытыми глазами). В результатах учитывают качество линий, полноту изображения. Фигуры, нарисованные ведущей рукой, обычно выглядят более правильными.

*Тест 6.* Проба на точность попадания. На расстоянии вытянутой руки от испытуемого располагают бумажную мишень размером 20×20 см. Испытуемый должен наносить в центр мишени карандашом по 10 точек сначала правой, а потом левой руками. За ведущую принимается рука, отклонения которой от центра не превышают 10 см. Отклонения неведущей руки обычно составляют более 10 см.

*Тест 7.* Динамометрия. С помощью динамометра по три раза измеряют силу правой и левой рук. Затем вычисляют среднее значение мышечной силы для каждой руки. Разница, не превышающая 2 кг, расценивается как показатель равенства рук. Ведущей считается рука, превосходящая по силе другую более чем на 2 кг.

*Тест 8.* Сравнение величины ногтевого ложа большого пальца на правой и левой руках. Как правило, ногтевое ложе больше на ведущей руке. Отсутствие разницы позволяет предположить «скрытое левшество».

*Тест 9.* Закидывание ноги на ногу. Считается, что сверху ложится функционально преобладающая нога.

*Тест 10.* Измерение длины шага. Испытуемого просят сделать несколько шагов по комнате. Шаги ведущей ноги оказываются более длинными.

*Тест 11.* Определение отклонения от заданного направления движения. В случае двигательной асимметрии ног человек при ходьбе отклоняется в сторону, противоположную ведущей ноге. Например, лица с преобладанием левой ноги при ходьбе отклоняются вправо за счет более длинного шага левой ноги.

По окончании тестирования проводят оценку индивидуального профиля моторной асимметрии, для чего подсчитывают в абсолютных еди-

ницах и выражают в процентах число случаев преобладания или равенства участия правой и левой рук и ног.

Кроме того, с использованием следующей формулы рассчитывают коэффициент праворукости ( $K_{np}$ ):

$$K_{np} = [(E_n - E_l) / (E_n + E_l + E_o)] \times 100,$$

где  $K_{np}$  – коэффициент моторной асимметрии,  $E_n$  – число тестов, в которых преобладают правые рука и нога,  $E_l$  – число тестов, в которых преобладают левые рука и нога,  $E_o$  – число тестов, в которых не было преобладания какой-либо руки или ноги.

У правшей величина  $K_{np}$  является положительной и может доходить до 100, тогда как у левшей она всегда отрицательная. Как признак праворукости (левополушарности) расцениваются значения  $K_{np}$  выше +15, за леворукость (правополушарность) принимаются значения  $K_{np}$  ниже –15. Значения  $K_{np}$  от +15 до –15 свидетельствуют о моторной симметрии рук (амбидекстрии) и, таким образом, о равнополушарности.

#### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Оформите протокол опыта.
2. Рассчитайте коэффициент праворукости.
3. Сформулируйте выводы об индивидуальном профиле моторной асимметрии и типе полушарного доминирования у испытуемого.

#### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Развитие представлений о функциональной межполушарной асимметрии.
2. Функциональная специализация правого и левого больших полушарий. Понятие об индивидуальных профилях моторной и сенсорной асимметрий.
3. Формирование функциональной межполушарной асимметрии в процессе индивидуального развития человека.
4. Понятие о первой и второй сигнальных системах. Речь как функция коры больших полушарий. Роль левого полушария в формировании речи.
5. Понятие о моторной и сенсорной афазиях. Вторичные речевые расстройства.
6. Этапы формирования речи у детей.
7. Мышление, как функция мозга. Виды мышления.
8. Сознание как специфическая функция человеческого мозга.

## **2.2.4. Изучение мотивационного поведения. Структура поведенческого акта**

### **Работа 1. Наблюдение питьевого поведения у животных**

**Цель работы.** Проанализировать особенности формирования мотивации жажды у лабораторных крыс при повышении осмотического давления тканевой жидкости.

**Объект исследования:** 2 крысы, которые перед экспериментом содержались в обычных условиях с неограниченным доступом к воде и пище.

**Оборудование и материалы:** градуированные поильники для мелких животных с водой; шприц; 2 % раствор NaCl; физиологический раствор для теплокровных (0,9 % раствор NaCl); 2 просторные чистые клетки для крыс.

#### **Ход работы**

Помещают крыс в индивидуальные клетки с зафиксированными в них поильниками. В поильники наливают строго определенное количество воды. В течение 10–15 *мин* наблюдают за питьевым поведением интактных животных (контроль). Отмечают количество подходов крыс к поильникам и объём выпитой воды.

Затем одной из крыс (экспериментальное животное № 1) внутрибрюшинно вводят 3 *мл* 2 %-го раствора хлорида натрия. Для этого один студент берет крысу в руку, переворачивает животом вверх, а второй рукой оттягивает заднюю лапу. Другой студент формирует двумя пальцами левой руки складку кожи у основания оттянутой лапы, захватывая в эту складку брюшную стенку. В основание складки под углом 30 градусов вводят иглу шприца, максимально прижимая ее к боковой стенке живота, и осторожно инъецируют раствор.

Второй крысе (экспериментальное животное № 2) аналогичным образом инъецируют 3 *мл* изотонического (физиологического) раствора хлорида натрия.

После инъекций животных отпускают обратно в клетки, засекают время и продолжают наблюдение за питьевым поведением обеих крыс в течение ещё 30 *мин* (фиксируют количество подходов к поильникам и объём выпитой воды).

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Сравните питьевое поведение животных в контроле и эксперименте, отметьте количество подходов каждого животного к поилке и объёмы выпитой воды до и после внутрибрюшинного введения растворов хлорида натрия разной концентрации.
2. Сделайте выводы о влиянии физико-химических параметров внутренней среды на формирование целенаправленного поведения.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Понятие о потребностях. Структура потребностей (П. В. Симонов).
2. Мотивации. Нейрофизиологическое обеспечение мотиваций. Мотивационные зоны мозга.
3. Доминанта как принцип координации рефлекторной деятельности и вектор поведения (А. А. Ухтомский). Доминирующая мотивация (П. В. Симонов, К. В. Судаков).
4. Эмоции как форма высшей нервной деятельности. Значение эмоций и их функции.
5. Нейроанатомия и физиология эмоций. Теории эмоций. Роль лимбической системы в организации эмоций.
6. Теория функциональных систем П. К. Анохина. Структура поведенческого акта по П. К. Анохину.

## ***2.2.5. Исследование нейрологической памяти***

### **Работа 1. Определение объема кратковременной зрительной памяти на числа**

***Цель работы.*** Изучить условия формирования и особенности кратковременной зрительной памяти у человека.

***Объект исследования:*** студенты.

***Оборудование и материалы:*** секундомер; карточки с наборами 25 и/или 10 чисел для запоминания в процессе тестирования зрительной памяти (вариант набора из 25 пунктов должен включать как однозначные, так и двузначные числа; набор из 10 пунктов должен содержать только двузначные числа). Образцы карточек представлены на рис. 23.



<b>32</b>	<b>16</b>	<b>25</b>	<b>53</b>	<b>75</b>
<b>21</b>	<b>19</b>	<b>51</b>	<b>11</b>	<b>43</b>

<b>9</b>	<b>4</b>	<b>17</b>	<b>19</b>	<b>24</b>
<b>6</b>	<b>8</b>	<b>11</b>	<b>22</b>	<b>14</b>
<b>12</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>3</b>	<b>26</b>
<b>2</b>	<b>20</b>	<b>5</b>	<b>23</b>	<b>13</b>
<b>16</b>	<b>21</b>	<b>8</b>	<b>11</b>	<b>7</b>

Рис. 23. Бланки для проведения пробы «Память на числа»  
(верхний – 10 чисел, нижний – 25 чисел)

### ***Ход работы***

Проба «Память на числа» позволяет оценить способность к непосредственному запоминанию зрительной информации. В эксперименте могут одновременно участвовать несколько человек.

Экспериментатор раскладывает на столе перед испытуемыми карточки с числами так, чтобы их содержание не было видно. Затем по команде экспериментатора испытуемые открывают (переворачивают) карточки и внимательно в течение 30 с или 1 мин рассматривают указанные на них цифры. Для работы с набором в 10 чисел отводится 30 с, а для запоминания 25 чисел – 1 мин.

Затем по команде экспериментатора «Стоп» испытуемые переворачивают карточки и письменно воспроизводят цифры по памяти *в том же порядке*. В случае запоминания 10 чисел на их воспроизведение испытуемому даётся 1 мин. Если при тестировании памяти используется бланк на 25 чисел, то для их письменного воспроизведения предоставляется большее время. После завершения всей процедуры тестирования проводят оценку кратковременной зрительной памяти на числа. Для этого подсчитывают количество правильно воспроизведенных чисел, а затем рассчитывают объём памяти по:

$$V_{\text{кпч}} = (n / N) \times 100 \%, \text{ где}$$

$V$  кпч (в %) – объём кратковременной памяти на числа,  $n$  – количество правильно воспроизведенных чисел,  $N$  – общее количество чисел на карточке.

Шкала оценки объёма кратковременной памяти на числа:

- |               |                    |
|---------------|--------------------|
| менее 50 %    | – малый $V$ кпч;   |
| равен 50-60 % | – средний $V$ кпч; |
| более 70 %    | – большой $V$ кпч. |

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Занесите результаты в протокол опыта.
2. Сделайте выводы.

## **Работа 2. Определение объема кратковременной памяти на слова при вербальной подаче информации**

***Цель работы.*** Изучить условия формирования и особенности слуховой кратковременной памяти у человека.

***Объект исследования:*** студенты.

***Оборудование и материалы:*** бланки с наборами 25 или 10 слов для запоминания в процессе тестирования слуховой памяти.

### ***Ход работы***

В эксперименте могут одновременно участвовать несколько человек. Испытуемым сообщают, что слова для запоминания им будет называть экспериментатор. Испытуемые должны внимательно прослушать слова, произносимые экспериментатором ровным голосом нормальной громкости, а затем письменно воспроизвести те слова, которые остались в памяти. Слова, используемые для тестирования, не должны быть связаны между собой по смыслу.

Примерный вариант набора 25 слов для проведения теста: *блюдо, загадка, груша, снег, брус, адажио, мерзкий, кастрюля, мелодия, время, резерв, грубость, плоскость, пляж, боль, пандус, зависть, крыша, тайна, ритм, страх, фасон, блёклый, бесконечный, хлеб.*

По окончании зачитывания слов экспериментатор даёт команду испытуемым письменно воспроизвести слова в тетради. В случае запоминания 10 слов на их воспроизведение испытуемому даётся 1 мин, в случае 25 слов для их письменного воспроизведения предоставляется большее время. После завершения процедуры тестирования проводят оценку кратковременной слуховой памяти на слова. Для этого подсчитывают

количество правильно воспроизведенных слов, а затем рассчитывают объём памяти по формуле:

$$V_{\text{кпс}} = (n / N) \times 100 \%, \text{ где}$$

$V_{\text{кпс}}$  ( $v \%$ ) – объём кратковременной памяти на слова,  $n$  – количество правильно воспроизведенных слов,  $N$  – общее количество прослушанных слов.

Шкала оценки объёма кратковременной памяти на слова:

- |              |                              |
|--------------|------------------------------|
| менее 50%    | – малый $V_{\text{кпс}}$ ;   |
| равен 50-60% | – средний $V_{\text{кпс}}$ ; |
| более 70%    | – большой $V_{\text{кпс}}$ . |

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Занесите результаты в протокол опыта.
2. Отметьте различия в объёмах кратковременной зрительной и слуховой памяти.
3. Сделайте выводы.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Память как функция нервной системы. Свойства памяти.
2. Классификации видов памяти (с учетом временной организации памяти и по характеру запоминаемой информации).
3. Характеристика кратковременной памяти. Объем и время сохранения информации. Механизмы кратковременной памяти. Особенности сенсорной (иконической) и промежуточной памяти.
4. Характеристика долговременной памяти. Объем и время сохранения информации. Механизмы долговременной памяти.

## РАЗДЕЛ 3

# МЕТОДОЛОГИЯ ИЗУЧЕНИЯ РЕФЛЕКТОРНЫХ РЕАКЦИЙ И ПОВЕДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

### 3.1. Теоретическая основа

#### **3.1.1. Физиологические и клинические аспекты неврологического тестирования человека**

Неврология – наука о нервной системе человека в норме и патологии. В клинических условиях определение функционального состояния центральной нервной системы, включая постановку диагноза, проводят с учетом данных анамнеза, наследственности, а также результатов различных аппаратных и лабораторных методов обследования. При этом важнейшее место в диагностике заболеваний центральной и периферической нервной системы занимает неврологическое тестирование.

В практике физиологических исследований человека оценку функционального состояния центральной нервной системы проводят на основе изучения рефлекторной деятельности. При этом проводят наблюдения характера и воспроизводимости некоторых врожденных рефлексов, отличающихся значительным постоянством. В отдельных случаях рефлексы бывают усилены, ослаблены или извращены. Изменения в характере рефлекторных реакций могут быть обусловлены нарушениями, локализованными как в периферических звеньях рефлекторной дуги, так и в структурах спинального и супраспинального уровней центральной нервной системы. Как правило, анализируют рефлексы, имеющие важное значение для самосохранения, поддержания позы и равновесия, которые осуществляются на основе нервных механизмов срочного действия, т. е. с участием минимального числа нейронных цепей.

Особенно часто в диагностических целях используют рефлексы, реализующиеся посредством двунейронных рефлекторных дуг. К этой категории относятся *моносинаптические мышечные рефлексы растяжения*, иначе называемые *миотатическими*. Моносинаптические рефлексы растяжения, вызываемые постукиванием по сухожилию, получили название Т-рефлексов. Наиболее известными примерами Т-рефлексов являются пателлярный, ахиллов и др. В лабораторной и клинической практике моносинаптический рефлекс растяжения можно вызвать электрической

стимуляцией мышечных афферентных нервов. Такая форма миотатического рефлекса называется Н-рефлексом (P. Hoffmann).

Регистрация Т- и Н-рефлексов является тестом на интактность двигательных рефлекторных дуг и, в случае необходимости, может дополняться другими диагностическими методиками. На практике проводят последовательное тестирование миотатических рефлексов, замыкающихся через разные сегменты спинного мозга, что позволяет наиболее точно определить локализацию патологического процесса в центральной нервной системе. При этом важными показателями являются сила рефлекса, наличие разницы между рефлексами с правой и левой сторон, а также аномалии некоторых рефлексов при сравнении их с общим поведением. В клинике для оценки рефлексов растяжения применяется следующая градационная шкала: 0 – отсутствие рефлекса, 1 – ослабленный рефлекс, 2 – норма, 3 – усиленный рефлекс (гиперактивный), 4 – усиленный рефлекс с клонусом (повторными ритмическими сокращениями мышц при их повышенном растяжении).

Важное клиническое значение имеют реакции глаз. Так, зрачковые рефлексы используют в качестве диагностического признака, по которому можно выявить поражения, локализованные не только в сетчатке или зрительном нерве, но и в глазодвигательной зоне мозгового ствола или шейном отделе спинного мозга. Кроме того, по реакциям зрачка можно определить поражения областей, через которые проходят и переключаются вегетативные пре- и постганглионарные двигательные волокна мышц радужной оболочки (глубокие области шеи, клиновидная кость, глазница). В некоторых случаях размеры зрачков правого и левого глаз различаются (анизокория), что может быть обусловлено односторонним поражением симпатических или парасимпатических нервных волокон, иннервирующих гладкую мускулатуру глаза. Нарушение симпатической иннервации вызывает сужение зрачка (миоз) и одновременное сужение глазной щели (симптом Горнера). Расширение зрачка (мидриаз) связано с параличом парасимпатических волокон глазодвигательного нерва. Изменением характера вегетативной иннервации мышц радужной оболочки объясняется также зависимость диаметра зрачка от возраста, эмоционального состояния, наркоза, напряжения внимания и степени утомления.

По двигательным реакциям глаз (содружественным, конвергентным, дивергентным, вращательным движениям) можно выявить параличи глазных мышц, обусловленные поражением иннервирующих их нервов или соответствующих структур центральной нервной системы. Мышцы

глаза человека иннервируются глазодвигательным, блоковым и отводящим нервами, мотонейроны которых сгруппированы в ядра, локализованные в стволе мозга. Деятельность этих мотонейронов контролируется, главным образом, нервными клетками, связанными с ретикулярной формацией варолиева моста и среднего мозга.

Функциональное состояние центральных механизмов регуляции вегетативных функций можно тестировать, наблюдая собственные и сопряженные рефлекторные реакции внутренних органов. К примеру, в плане анализа сердечно-сосудистой регуляции используют баро- и хеморецепторные рефлексы, рефлексы на ишемию и другие рефлексы, характерной чертой которых является быстрое развитие (время рефлекса составляет всего несколько секунд).

Наибольшее диагностическое значение и клиническое применение имеет синокаротидный барорефлекс. Этот рефлекс заключается в том, что при ударе или надавливании на область каротидного синуса происходит быстрое возбуждение барорецепторов сосудистой стенки, афферентные импульсы от которых, поступая в продолговатый мозг и другие отделы центральной нервной системы, тормозят симпатические сосудодвигательные центры и одновременно повышают тонус парасимпатического сосудистого и кардиоингибирующего центров. В результате наблюдается снижение артериального давления и частоты сердечных сокращений. В случаях с выраженным атеросклерозом, в частности у пожилых людей, при подобном раздражении каротидной зоны возможны резкое падение давления крови и временная остановка сердца с потерей сознания (синдром каротидного синуса). Обычно через 4-6 с сердечная деятельность восстанавливается, причем сначала сердце работает в ритме атрио-вентрикулярного узла, а лишь затем устанавливается синусовый ритм. Синокаротидный рефлекс можно использовать для нормализации ритма сердечных сокращений при приступах пароксизмальной тахикардии (резко усиленного пульса), а также для лечения больных с гипертонией, не поддающейся медикаментозной терапии.

При исследовании рефлекторных реакций человека следует учитывать ряд существенных моментов. Так, многие рефлексы, осуществляемые нижележащими отделами центральной нервной системы, модифицируются влияниями высших центров. Поэтому при наблюдении сегментарных рефлексов экспериментатор должен отвлечь внимание испытуемого от процедуры, попросить его полностью расслабиться как физически, так и психически. Кроме того, следует подбирать такие тесты и

проводить их таким образом, чтобы максимально ограничить доступ информации к испытываемому через те органы чувств, которые не имеют биологического значения для осуществления изучаемого рефлекса.

### ***3.1.2. Теоретические и прикладные аспекты неврологического тестирования животных***

Определение неврологического статуса животных представляет собой важное направление физиологических исследований, актуальное для разработки теоретических основ ветеринарной медицины и зоотехники, решения вопросов, связанных с профилактикой, диагностикой и терапией, организацией разумного содержания, эффективного использования и повышения продуктивности животных

Одним из направлений при оценке неврологического статуса животных является изучение функционального состояния центральной нервной системы путем тестирования рефлекторных реакций. При тестировании животных так же, как в неврологических исследованиях на человеке, проверяют наличие, воспроизводимость и регулярность ряда врожденных рефлексов. Такие исследования, несмотря на их простоту, дают достоверную информацию о функциональном состоянии всех уровней спинного и головного мозга в норме, а также могут использоваться для выявления очагов патологии при травмах, заболеваниях или применении фармакологических препаратов, способных повлиять на определенный отдел мозга или центральной нервной системы в целом.

В большинстве подобных исследований анализируют разные рефлексы, вызываемые адекватными раздражителями, воздействующими через соответствующие рецепторы на сегментарные центры, находящиеся под контролем головного мозга.

Иерархия тестируемых уровней центральной нервной системы включает спинной мозг (рефлекс сгибания), продолговатый мозг (рефлексы вздрагивания, роговичный, качания головой), варолиев мост и средний мозг (рефлексы переворачивания, равновесия, зрачковый), кору больших полушарий (рефлексы постановки лап на опору, хватания, некоторые реакции равновесия).

Тестирование врожденных рефлексов имеет то преимущество, что оно не требует сложного оборудования и может проводиться на необученных животных. Однако все же лучше использовать животных, которые приучались к рукам на протяжении нескольких дней перед опытом. В ходе приручения животное ежедневно (или чаще) должно находиться

в контакте с человеком в течение нескольких минут. Для этого животных достают из клетки, помещают на стол, прикасаются к ним, гладят, приподнимают, перемещают с одного места на другое, выпускают из рук и снова берут в руки. После нескольких минут контакта с рукой человека животных обратно помещают в клетку. Важно, чтобы контакт с человеком не вызывал у животных болевых или прочих негативных реакций, поэтому не следует держать их за хвост, сдавливать или ущемлять кожу.

### **3.1.3. Подходы к анализу спонтанного поведения животных**

Для всесторонней оценки функционирования нервной системы животных используют вариативные наборы поведенческих тестов. Применение специальных тестовых установок позволяет вычленить в целостном поведении животных отдельные компоненты: моторные, сенсорные, эмоционально-мотивационные, социальные и «интеллектуальные». В реальном поведении все эти компоненты неразрывно связаны между собой.

Тестовые установки широко используются с целью изучения особенностей указанных компонентов в условиях спонтанного поведения, под влиянием каких-либо воздействий (средовых, фармакологических и др.). Кроме того, они могут применяться для предварительного тестирования моторных, сенсорных и прочих функций с целью исключения фальшивых положительных и отрицательных результатов при исследовании более сложных поведенческих актов, например, обучения, при котором используются сенсорные стимулы и обязательно участвует моторика.

Разработка методов экспериментального изучения поведения животных началась в 30-х годах XX века. Одной из первых методик, направленных на изучение общей и исследовательской активности животных, стала методика «Open field» («Открытое поле»), разработанная американским исследователем К. С. Холлом в 1934 году. Установка, предложенная Холлом, представляла арену, поделенную на равные квадраты. В центр арены помещали животное, регистрировали число квадратов, пересеченных им в процессе перемещений, и подсчитывали пройденное за определенное время расстояние. Основным критерием для идентификации данной формы поведения является участие в пересечении границы сектора всех четырех лап животного. Этот тест используется в настоящее время не только для изучения двигательной активности, но и для оценки тревожности и памяти животных.



В начале 90-х годов XX века в нейрофизиологии наметилась тенденция изучения спонтанного поведения животных в условиях умеренного стресса. Современные исследования эмоционально-мотивационного поведения и его нарушений фокусируются на изучении изменения *уровня тревожности*. Под тревожностью понимают защитный ответ организма на потенциальное присутствие угрозы (в отличие от страха, вызванного реальным угрожающим стимулом). Тревожность традиционно разделяют на конституционную, во многом генетически закрепленную, и ситуативную, спровоцированную условиями теста.

Исследования ситуативной тревожности можно разделить на две большие группы: без обучения (необусловленные модели) и с обучением (обусловленные модели). Модели без обусловливания, или этологические, основаны на изучении исследовательской активности животных при наличии природных стимулов, вызывающих чувство страха или тревоги. Например, конфликт между желанием животного остаться в безопасном месте или исследовать новое, но потенциально опасное пространство (ярко освещенное или открытое).

Одними из наиболее популярных и информативных тестов, предназначенных для исследования тревожности, являются «Приподнятый крестообразный лабиринт» и «Черно-белая камера». Указанные методики являются обязательными на начальных этапах этологических исследований и лежат в основе *поведенческого фенотипирования*. Поведенческое фенотипирование – процедура комплексной оценки поведенческих характеристик лабораторных животных, их моторно-двигательных реакций, ориентировочной и исследовательской активности, эмоционально-мотивационного статуса. Проведение поведенческого фенотипирования является обязательным при тестировании на животных новых фармакологических препаратов.

В лабораторных исследованиях в качестве объекта неврологического и поведенческого тестирования очень часто используются крысы. Крысы – ночные животные. Пик их двигательной активности приходится на темное время суток. Соответственно, попадая в условия ярко освещенного пространства, животные испытывают стресс. Исследовательский ответ животного на попадание в новые условия экспериментальной установки состоит в осмотре, обнюхивании, подъемах на задние лапы, прыжках, рытье, заглядывании вниз, перемещении доступных объектов. Тревожный ответ проявляется в замирании, поиске убежища, обильной дефекации и уринации.

Применение конкретных тестов определяется задачами эксперимента. Так, тестовая методика «Открытое поле» является высокочувствительной в отношении оценки поведения животных в новых (стрессогенных) условиях и позволяет оценить выраженность и динамику отдельных поведенческих элементов, уровень эмоционально-поведенческой реактивности животного (седацию/ажитацию), стратегию исследовательского и оборонительного поведения, привыкание (габитуацию), запоминание обстановочных стимулов, симптомы неврологического дефицита, локомоторные стереотипы.

Установки «Приподнятый крестообразный лабиринт» и «Черно-белая камера» предназначены для изучения поведения грызунов в условиях переменной стрессогенности (при свободном выборе комфортных условий) и позволяют оценивать предпочтение темноты и света, выраженность и динамику поведения выглядывания, привыкание.

## 3.2. Методы исследования

### 3.2.1. Методы неврологического тестирования человека

#### Работа 1. Наблюдение миотатических рефлексов

**Цель работы.** Ознакомиться с характером и механизмами реализации клинически важных рефлексов растяжения у человека.

**Объект исследования:** студенты.

**Оборудование и материалы:** неврологический молоточек; вата; марлевые салфетки; спирт; кушетка.

**Объект исследования:** студенты.

#### *Ход работы*

При выполнении работы студенты поочередно друг на друге отрабатывают методику воспроизведения следующих рефлексов.

**Коленный (пателлярный) рефлекс.** Испытуемого сажают на высокий стул так, чтобы его ноги свободно свешивались или были положены одна на другую (при этом испытуемый не должен напрягаться), и ударяют неврологическим молоточком по сухожилию ниже коленной чашечки, вызывая кратковременное растяжение четырехглавой мышцы бедра. Удар приводит к сокращению данной мышцы-разгибателя, в результате чего нога подбрасывается кверху (разгибание коленного сустава).

Если коленный рефлекс (или другие рефлексы нижних конечностей) ослаблены, то его можно усилить, попросив испытуемого сцепить перед грудью пальцы рук и пытаться тянуть их в разные стороны или нажимать на руку другого человека (прием Ендрассика). Развиваемое при этом усилие вызывает облегчающую активацию мотонейронов спинного мозга и должно стимулировать рефлекторную реакцию растягиваемой мышцы. После этого приема исследование повторяют. Дуга коленного рефлекса имеет двухнейронное строение, замыкается на уровне спинномозгового сегмента L3.

**Ахиллов рефлекс.** Испытуемого просят встать на колени на кушетке (стуле) так, чтобы его ступни не имели опоры (свешивались). Резко ударяют молоточком по ахиллову сухожилию и наблюдают движение (разгибание) ступни, вызываемое сокращением икроножной мышцы. Дуга данного рефлекса имеет двухнейронное строение, замыкается на уровне сегмента S1.

**Рефлекторная реакция двуглавой мышцы плеча.** Просят испытуемого сесть перед экспериментатором и положить руку на стол, расслабив ее. Экспериментатор подставляет ладонь своей левой руки под локоть испытуемого и придерживает его предплечье, положив большой палец на сухожилие двуглавой мышцы плеча. Затем экспериментатор ударяет молоточком по своему пальцу и отмечает напряжение сухожилия бицепса и рефлекторное сгибание предплечья в локтевом суставе испытуемого в результате сокращения двуглавой мышцы. Дуга данного рефлекса имеет трехнейронное строение, замыкается на уровне сегментов C4-C5.

**Рефлекторная реакция трехглавой мышцы плеча.** Экспериментатор левой рукой располагает и поддерживает верхнюю часть руки (плечо) испытуемого в горизонтальном положении так, чтобы его предплечье было свободно опущено вниз. Слегка ударяют молоточком по сухожилию трехглавой мышцы плеча над локтевым сгибом чуть выше локтевого отростка и обращают внимание на движение руки (разгибание в локтевом суставе). Дуга данного рефлекса имеет трехнейронное строение, замыкается на уровне сегментов C4-C5.

**Надбровный рефлекс.** Просят испытуемого сесть на стул и расслабиться. Легко ударяют неврологическим молоточком по краю надбровной дуги. В ответ происходит смыкание век. В осуществлении рефлекса участвуют афферентные волокна глазничного нерва (1-я ветвь п. trigeminus), чувствительное ядро тройничного нерва, двигательное ядро

лицевого нерва, лицевой нерв (n. facialis). Эффектором является вековая часть круговой мышцы глаза.

**Рефлекс закрывания рта (ментальный, нижнечелюстной).** Сажают испытуемого на стул, просят расслабиться и слегка приоткрыть рот. Затем начинают легко постукивать неврологическим молоточком по подбородку. В ответ происходит реакция закрывания рта. В рефлексе участвуют чувствительные волокна нижнечелюстного нерва (3-я ветвь n. trigeminus), чувствительное ядро тройничного нерва и его двигательное ядро в варолиевом мосту, двигательные волокна нижнечелюстного нерва. Эффектором являются жевательные мышцы.

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Проведите анализ наблюдаемых рефлексов, отметьте их характер и воспроизводимость.
2. Нарисуйте схемы рефлекторных дуг.
3. Укажите клиническое значение изучаемых рефлексов.
4. Сделайте выводы.

## **Работа 2. Изучение рефлекторных реакций на раздражение кожи**

***Цель работы.*** Ознакомиться с характером и механизмами реализации клинически важных рефлексов с рецепторов кожи у человека.

***Объект исследования:*** студенты.

***Оборудование и материалы:*** неврологический молоточек; карандаш или специальная палочка для раздражения кожи; спирт; вата; марлевые салфетки; кушетка.

### ***Ход работы***

#### **Подошвенный рефлекс.**

Просят испытуемого лечь на кушетку на спину и обнажить ступни. Наносят на кожу ступни ближе к внутренней стороне штриховые раздражения специальной палочкой или тупым карандашом. В ответ происходит сгибание пальцев к ступне. Это флексорный тип подошвенного рефлекса.

Если же большой палец поднимается кверху, а остальные пальцы раздвигаются, то такая реакция называется экстензорным типом подошвенного рефлекса, или рефлексом Бабинского.

Наличие рефлекса Бабинского у бодрствующего взрослого человека указывает на наличие неврологических нарушений, в частности на пато-

логию кортико-спинальных волокон. Однако этот рефлекс является нормой для детей в течение первого полугодия жизни, когда волокна пирамидных путей еще не сформировались окончательно и находятся на стадии миелинизации. У здорового взрослого человека рефлекс Бабинского можно наблюдать во время глубокого сна.

Подошвенный рефлекс имеет трехнейронную дугу, которая замыкается на уровне спинномозговых сегментов L3-S1.

#### **Брюшной рефлекс.**

Просят испытуемого встать и наносят ему достаточно сильное штриховое раздражение деревянной палочкой (тупым карандашом) на кожу правой или левой стороны живота. В ответ наблюдается рефлекторное сокращение брюшных мышц, в результате чего происходит смещение пупка в ту сторону, на которую нанесено раздражение.

Брюшной рефлекс имеет трехнейронную дугу, которая замыкается на уровне сегмента L3.

#### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Зарисуйте в тетради схемы рефлекторных дуг наблюдаемых экстероцептивных рефлексов.
2. Проанализируйте характер рефлексов, укажите их диагностическое значение.
3. Сделайте выводы.

### **Работа 3. Наблюдение рефлекторных реакций глаз**

***Цель работы.*** Ознакомиться с характером и механизмами реализации клинически важных зрительных рефлексов у человека.

***Объект исследования:*** студенты.

***Оборудование и материалы:*** линейка; стерильные марлевые салфетки; две офтальмологические ширмы; карандаш.

#### ***Ход работы***

##### **Прямой зрачковый рефлекс.**

Сажают испытуемого лицом к свету (окну). Через 2-3 мин отмечают ширину окрашенной части радужной оболочки и зрачка, измеряя их с помощью линейки. Обращают внимание на размеры зрачков обоих глаз, которые в норме должны быть одинаковыми.

Затем экспериментатор прикрывает офтальмологическими ширмами (или обеими ладонями) на 20 с глаза испытуемого и просит его предста-

вить, что он смотрит на удаленный предмет. После этого убирают ширму от одного глаза и отмечают как при этом изменяется размер его зрачка, а потом проделывают то же самое с другим глазом. Наблюдаемая при этом реакция представляет собой прямой зрачковый рефлекс на свет.

### **Содружественный зрачковый рефлекс.**

Испытуемому, сидящему перед окном, закрывают оба глаза офтальмологическими ширмами или ладонями. Затем, встав сбоку, чуть-чуть отодвигают ширму, приоткрывая один глаз испытуемого так, чтобы экспериментатор мог видеть зрачок, но не настолько, чтобы в глаз попадал свет из окна. После этого снимают ширму (или руку) со второго глаза и наблюдают, как в результате содружественной реакции на свет, предъявляемый этому глазу, изменится размер зрачка первого глаза, все еще прикрытого ширмой (или рукой).

### **Содружественные движения глаз.**

Содружественными движениями глаз называются такие изменения направления взора, при которых глаза двигаются вверх, вниз, вправо или влево так, что их зрительные оси остаются параллельными. Движения глаз по вертикали обеспечиваются одновременными сокращениями двух глазодвигательных мышц обеих сторон – нижней косой и верхней прямой (иннервируются III парой черепных нервов); горизонтальные перемещения глаз также обеспечиваются двумя глазодвигательными мышцами – наружной прямой (иннервируется IV парой черепных нервов) и внутренней прямой (иннервируется III парой черепных нервов).

Для проверки содружественных движений глаз испытуемого ставят лицом к экспериментатору и предлагают следить обоими глазами за кончиком карандаша, изначально помещаемого на уровне глаз на расстоянии примерно 50 см от лица пациента. Сначала просят зафиксировать взор на карандаше, находящемся в исходной (центральной) позиции, а затем начинают быстрыми движениями перемещать карандаш вверх, вниз, вправо, влево. Наблюдают за двигательными реакциями глазных яблок.

### **Реакция конвергенции (аккомодации).**

Конвергенцией называется сведение зрительных осей обоих глаз при рассматривании близких предметов, что достигается сокращениями правой и левой внутренних прямых мышц глаза. Конвергенция всегда сопровождается реакцией аккомодации хрусталика, адекватным стимулом для которой является нечеткость изображения на сетчатке, фиксируемая нейронами фовеальной проекционной зоны в зрительной коре мозга.

Другой сопутствующей реакцией при конвергенции является сужение зрачка, что также способствует максимальной четкости изображения на сетчатке.

Для наблюдения реакции конвергенции испытуемого поворачивают лицом к удаленной слабо освещенной стене и просят его сначала смотреть на стену (или фиксировать взглядом какой-либо удаленный предмет), а затем перевести взгляд на предмет (карандаш или палец экспериментатора), помещаемый на расстоянии 15-30 см от глаз пациента и чуть выше их уровня (чтобы верхние веки были приподняты). Наблюдают за изменениями диаметра зрачков и смещением глазных яблок к назальным краям глазниц.

#### **Реакция дивергенции.**

При смене ближней точки фиксации взора на более удаленную происходит расхождение зрительных осей, осуществляемое посредством сокращения правой и левой наружных прямых мышц глаза (иннервируются IV парой черепных нервов) и называемое дивергенцией, а также расширение зрачков.

Как и в предыдущем опыте испытуемого располагают так, чтобы лицо его было обращено в сторону отдаленной неосвещенной стены комнаты. Экспериментатор помещает на расстоянии 15-30 см от глаз пациента карандаш (или свой палец) и просит сфокусировать взор на кончике карандаша, а затем перевести его на стену. Наблюдают за дивергенцией глаз (глазные яблоки смещаются к темпоральным углам глазниц) и изменением диаметра зрачков.

Просят испытуемого перевести взор с удаленного объекта в правой части поля зрения на расположенный близко предмет в левой части поля зрения (и наоборот). В этих случаях вергентные и содружественные двигательные реакции глаз выполняются одновременно.

#### **Вращательные движения глаз во фронтальной плоскости.**

Вращательные движения глаз во фронтальной плоскости в норме сопровождают наклоны головы в ту или другую стороны и осуществляются за счет прямых связей между нейронами вестибулярных ядер, мотонейронами глазных мышц и нейронами ретикулярной формации среднего мозга и моста, регулирующими направление взора (вестибуло-окулярные рефлексy). При патологическом возбуждении нейронов вестибулярных ядер у бодрствующего человека могут возникать спонтанные вестибулярные нистагмы.

Просят испытуемого совершать попеременно наклоны головы вправо и влево сначала медленно, а затем в более быстром темпе и наблюдают

за характером движения глаз. Обращают внимание, что даже в тех случаях, когда наклоны головы выполняются быстро и на значительный угол, угол поворота глазных яблок не намного превышает  $10^\circ$ .

### **Роговичный рефлекс.**

Рефлекторная реакция с роговицы (и конъюнктивы) относится к экстероцептивным рефлексам. Рефлекторная дуга, за исключением рецепторного звена, та же, что у надбровного рефлекса.

Сажают испытуемого на стул и осторожно прикасаются уголком чистой марлевой салфетки к периферической части роговицы над радужной оболочкой. Веки сразу закрываются, а при более сильном раздражении выступают слезы.

### ***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Опишите характер наблюдаемых рефлексов глаз, укажите, какие отделы головного мозга отвечают за их осуществление.
2. Объясните нервные механизмы содружественных и вергентных движений, реакции аккомодации при рассматривании близких предметов и изменения диаметра зрачка при воздействии света.
3. Нарисуйте схемы рефлекторных дуг.
4. Сделайте выводы.

## **Работа 4. Исследование рефлекторных реакций сердечно-сосудистой системы**

***Цель работы.*** Ознакомиться с характером и механизмами реализации клинически важных рефлексов сердца и сосудов у человека.

***Объект исследования:*** студенты.

***Оборудование и материалы:*** спирт; вата; марлевые салфетки; 3%-ый раствор хлорида натрия; термометр лабораторный; ледяная вода ( $0^\circ\text{C}$ ); секундомер; большой лабораторный тазик; тонометр; фонендоскоп; электрокардиограф; кушетка.

### ***Ход работы***

**Синокаротидный барорефлекс.** Для проведения опыта необходимо участие трех человек – испытуемого и двух экспериментаторов. Испытуемого кладут на спину на кушетку, просят полностью расслабиться.

Нашупывают пульсирующую сонную артерию, проходящую в глубине шеи у переднего края грудинно-ключично-сосцевидной мышцы, и каротидный синус (область бифуркации общей сонной артерии), распо-



ложенный на уровне верхнего края щитовидного хряща. Пальпаторно подсчитывают пульс в сонной артерии. Также подсчитывают пульс в обеих лучевых артериях и методом Короткова измеряют у испытуемого артериальное давление крови.

Затем с одной стороны шеи надавливают на сонную артерию в области бифуркации всего лишь на 2 с. Отмечают изменения (замедление) пульса в самой сонной артерии и одновременно в лучевых артериях, а также снижение артериального давления.

Повторяют эксперимент, регистрируя электрокардиограмму. По электрокардиограмме определяют изменения частоты сердечных сокращений (с учетом длительности интервалов R-R), а также латентный период и продолжительность рефлекторной реакции с барорецепторов каротидного синуса.

**Изменение артериального давления крови при действии холода (холодовая проба).** Этот тест используют для оценки реакции вегетативной нервной системы на интенсивное холодное раздражение одной руки. Сажают испытуемого на стул и в течение 3-5 мин измеряют у него на одной руке через каждую минуту артериальное давление крови методом Короткова и пульс пальпаторно до тех пор, пока их показатели не стабилизируются.

Затем приступают к холодной пробе. Для этого предплечье другой руки испытуемого погружают до кисти в тазик с холодной водой (0° С) на 1 мин. Через 20, 40 и 60 с от начала погружения измеряют пульс и артериальное давление. Вынимают руку из воды и проводят измерения артериального давления и пульса через каждую минуту до тех пор, пока все показатели не вернуться к исходному уровню. В ходе измерения обязательно фиксируют в протоколе со слов испытуемого его ощущения, в том числе и степень боли.

При анализе результатов исследования следует учитывать, что у молодых людей систолическое давление в условиях холодной пробы может увеличиваться на 20-30 мм рт. ст. У людей, акклиматизированных к холоду, эта реакция выражена слабее и чувство боли также ослаблено.

### **Рекомендации к оформлению работы:**

1. В протоколе укажите характер, продолжительность и латентный период синокаротидного барорефлекса.
2. Приложите электрокардиограммы, проанализируйте их.
3. Объясните механизм наблюдаемого синокаротидного барорефлекса, зарисуйте схему рефлекторной дуги.

4. По результатам холодной пробы постройте графики колебаний пульса и артериального давления крови до, во время и после холодного воздействия.
5. Объясните механизмы рефлекторных реакций сердца и кровеносных сосудов при холодном воздействии

### **3.2.2. Методы неврологического тестирования животных**

#### **Работа 1. Тестирование врожденных рефлексов у лабораторных животных**

**Цель работы.** Пронаблюдать характер и воспроизводимость непрозвольных рефлекторных реакций, осуществляемых различными уровнями спинного и головного мозга.

**Объект исследования:** крысы или морские свинки.

**Оборудование и материалы:** демонстрационный столик или доска; пинцет; препаровальная булавка; жесткий металлический прут (диаметром 1 мм, длиной 10-15 см); горячая вода (60-70°C); термометр лабораторный; мягкий коврик из ваты или полиуретана; платформа из металлической ячеистой сетки; деревянный брусок (диаметром 2 см и длиной 30 см), укрепленный в штативе; волоски для раздражения роговицы; прозрачная платформа из стекла или пластика размером 30 × 20 см; зеркало такого же размера; резиновая трубка (внутренний диаметр 1 мм) с грушей.

#### **Ход работы**

Исследование проводят в тихом помещении на прирученных животных, которые в течение ряда дней ежедневно (или чаще) находились в контакте с человеком по нескольку минут. На лабораторных животных наблюдают проявление нижеперечисленных реакций.

#### **Рефлекс сгибания.**

Бережно поднимите животное за область плечевого пояса и ущемите пальцы одной задней конечности пинцетом, уколите иглой или прикоснитесь к подушечкам пальцев металлическим прутком, нагретым в стакане с горячей водой до 60°C.

Ступня немедленно отдергивается и рефлекс сгибания ненадолго сохраняется. Обратите внимание на пропорциональную зависимость выраженности реакции от интенсивности раздражения.

### **Рефлекс хватания.**

Держа крысу за переднюю часть туловища навесу, дают ей слегка прикоснуться передней конечностью к жесткой проволоке (прутку). В ответ осуществляется хватание путем сгибания пальцев животного вокруг проволоки. При попытке убрать проволоку реакция усиливается.

### **Рефлекс позы.**

Сажают животное на предметный столик и отмечают его естественную позу: передние и задние лапки согнуты и приведены к туловищу; голова ориентирована теменем кверху; голова, шея и туловище располагаются по продольной оси тела.

Затем, взяв животное за мордочку, поднимают его голову вверх. Отмечают, что в этом случае передние лапки животного разгибаются, задние же остаются согнутыми, что обусловлено рефлекторным перераспределением мышечного тонуса. Наблюдаемый рефлекс относится к группе статических.

### **Выпрямительные рефлексы (рефлексы переворачивания):**

1 – берут крысу или морскую свинку за пояснично-крестцовую область и держат навесу. Затем наклоняют тело животного вправо и влево. Голова животного поворачивается в противоположную сторону для поддержания первоначального положения;

2 – берут животное за таз, приподнимают и переводят туловище в вертикальное положение головой вниз. Голова сразу устанавливается теменем кверху;

3 – приподнимают животное, держа за плечевой пояс, и поворачивают туловище на  $180^\circ$  так, чтобы спина оказалась снизу и голова расположилась теменем вниз. Придерживают пальцами голову в этом положении несколько секунд, а затем освобождают. Животное, стремясь принять первоначальное положение, устанавливает голову теменем вверх;

4 – крысу бросают из положения ногами вверх с высоты 40 см на мягкий коврик. Голова животного сразу же располагается теменем кверху, затем последовательно восстанавливается исходное положение передней части туловища, передних лапок, таза, задних лапок. В итоге крыса во время свободного падения переворачивается на  $180^\circ$  и приземляется на четыре лапы;

5 – аккуратно кладут крысу спинкой на плоскую поверхность – она сразу переворачивается и становится на четыре лапы;

6 – крысу кладут на спину и фиксируют голову рукой. Реакция переворачивания начинается с задних конечностей, а затем в рефлекторный ответ вовлекаются передние конечности;

7 – осторожно укладывают морскую свинку на один бок на стол, прижимая голову и туловище ладонью, затем освобождают голову и плечевой пояс. Голова немедленно устанавливается теменем кверху, а затем выпрямляется передняя часть туловища. После этого освобождают заднюю часть туловища. Животное сразу принимает естественную позу, приподнимаясь на лапках и поворачивая туловище на 90° спинкой кверху.

Данная группа врожденных реакций относится к категории статических выпрямительных рефлексов с рецепторов отолитового аппарата, экстерорецепторов кожи, проприорецепторов мышц на мускулатуру шеи, туловища и конечностей и реализуется с участием ядер продолговатого и спинного мозга.

### **Рефлекс растопыривания пальцев лап:**

1 – помещают крысу на прозрачную платформу, закрепленную над зеркалом, что позволяет наблюдать за положением пальцев задних лап. Внезапно наклоняют платформу или начинают перемещать ее вверх и вниз. При этом в начале быстрого опускания платформы передние и задние конечности выпрямляются, пальцы лап животного разгибаются и растопыриваются. При внезапной остановке во время спуска конечности сгибаются, голова и туловище прижимаются к платформе. Это рефлексы спуска и подъема («лифтные» рефлексы);

2 – приподнимают крысу и удерживают ее в воздухе несколько секунд; отмечают, что лапки у животного полусогнуты и свисают. Затем быстро передвигают крысу по направлению к полу. Отмечают, что во время этого движения передние и задние лапы разгибаются и вытягиваются вперед, а пальцы расходятся веером (рефлекс готовности к прыжку);

3 – помещают крысу на стол и быстро продвигают ее вперед. Конечности вытягиваются, пальцы растопыриваются.

Наблюдаемые рефлексы относятся к группе стато-кинетических, возникающих под влиянием линейного ускорения. Они обусловлены раздражением рецепторов отолитового аппарата и частично рецепторов полукружных каналов и осуществляются с участием ядер среднего мозга.

### **Рефлексы постановки лап на опору:**

1 – крысу приподнимают за туловище и перемещают горизонтально вдоль стола так, чтобы тыльная сторона передних конечностей касалась его края. Передние лапы сразу же становятся на поверхность стола;

2 – поднятую крысу опускают так, чтобы ее подбородок касался края стола. Животное кладет обе передние лапы на стол рядом с подбородком;

3 – крысу держат на краю стола и сдвигают одну переднюю или одну заднюю конечность так, чтобы она свешивалась с края стола. Конечность тотчас возвращается в исходное положение

4 – держат крысу за середину хвоста навесу над столом и начинают медленно опускать вниз, пока вибриссы не прикоснутся к краю стола. Животное поджимает голову и протягивает лапы к столу;

5 – животное держат также как в предыдущем опыте, но только дальше от края стола, чтобы не было раздражения вибрисс и могли использоваться лишь зрительные сигналы. Животное пытается схватить край стола и делает это, как только он оказывается в пределах досягаемости.

#### **Реакции равновесия:**

1 – устанавливают на столе платформу, изготовленную из металлической сетки и наклоненную под углом  $30^\circ$ . Помещают на платформу крысу так, чтобы ее голова была обращена вниз. Животное быстро поворачивается головой к верхней части платформы;

2 – крысу помещают на деревянный брусок диаметром 2 см и длиной 30 см, горизонтально закрепленный в штативе на высоте 50 см над поверхностью стола. Животное может просидеть на бруске более 3 мин;

3 – сажают крысу на брусок как в предыдущем опыте. Затем брусок начинают медленно вращать вокруг собственной оси со скоростью 1 оборот в 10 секунд. Наблюдают за двигательной реакцией животного при вращении бруска по и против часовой стрелки.

**Роговичный рефлекс.** Крысу помещают на стол и фиксируют одной рукой. Осторожно прикасаются к роговице глаза волоском. Животное тотчас смыкает веки и они остаются закрытыми в течение некоторого времени.

**Реакция вздрагивания.** Помещают крысу на демонстрационную площадку. Дожидаются, пока животное успокоится и перестанет двигаться. Затем подают сильный звуковой раздражитель (громкий хлопок руками, звонок, свисток и т.п.). Крыса реагирует мгновенным вытягиванием задних конечностей, сгибанием передних конечностей и выгибанием спины. При этом глаза животного закрываются, а уши прижимаются.

**Реакция потряхивания головой.** Крысу помещают на платформу, приподнятую на 50 см над полом или столом. Через узкую резиновую трубку подают слабую струю воздуха на внутреннюю поверхность уш-

ной раковины. Крыса реагирует быстрым вращением головы вдоль передне-задней оси тела.

***Рекомендации к оформлению работы:***

1. В протоколе опыта отметьте наличие тестируемых рефлексов, их воспроизводимость, характер.
2. Укажите рецептивные поля наблюдаемых рефлекторных реакций и уровни их замыкания в центральной нервной системе.
3. Опишите биологическое значение наблюдаемых рефлекторных реакций и сделайте выводы.

***3.2.3. Методы изучения спонтанного поведения животных в тестовых установках***

**Работа 1. Исследование поведения животных в тестовой установке «Открытое поле»**

***Цель работы.*** Исследовать поведение животных в стрессогенных условиях при наличии доминирующей мотивации.

***Объект исследования:*** крысы.

***Оборудование и материалы:*** тестовая арена «Открытое поле»; секундомер; видеокамера для фиксации поведения животного; 10 % раствор этилового спирта; градуированные пипетки для выпаивания грызунов; дезинфицирующий раствор для обработки установки; ветошь.

***Ход работы***

Установка «Открытое поле» представляет собой квадратную или круглую арену, дно которой расчерчено на квадраты и секторы одинаковой площади для визуальной регистрации двигательной активности. В центре каждого сектора находятся «норки» – небольшие отверстия диаметром 2 см, для изучения исследовательского поведения животных.

Перед началом эксперимента крысу на 60 мин помещают в тихое, слабо освещенное помещение. Поскольку методика «Открытое поле» является высокочувствительной даже к незначительным изменениям условий эксперимента, то на время проведения теста в помещении устанавливается полная тишина.

Исследование проводят однократно в течение 5 мин. Крысу помещают в центр арены и наблюдают за её горизонтальной двигательной активностью (количество пересеченных секторов), вертикальной двигательной активностью (количество вертикальных стоек животного на задние лапы с упором о стену арены и без упора), исследовательской активностью (обследование «норок», обнюхивание и засовывание головы внутрь отверстий «по глаза»), грумингом (умывание, почесывание животного) и вегетативным статусом (число болюсов помёта и актов урикации во время тестирования), атипическими поведенческими реакциями (писком, попытками выпрыгнуть).

После тестирования каждой особи тестовую установку протирают тканью, смоченной дезинфицирующим раствором для удаления запаха животного.

### ***Особые указания.***

*Горизонтальная двигательная активность* (ГДА) животных в «Открытом поле» включает побежки по разным траекториям. Пол арены расчерчен на три ряда секторов одинаковой площади, поэтому за единицу перемещения при визуальной регистрации поведения удобно принять один пересеченный сектор. Если животное находилось в пределах одного сектора всеми четырьмя лапами, а затем перешло в смежный с ним (задние лапы пересекли разделяющую их линию), то считается, что пересечен один сектор. Регистрируют ГДА на периферии и в центре арены. Обсчет результатов ведётся как по общей ГДА, так и по ГДА в различных зонах арены.

*Вертикальная двигательная активность* (ВДА) животных в «Открытом поле» представлена двумя видами стоек: задние лапы животного остаются на полу арены, а передние упираются в стенку (1) поля или остаются навесу (2). Обсчет результатов можно проводить как по общей ВДА, так и разделяя ее на стойки с упором на стенку и стойки без упора.

*Груминг* животных в «Открытом поле» можно условно разделить на две категории: короткий и длительный. Короткий груминг характеризуется 1-2 быстрыми круговыми движениями лап вокруг носа и небольшой области около него. Длительный груминг – умывание области глаз, заведение лап за уши с переходом на умывание всей головы, лап, боков, туловища, аногенитальной области, хвоста. Целесообразно раздельно обсчитывать число актов короткого и длительного груминга за тестовый период, поскольку короткий груминг считается показателем тревожности животных, в то время как длительный груминг, наоборот, является показателем эмоциональной стабильности грызуна.

*Обследование «норок»*, находящихся в полу арены представляет собой обнюхивание краев или засовывание головы внутрь отверстия по глаза. Чаще всего обследованием «норок» называют вторую форму поведения, которая и является показателем исследовательской активности животных.

*Уровень дефекации и уринации* считается индексом «эмоциональности» животного. Для определения уровня дефекации (и, соответственно, эмоциональности) традиционно считают число болюсов, оставленных животным во время пребывания в экспериментальной установке. Однако следует учитывать, что вид корма, степень наполненности кишечника, а также различные фармакологические агенты могут существенно влиять на активность желудочно-кишечного тракта животного. Поэтому рекомендуется подсчитывать не число болюсов, а число актов дефекации.

В ходе лабораторной работы выполняют следующие задания.

**Исследование поведения животных в установке «Открытое поле» в условиях сформированной пищевой мотивации.**

В исследовании используются 2 крысы. Одно животное перед экспериментом содержится в обычных условиях со свободным доступом к пище и воде. Это животное будет служить контролем. Второе животное за сутки до тестирования перестают кормить. В день эксперимента последовательно наблюдают поведение контрольного и экспериментального животного в «Открытом поле» по описанной выше методике.

Отмечают различия поведения сытого и голодного животного. Обращают особое внимание на количество выходов животных в центральные секторы арены и количество обследованных отверстий.

**Исследование поведения животных в установке «Открытое поле» после воздействия алкоголя.**

В исследовании используют 1 крысу. Сначала проводят наблюдение за поведением интактного животного в установке «Открытое поле» по методике, описанной выше. После этого с помощью пипетки перорально вводят животному 5 мл 10% раствора этилового спирта. Через 15 и 30 мин после приёма алкоголя проводят повторные тестирования.

Отмечают изменения поведения животного (изменения горизонтальной и вертикальной двигательной активности, выходы в центральные секторы арены, нарушение уровня тревожности, появление атипичных двигательных реакций и т.д.).

***Рекомендации к оформлению работы:***

1. Проанализируйте типичные особенности поведения экспериментального (со сформированной пищевой мотивацией) животного и



- сравните с поведением контрольной крысы, находившейся в условиях свободного доступа к пище.
2. Сделайте выводы о роли мотивации в формировании поведения животного.
  3. Проанализируйте поведение животного до и после приёма алкоголя, объясните механизмы наблюдаемых поведенческих реакций.

## **Работа 2. Исследование поведения животных в тестовой установке «Черно-белая камера»**

**Цель работы.** Оценить уровень тревожности животных с применением тестовой установки «Черно-белая камера».

**Объект исследования:** крысы.

**Оборудование и материалы:** тестовая установка «Черно-белая камера»; секундомер; видеокамера для фиксации поведения животного; 10 % раствор этилового спирта; градуированные пипетки для выпаивания грызунов; дезинфицирующий раствор для обработки камеры; ветошь.

### ***Ход работы***

Перед началом эксперимента крысу в течение 60 мин выдерживают в тихом, слабо освещенном помещении.

Исследование в «Черно-белой камере» проводят в течение 5 мин. Установка представляет собой прямоугольную камеру, поделенную на две части – темную, занимающую 1/3 пространства, и светлую. На время эксперимента в помещении устанавливается полная тишина.

Тестирование начинают с помещения животного в светлый отсек камеры. Регистрируют следующие показатели: латентный период первого захода в темный отсек; число перемещений грызуна из темного отсека в светлый и обратно; время, проведенное в светлом и темном отсеках; количество выглядываний из темного отсека в светлый; число вставаний на задние лапы.

После тестирования каждой особи установку протирают тканью, смоченной дезинфицирующим раствором для удаления запаха животного.

**Важно!** Показателем повышенной тревожности животного является увеличение времени пребывания в темном отсеке камеры, малое количество выглядываний и перемещений в светлый отсек камеры.

*Дополнительное задание.* Проведите исследование поведения в черно-белой камере животных с предварительно сформированной пищевой мотивацией и находящихся под влиянием алкоголя (см. работу «Исследование поведения животных в тестовой установке «Открытое поле»).

***Рекомендации по оформлению работы:***

1. Проанализируйте поведение интактного животного, оцените уровень его тревожности.
2. Сравните уровень тревожности интактного животного с тревожностью крысы со сформированной пищевой мотивацией и крысы, находящейся под влиянием алкоголя.
3. Сделайте выводы о механизмах наблюдаемых поведенческих эффектов.

**Работа 3. Исследование поведения животных в тестовой установке «Приподнятый крестообразный лабиринт»**

***Цель работы.*** Оценить уровень тревожности животных в тестовой установке «Приподнятый крестообразный лабиринт».

***Объект исследования:*** крысы.

***Оборудование и материалы:*** тестовая установка «Приподнятый крестообразный лабиринт»; секундомер; видеокамера для фиксации поведения животного; 10% раствор этилового спирта; градуированные пипетки для выпаивания грызунов; дезинфицирующий раствор для обработки лабиринта; ветошь.

***Ход работы***

Тестовая установка «Приподнятый крестообразный лабиринт» используется для изучения поведения лабораторных крыс в условиях переменной стрессогенности (при свободном выборе комфортных условий) и для оценки уровня тревожности животного.

Установка представляет собой крестообразную арену из серого поливинилхлорида, установленную на тележке из крашеного алюминия и стальных труб. Арена состоит из двух закрытых рукавов с высокими бортами, обеспечивающими затемненность, и двух открытых рукавов с небольшими бортиками, препятствующими падению животного на пол.

В целях обеспечения удобства непосредственной визуальной регистрации горизонтальной двигательной активности животных пол лабирин-

та с верхней стороны разлинован на квадраты. Для обеспечения качественного затемнения закрытых рукавов и освещения открытых применяется боковое освещение установки. Для этого светильники размещают на высоте 70-100 см от пола и на расстоянии не менее 1 м от концов открытых рукавов лабиринта. При этом светильники разворачивают немного вверх так, чтобы на установку падал рассеянный свет, отраженный от потолка.

Для проведения эксперимента интактную крысу помещают в центр установки, носом к открытому рукаву. Время тестирования обычно составляет 5 мин. Регистрируют следующие параметры:

- вертикальная двигательная активность (количество стоек с опорой или без опоры передними лапами на стенки закрытых рукавов);

- горизонтальная двигательная активность (число пересеченных животным квадратов во всех рукавах, включая центральную зону). Число пересеченных квадратов отслеживают по перемещению задних лап животного от центра одного квадрата до центра следующего;

- число посещений закрытых рукавов и время пребывания в них;

- число посещений открытых рукавов и время пребывания в них.

Момент полного вхождения или покидания того или иного рукава, либо центральной зоны отслеживают по перемещению задних лап животного;

- время пребывания в центральной зоне;

- количество свешиваний с края платформы в открытых рукавах.

**Важно!** В обычном состоянии животные большую часть времени проводят в закрытых (темных) рукавах лабиринта. При снижении уровня тревожности увеличивается число заходов в открытые (светлые) рукава и время нахождения в них. При этом заметного увеличения общей двигательной активности не происходит.

*Дополнительное задание.* Проведите исследование поведения животных с предварительно сформированной пищевой мотивацией и находящихся под влиянием алкоголя (см. работу «Исследование поведения животных в тестовой установке «Открытое поле»).

### **Рекомендации к оформлению работы:**

1. Проанализируйте и сравните поведение интактного животного и поведение крысы с предварительно сформированной пищевой мотивацией и крысы, находящейся под влиянием алкоголя.
2. Оцените уровень тревожности крыс в указанных условиях эксперимента, сделайте выводы о механизмах наблюдаемых реакций.

## РЕКОМЕНДУЕМЫЙ БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

### *Основной*

1. Безденежных Б. Н. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем: хрестоматия: учебное пособие. – М.: ЕАОИ, 2012. Электронная подписка ЭБС «Айбукс» [www.ibooks.ru](http://www.ibooks.ru) (*Информационный библиотечный ресурс*).
2. Зинчук В. В. Нормальная физиология. Краткий курс. Минск: Вышэйшая школа, 2012. Электронная подписка ЭБС «Айбукс» [www.ibooks.ru](http://www.ibooks.ru) (*Информационный библиотечный ресурс*).
3. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем : учебник для вузов / А. С. Батуев. 3-е изд., испр. и доп. – СПб.: Питер, 2009, 2010, 2012.
4. Физиология человека: учебник для мед., биол. и пед. вузов / под ред. Г. И. Косицкого). 4-е изд., перераб. и доп. М. : Альянс, 2009.

### *Дополнительный*

1. Агаджанян Н. А. и др. Физиология человека. М.: Медкнига, 2003.
2. Агаджанян Н. А. и др. Основы физиологии человека. М.: Медкнига, 2004.
3. Анохин П.К. Избранные труды. Кибернетика функциональных систем / под общ. ред. академика РАМН К. В. Судакова. Сост. В. А. Макаров. М.: Медицина, 1998.
4. Асратян Э. А. Рефлекторная теория высшей нервной деятельности. Избранные труды. М.: Наука, 1983.
5. Батуев А. С. Высшая нервная деятельность. СПб.: Лань, 2002.
6. Ведясова О.А. Руководство по физиологии труда: учебное пособие. Самара: Изд-во «Самарский университет», 2008.
7. Ведясова О.А., Сергеева Л.И. Руководство к лабораторным занятиям по физиологии центральной нервной системы. Самара: Изд-во «Самарский университет», 1998.
8. Блюм Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум, поведение. М.: Мир, 1988.
9. Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А. Функциональная асимметрия человека. М.: Медицина, 1981.
10. Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Д. П. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения. М.: Высшая школа, 1991.
11. Гайтон А.Х., Холл Д.Е. Медицинская физиология. Пер. с англ. / под ред. В. И. Кобрин. М.: Логосфера, 2008.

12. Данилова Н. Н., Крылова А. Л. Физиология высшей нервной деятельности. М.: учебная литература, 1997.
13. Избранные лекции по современной физиологии / под ред. М. А. Островского и А. Л. Зефирова. Казань: Арт-Кафе, 2009.
14. Камкин А. Г., Киселева И. С. Атлас по физиологии. В 2 томах. Том 1. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010.
15. Ковальзон В. М. Основы сомнологии: физиология и нейрохимия цикла «бодрствование – сон» у человека: учебное пособие. 2-е изд. М.: Бином. Лаборатория знаний, 2013. Электронная подписка ЭБС «Лань» (*Информационный библиотечный ресурс*).
16. Конорский Ю. Интегративная деятельность мозга. М.: Наука, 1984.
17. Малый практикум по физиологии человека и животных / под ред. А.С. Батуева. СПб.: Издательство С.-ПбГУ, 2001.
18. Начала физиологии: учебник / под ред. А. Д. Ноздрачева. СПб.: Лань, 2001.
19. Общий курс физиологии человека и животных: учебное пособие. В 2 кн. / под ред. А. Д. Ноздрачева. М.: Высшая школа, 1991.
20. Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. Полн. собр. соч. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951.
21. Прищепа И. М., Ефременко И. И. Нейрофизиология: учебник.– Минск: Вышэйшая школа, 2013. Электронная подписка ЭБС Айбукс» [www.ibooks.ru](http://www.ibooks.ru) (*Информационный библиотечный ресурс*).
22. Сергеева Л. И., Ведясова О. А. Руководство по физиологии центральной нервной системы: учебное пособие. Самара: Изд-во «Самарский университет», 1998.
23. Сергеева М. С., Алексеева А. С., Романова И. Д., Баишева Г. М., Широлапов И. В., Глазкова Е. Н. Интегративные функции центральной нервной системы: уч.-мет. пособие / под ред. В. Ф. Пятина. Самара: Изд-во «АС-Дизайн», 2016.
24. Смирнов В. М., Будылина С. М. Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности. М.: Академия, 2003.
25. Смирнов В. М., Яковлев В. Н. Физиология центральной нервной системы. М.: Академия, 2004.
26. Судаков К. В. Рефлекс и функциональная система. М., 1997.
27. Судаков К. В., Вагин Ю. Е., Джебраилова Т. Д., Андрианов В. В. Нормальная физиология : учебник. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2015.

28. Урываев Ю. В., Донцов Р. Г. Физиология центральной нервной системы. Начало системной интеграции: учебник. М.: Аспект Пресс, 2007.
29. Физиология человека / под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротко. М.: Медицина, 2007.
30. Физиология человека. В 3-х томах. Пер. с англ. / под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. М.: Мир, 1998.
31. Физиология. Основы и функциональные системы. Курс лекций / под ред. К. М. Судакова. М.: Медицина, 2000.
32. Фундаментальная и клиническая физиология: учебник / под ред. А. Г. Камкина и А. А. Каменского. М.: Академия, 2004.
33. Шульговский В. В. Основы нейрофизиологии: учебник. М.: МГУ, 2000.
34. Ухтомский А. А. Доминанта. Л.: Наука, 1966.

Учебное издание

**Ведясова** Ольга Александровна,  
**Романова** Ирина Дмитриевна,  
**Зайнулин** Руслан Анасович

**ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ  
И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

*Учебное пособие*

Редактор *Т. И. Кузнецова*  
Подготовка оригинал-макета *Н. П. Бариновой*

Подписано в печать 20.04.2017. Гарнитура Times New Roman.  
Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Печать офсетная  
Печ. л. 8,0. Тираж 25 экз. Заказ № . Арт. - 24/2017.

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САМАРСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ имени академика С.П. КОРОЛЕВА»  
(Самарский университет)  
443086, САМАРА, МОСКОВСКОЕ ШОССЕ, 34.

---

Изд-во Самарского университета,  
443086, Самара, Московское шоссе, 34

